

Modélisation du compartiment piscicole :

Test d'un modèle bioénergétique pour mieux cerner la biomasse piscicole d'un bief de la Seine

Philippe Boët, Michaël Léger et Céline Le Pichon

Cemagref, Antony

Contexte

Le modèle de fonctionnement écologique RIVE, élaboré au sein du Piren-Seine, est essentiellement fondé sur le concept de la boucle microbienne. Les niveaux trophiques supérieurs : invertébrés benthiques, macrophytes et poissons nécessitent des travaux afin d'étendre le pouvoir prédictif des outils de modélisation. L'objectif est d'inclure au modèle RIVE un module décrivant le fonctionnement du compartiment piscicole.

Introduction

Évaluer la biomasse totale en poisson est un point fondamental dans la connaissance d'un écosystème comme la Seine. Les méthodes classiques d'estimation ne sont pas adaptées à des évaluations quantitatives ou représentent un investissement matériel trop important. La technique de la pêche électrique présente des résultats d'ordre qualitatif comme la richesse spécifique, la capture-recapture nécessite un effort de pêche intense et le marquage d'une grande quantité de poissons et l'échosondage n'est pas encore bien mis au point pour des milieux aquatiques de faible profondeur.

Une approche bioénergétique du problème apparaît ainsi une alternative intéressante. L'ICLARM, depuis quelques années, développe de nombreux outils d'aide à la gestion des milieux aquatiques et notamment des lacs. Le modèle bioénergétique ECOPATH II (Christensen & Pauly 1992) est appliqué au cas du bief d'André-Méricourt situé sur la Seine à l'aval de Paris.

1- ECOPATH II (Christensen et Pauly, 1992)

Conçu à l'origine pour les milieux marins et lacustres, le modèle ECOPATH a été utilisé pour des rivières comme la Tamise (Mathews 1993) et la Garonne (Palomares *et al.* 1993). Il permet de modéliser les flux de matière au sein d'un réseau trophique et d'évaluer quantitativement la biomasse, la production et la consommation pour chaque compartiment. Le programme fournit des valeurs d'indices qui caractérisent l'écosystème dans son ensemble ainsi que les compartiments.

1-1 Fondements du modèle

Il intègre les travaux de Polovina (1985) pour les estimations de biomasses et de consommations des différents groupes définis, et l'approche de Ulanovicz (1986) pour l'analyse des flux de matière entre ces mêmes groupes (Christensen & Pauly 1992). Le cœur du programme a été conçu par

Polovina et Ow (1983), et Polovina (1985). Il s'agit d'un ensemble d'équations linéaires décrivant chacune un groupe du système écologique et qui sont de la forme suivante :

$$P_i - M2_i - M0_i - C_i = 0 \quad (1)$$

avec P_i la production de l'espèce i
 $M2_i$ sa mortalité par la prédation
 $M0_i$ la mortalité non due à la prédation
 C_i l'exploitation par la pêche.

Cette équation peut être successivement réécrite de deux manières différentes :

$$P_i - B_i \cdot M2_i - P_i \cdot (1 - EE_i) - EX_i = 0$$

avec B_i la biomasse de i
 EE_i l'Effizienz Ecotrophique de i . ($1 - EE_i$) étant la mortalité non due à la prédation.
 EX_i l'exportation de i (hors du système).

$$B_i \cdot PB_i \cdot EE_i - \sum_j (B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji}) - EX_i = 0 \quad (2)$$

avec PB_i le rapport production/biomasse
 QB_j le rapport consommation/biomasse
 DC_{ji} la fraction de la proie i dans le régime alimentaire du prédateur j .

Les équations de la forme (2) peuvent être représentées sous la forme d'une matrice à partir de laquelle sont estimés les paramètres.

1-2 Les paramètres de base requis

La représentation de l'écosystème se fait sous forme de compartiments (espèce, taxon etc.). Les organismes regroupés dans un compartiment doivent posséder des caractéristiques énergétiques homogènes. En effet, chacune de ces unités fonctionnelles est caractérisée par une biomasse (B), une production¹ (P/B), une consommation² (Q/B) et une efficacité écotrophique³ (EE). Il s'agit donc

¹ La production est l'élaboration de tissus pendant une période donnée, elle correspond à la quantité de matière consommée, diminuée des pertes liées à l'excrétion et la respiration. Si l'espèce considérée a une mortalité totale Z constante, et que la croissance obéit au modèle de von Bertalanffy, alors le rapport P/B est égal à la mortalité totale Z .

² Le modèle ECOPATH II quantifie des flux de matière, d'énergie et de nutriments. Cela implique la nécessité de définir la "consommation" des producteurs primaires.

³ Fraction de la production d'un compartiment qui est consommée par les niveaux trophiques supérieurs et/ou exportée hors du système (comprise entre 0 et 1).

souvent d'espèces liées taxonomiquement ou écologiquement.

Pour chaque compartiment choisi pour décrire l'écosystème, le modèle requiert la connaissance des paramètres suivants :

1. Trois valeurs parmi B, P/B, Q/B et EE ; la quatrième étant estimée.
2. Les régimes alimentaires.
3. La proportion de la consommation non assimilée.
4. La biomasse accumulée ou perdue entre deux années consécutives.
5. Les gains et pertes de biomasse dus aux migrations.
6. La proportion du surplus de détritits (pelotes fécales, morts, etc.) qui est stockée dans le compartiment " détritits " ; le reste étant exporté hors du système.

1-3 Les paramètres estimés par le modèle

1-3-1 Flux vers les détritits

Pour chaque organisme, ce flux représente la quantité de nourriture non assimilée et la mortalité naturelle non due à la prédation (vieillesse, maladies, famine). Ce flux est positif.

1-3-2 Consommation de nourriture

Elle représente l'ingestion totale de nourriture pendant un pas de temps défini. Elle est égale au produit de la biomasse par le taux d'ingestion (Q/B).

1-3-3 Quantités exportées ou ingérées

La quantité totale exportée hors du système et/ou ingérée par des prédateurs est le produit du rapport P/B par la biomasse et par l'efficacité écotrophique (EE).

1-3-4 Rendement net

Le rendement net correspond au rapport Production / Assimilation. L'assimilation est la quantité de nourriture consommée qui n'est pas excrétée. Elle est donc égale à la somme de la production et de la respiration. Le rendement net est positif et compris entre 0 et 1. Les organismes hébergeant des algues symbiotiques peuvent toutefois posséder un rendement net supérieur à 1.

1-3-5 Niveaux trophiques (TL)

Le modèle ECOPATH II utilise la notion de niveau trophique proposée par Odum et Heald (1975). Les organismes considérés peuvent se nourrir sur plusieurs niveaux trophiques et sont donc placés à des niveaux trophiques fractionnés. Dans le cas des détritits et des producteurs primaires, cette valeur est, par définition, égale à 1.

Par exemple, un organisme consommant 40% de plantes (TL = 1) et 60% d'herbivores (TL = 2) aura un niveau trophique de : $TL = 1 + [(1 \times 0,4) + (2 \times 0,6)] = 2,6$

1-3-6 Indice d'omnivorie (OI)

L'indice d'omnivorie a été introduit en 1987 (Pauly *et al.* 1992). Il correspond à la variance entre les niveaux trophiques des différentes proies d'un prédateur donné, et est sans unité. Lorsqu'un prédateur est très spécialisé, se nourrissant sur un unique niveau trophique, l'indice d'omnivorie est nul.

$$OI_i = \sum_j [TL_j - (TL_i - 1)]^2 * DC_{ij}$$

avec TL_j le niveau trophique de la proie j

TL_i le niveau trophique du prédateur i

DC_{ij} la proportion de la proie j dans la composition alimentaire du prédateur i

1-3-7 Indice de sélection (Electivity)

Il s'agit de l'indice de Chesson (1983) défini par la relation suivante :

$$S_i = \frac{\frac{r_i}{P_i}}{\sum \frac{r_i}{P_i}}$$

avec r_i l'abondance relative d'une proie dans le régime alimentaire d'un prédateur

P_i l'abondance relative de la proie dans l'écosystème

S_i varie de -1 à 1 et est interprété selon le schéma suivant :

$E_i = -1 \rightarrow$ Evitement de la proie

$E_i = 0 \rightarrow$ Pas de sélection

$E_i = 1 \rightarrow$ Choix exclusif pour la proie

2 Application au bief Andrésy-Méricourt

2-1 Le site choisi

Une rivière possède une dynamique hydrologique qui modifie en permanence le bilan de matière du site étudié. Pour se rapprocher d'un système fermé, nécessaire au modèle ECOPATH II, nous avons choisi le bief Andrésy-Méricourt (Figure 1), situé entre deux barrages, en considérant que les entrées de matière compensent les sorties. Ce bief fortement anthropisé constitue un écosystème caractérisé par une richesse spécifique faible. Le gardon y représente 80 % de la biomasse et son écologie a fait l'objet d'études pendant les années 1990-91 (Boughida, L. 1992). De plus, les travaux de recherche effectués par le PIREN-Seine, depuis 1989, offrent de nombreuses données sur les différents taxons présents dans ce secteur de la Seine.

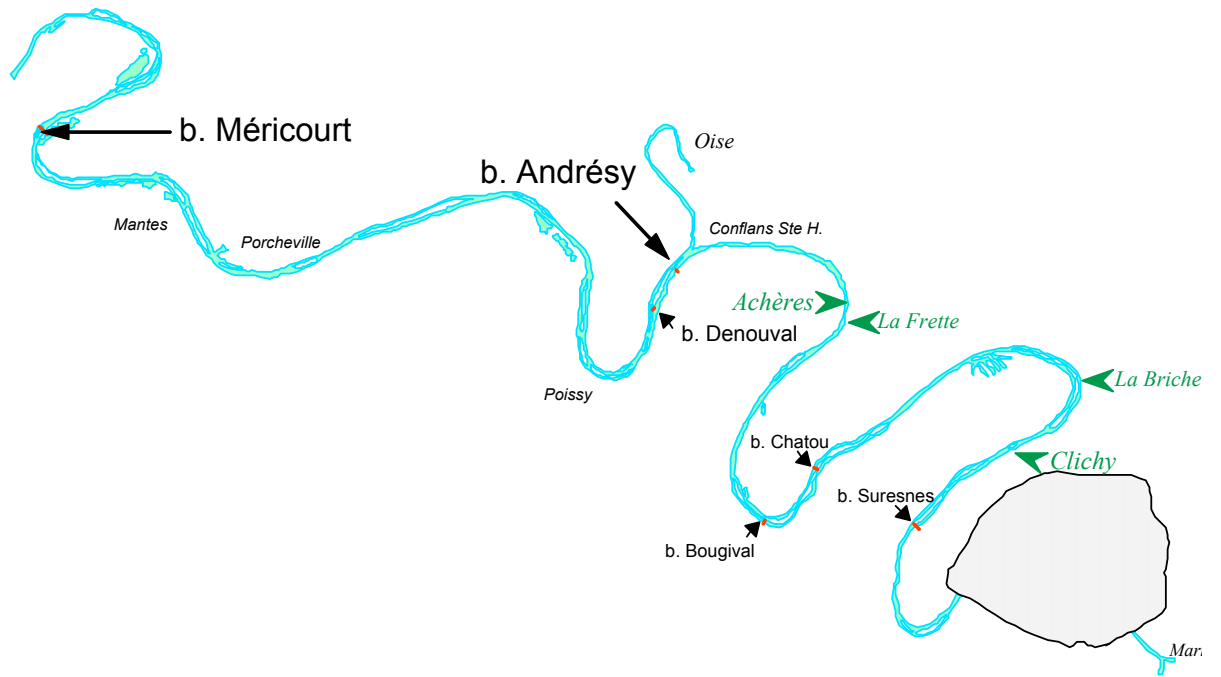


Figure 1 : Localisation du site d'étude, le bief Andrésy-Méricourt

2-2 Les compartiments de l'écosystème

Sept compartiments ont été choisis pour décrire l'écosystème du bief étudié :

Gardons adultes et gardons alevins, protozoaires, zooplancton, phytoplancton, bactéries et détritus.

Le modèle utilise un compartiment "Détritus" représentant la nécromasse du système. Ce dernier est alimenté par l'égestion (nourriture non assimilée) et la mortalité non due à la prédation.

Les régimes alimentaires sont décrits dans le tableau 1. Une fraction du régime alimentaire des bactéries est attribuée au phytoplancton afin de considérer l'excrétion de ce dernier, qui peut assurer jusqu'à 17% de la consommation de carbone des bactéries (Garnier et al. 1993).

Tableau 1 : Régimes alimentaires des compartiments trophiques choisis. Les valeurs sont exprimées en fraction du régime alimentaire du prédateur.

Prédateurs Proies	Poissons adultes	Alevins	Protozoaires	Zooplancton	Bactéries*
<i>Protozoaires</i>	0.01	0.01			
<i>Zooplancton</i>	0.10	0.3			
<i>Bactéries</i>	0.01	0.01	0.75		
<i>Phytoplancton</i>	0.44	0.48	0.02	0.80	0.15
<i>Détritus</i>	0.44	0.20	0.23	0.20	0.85

NB: Les données utilisées proviennent de la littérature et du programme PIREN-Seine.

* Pour les bactéries, il ne s'agit évidemment pas de prédation mais de dégradation.

2-3 Hypothèses

Trois hypothèses sont faites pour construire le modèle :

- *Le bief est un système clos dont les entrées et sorties se compensent*
- *Pas d'accumulation de biomasse entre 2 années (i.e système à l'équilibre)*
- *Pas d'exportation de Gardons par pêche (mortalité naturelle uniquement)*

2-4 Caractéristiques bioénergétiques des compartiments

Les paramètres d'entrée du modèle pour chaque compartiment sont présentés dans le tableau 2. Comme il a été précisé précédemment (§ 1-2), on renseigne les champs Biomasse, Production/Biomasse, Consommation/Biomasse (ou Production/Consommation) et Efficience écotrophique ainsi que non assimilé/Consommation. D'après les hypothèses faites, la colonne Biomasse accumulée vaut 0.

La variabilité saisonnière est importante (température, éclaircissement etc.) et les flux de matières le sont donc aussi (blooms phytoplanctoniques etc.). Le pas de temps choisi est l'année et les données récoltées sont donc moyennées sur cette période.

Tableau 2 : Tableau récapitulatif des valeurs d'entrée du modèle.

Group name	Trophic mode	Biomass (mgC/m ²)	Prod./Biom. (/year)	Cons./Biom. (/year)	Ecotrophic efficiency	Production / Consumption	± Biom.acc. (mgC/m ² /year)	Unassimil./ Consumption	Detritus import (mgC/m ² /year)
Gardons adultes	0,0	800,000	0,440	23,400			0,000	0,450	
Gardons alevins	0,0	80,000	7,680	213,500			0,000	0,400	
Zooplancton	0,0	110,000	65,000			0,150	0,000	0,500	
Protozoaires	0,0	330,000	120,000	400,000			0,000	0,500	
Bactéries	0,0	550,000	250,000			0,330	0,000	0,200	
Phytoplancton	1,0	5500,000	100,000				0,000		
Detritus	2,0	5500,000							0,000

Pour effectuer les conversions d'unités concernant les poissons, nous considérons que le poids sec représente 30% du poids frais et le carbone 35% du poids sec. L'estimation de la biomasse en gardons ne se fait pas directement mais par ajustements progressifs par rapport aux autres paramètres. Les valeurs de P/B pour les gardons sont calculées à partir des travaux de Boughida (1992). Les valeurs de Q/B pour les gardons adultes sont issues des travaux de Palomares (1991), pour les alevins c'est la valeur trouvée pour le Lac d'Aydat qui est retenue (Reyes-Marchant, P. 1993). La fraction non assimilée est plus élevée pour les adultes compte tenu du régime plus détritivore des adultes.

Les différents paramètres B et P/B retenus pour le phytoplancton proviennent des travaux du PIREN-Seine (Garnier *et al.*, 1995). Les données initiales étant exprimées par litre, une profondeur moyenne de 5,5 mètres est utilisée pour les exprimer en m².

Les Rotifères ont un cycle de quelques jours, les Cladocères d'environ une semaine, et les Copépodes de quelques semaines. Ainsi, lors d'apparitions de blooms phytoplanctoniques, les Rotifères ont un temps de réaction bien meilleur. Il en résulte que 97 % de la biomasse zooplanctonique est attribuée aux Rotifères. Le modèle assimile le zooplancton aux Rotifères. Les valeurs utilisées sont issues des travaux de Garnier *et al.* (1995) pour B et P/B et de ceux de Mathews (1993) pour P/C et non assimilé.

Concernant les protozoaires et les bactéries les valeurs sont issues des travaux du Piren-Seine (Garnier et Billen, comm. pers.)

3- Résultats

Les paramètres de sortie du logiciel sont réunis dans un tableau. Une partie d'entre eux permet de réaliser une sortie graphique (Figure 2) indiquant le niveau trophique des compartiments, leur importance relative (les cadres sont proportionnels au logarithme de la biomasse) et les flux de matière entre compartiments.

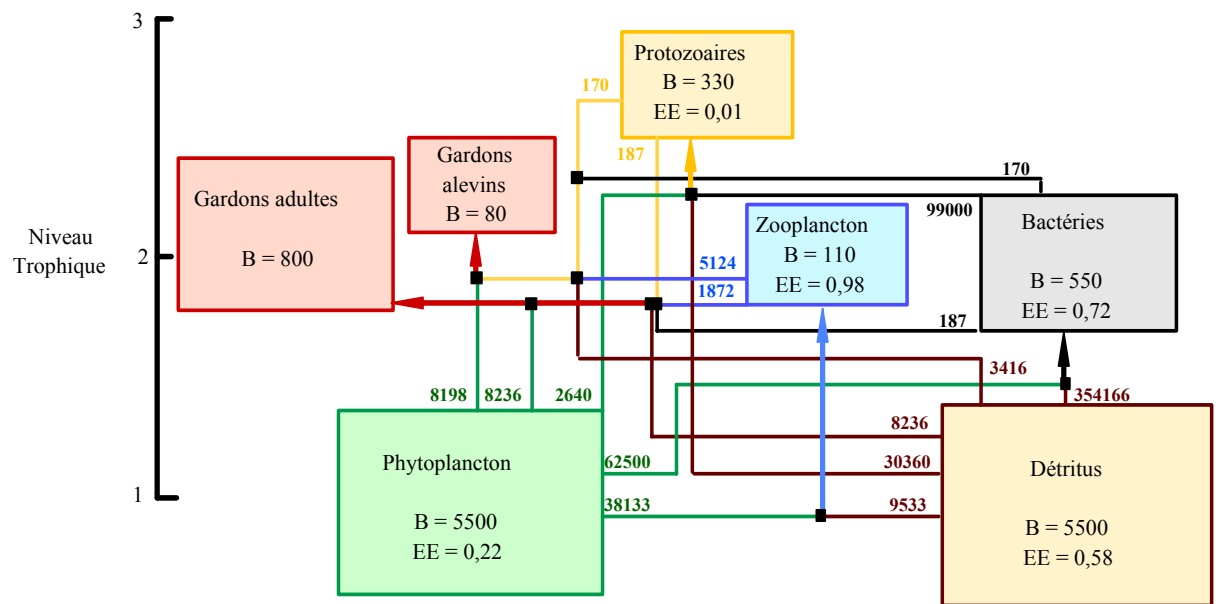


Figure 2 : Représentation des flux du modèle ECOPATH II

4- Discussion

Selon les données récoltées dans la littérature par Randall *et al.* (1995), la biomasse moyenne en poisson pour 58 rivières est de 146,1 kg.ha⁻¹. En utilisant les facteurs de conversion définis précédemment (§ 2-4), la biomasse obtenue par le modèle ECOPATH II est inférieure : environ 84 kg.ha⁻¹. Comme il l'a été précisé au préalable, pour construire le modèle, les biomasses de gardons adultes et alevins n'ont pas été directement déduites. L'estimation s'est faite par itération et la proportion d'alevins en biomasse a été fixée arbitrairement à 10%, ce qui est légèrement inférieur à la valeur obtenue par Reyes-Marchant pour le lac d'Aydat (13,3%). Les résultats retenus pour les biomasses en poisson sont des *maxima*. En effet, si l'on essaie des valeurs de biomasse plus importante, l'efficacité écotrophique du zooplancton devient supérieure à un, ce qui est impossible. Cela est dû au fait que la totalité de la biomasse du zooplancton consommée est attribuée au gardon : 30% du régime alimentaire des alevins et 10% de celui des adultes. Le zooplancton représente le facteur biotique limitant pour le gardon.

On peut penser que la biomasse en zooplancton est sous-estimée et/ou que la composition des régimes alimentaires des poissons est à revoir.

Les Copépodes et les Nauplii n'apparaissent que très faiblement dans la biomasse zooplanctonique des prélèvements d'eau alors que des résultats d'analyses de contenus stomacaux d'alevins de gardon révèlent des importances numériques pouvant atteindre 86% pour les Nauplii (Boughida 1992). Les Copépodes sont représentés par des importances numériques faibles mais des fréquences d'occurrences élevées (jusqu'à 90%). Une hypothèse sous-jacente apparaît alors : il existe une production non négligeable de ces organismes mais insuffisante pour voir apparaître une forte biomasse dans la mesure ou ils seraient consommés au fur et à mesure.

Le modèle ne comprend pas de compartiment benthique. En effet, aucune donnée précise n'est actuellement disponible. Néanmoins, il est intéressant de remarquer que Boughida (1992) a relevé des importances numériques non négligeables de Chironomes (jusqu'à 37%) et Chydorides (jusqu'à 60%) dans les contenus stomacaux d'alevins de gardons.

La proportion d'alevins, fixée dans le modèle à 10% de la biomasse des adultes est un paramètre pouvant varier sensiblement. Cette valeur est à préciser.

Différentes simulations avec des proportions différentes offrent des résultats en biomasse très variés. Par exemple, en conservant une efficacité écotrophique maximale pour le zooplancton, pour une proportion en alevin de 5%, la biomasse en gardon est alors 114,3 kg.ha⁻¹ pour les adultes et 5,7 kg.ha⁻¹ pour les alevins. Une proportion de 5% d'alevins n'est pas nécessairement trop faible dans le cas de la Seine à l'aval de Paris. En effet, le développement des alevins se fait, dans un premier temps, en période estivale. La biomasse de zooplancton y est alors très forte et il est concevable que cette dernière puisse suppléer les besoins nutritionnels des alevins. De plus, de nombreux alevins semblent disparaître après l'été en raison des faibles concentrations en oxygène. Ainsi, à l'échelle de l'année, la proportion d'alevins dans la population pourrait donc être très faible. Des proportions plus importantes pouvant être observées pendant la saison estivale.

L'utilisation du modèle ECOPATH II fait apparaître des incertitudes sur le régime alimentaire des poissons et de leur consommation (notamment Q/B des alevins). Il semble donc nécessaire, dans un premier temps, d'obtenir des données propres à la Seine concernant la consommation du gardon, sur les plans quantitatif et qualitatif.

5- Conclusion

La biomasse de poisson, approchée par cette méthode, est réaliste compte tenu de la connaissance préalable du milieu et notamment des faibles densités observées par échosondeur. Cette

tentative montre néanmoins la nécessité de disposer de données complémentaires pour affiner notre approche.

Il s'agirait d'abord de préciser, au plan quantitatif, le régime alimentaire du gardon dans le bief Andrésey-Méricourt, ce qui nécessiterait au moins deux cycles nyctéméraux de prélèvements réguliers de poissons, suivis des analyses de leurs contenus stomacaux au laboratoire. La consommation Q/B des alevins pourrait alors être estimée à l'aide du logiciel MAXIMS utilisant les contenus stomacaux (Jarre et al., 1990).

Se pose ensuite la question d'étendre l'étude à l'ensemble du bassin, laquelle renvoie à des investigations systématiques, à considérer au minimum par rang fluvial. Mais dans ce cas, si pour tester la méthode, le cours aval de Paris a été volontairement choisi en raison de la relative simplicité de son peuplement piscicole, le problème serait fort différent dans les secteurs abritant des communautés diversifiées. Cet aspect pourrait néanmoins être résolu par une approche par guildes (groupes d'espèces exploitant des ressources alimentaires sensiblement de même type).

Dans tous les cas cependant, il convient de souligner que ces efforts n'auraient pas de sens sans une meilleure connaissance du compartiment benthique, lequel constitue un maillon essentiel, exploité par de nombreuses espèces de poissons.

6- Références bibliographiques

Boughida, L. (1992) : Eléments d'écologie du gardon (*Rutilus rutilus* L. Cyprinidae). Croissance, reproduction et développement de deux populations de la Seine, en amont et en aval de l'agglomération parisienne *Thèse de Doctorat de L'Université Paris VI*. 176p.

Chesson, J. (1983) : The estimation and analyses of preference and its relationships to foraging model. *Ecology*, 64 : 1297-1304.

Christensen, V. & D. Pauly. (1992) : A guide to the ECOPATH II program (version 2.1). *ICLARM Software 6*, 72 p.

Garnier, J. & P. Servais & A. Barillier & G. Billen (1993) : Modélisation de la dégradation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes dans la Seine. *In Rapport de Synthèse – mai 1993, PIREN-Seine*.

Garnier, J. & G. Billen & M. Coste (1995) : Seasonal succession of diatoms and Chlorophyceae in the drainage network of the Seine River : Observations and modeling. *In Limnol. Oceanogr.*, 40 : 750-765.

Jarre, A. & M.L. Palomares & M.L. Soriano & V.C. Sambalay Jr. & D. Pauly (1990) : A user's manual for MAXIMS. A computer program for estimating the food consumption of fishes from diel stomach contents data and population parameters. *ICLARM Software 4, International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines*, 27 p.

Mathews, C.P. (1993) : Productivity and energy flows at all trophic levels in the River Thames, England : Mark 2, p. 161-171. *In V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26*, 390 p.

Odum, W.E. & E.J. Heald (1975) : The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, p. 265-286. *In L.E. Cronin (ed.) Estuarine Research. Vol. 1. Academic Press, N.Y.*

Palomares, M.L. (1991) : La consommation de nourriture chez les poissons : Etude comparative, mise au point d'un modèle prédictif et application à l'étude des réseaux trophiques. *Thèse de Doctorat de L'Institut National Polytechnique de Toulouse*. 211 p.

Palomares, M.L. & B. Yulianto & L. Puy & D. Bengen & A. Belaud (1993) : A preliminary model of

the Garonne River (Toulouse, France) ecosystem in spring, p. 172-179. In V. Chistensen and D. Pauly (eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc.* 26, 390 p.

Pauly, D. & M. Soriano & M.L. Palomares (1992) : On improving the construction, parametrization and interpretation of steady-states multispecies models. In V. Chistensen and D. Pauly (eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc.* 26, 390 p.

Polovina, J.J. (1985) : An approach to estimating an ecosystem box model. *U.S. Fish Bull.* 83(3) : 457-460.

Polovina, J.J. & M.D. Ow (1983) : ECOPATH : a user's manual and program listings. *Nat. Mar. Fish. Serv., NOAA, Honolulu Admin. Rep.* H-83-23. 46p.

Randall, R.G. & J.R.M. Kelso & C.K. Minns (1995) : Fish production in freshwaters : Are rivers more productive than lakes ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 : 631-643.

Reyes-Marchant, P. (1993) : Impact des alevins de gardon (*R. rutilus*) sur les communautés planctoniques littorales : modélisation des relations trophiques du lac d'Aydat. *Thèse de doctorat de l'Université Blaise Pascal Clermont-Ferrand, France.* 185 p.

Ulanovicz, R.E. (1986) : Growth and development : Ecosystem phenomenology, Springer Verlag, New-York. 203p.