

# 31 • Relations entre sels nutritifs et chlorophylle : une approche exploratoire

CLAUDE ROY

Chercheur ORSTOM, CRODT/ISRA, BP 2241, Dakar, Sénégal

## RÉSUMÉ

A partir de prélèvements hebdomadaires en un point du littoral de la presqu'île du cap Vert (Sénégal), les relations entre la température, le nitrate et la chlorophylle sont analysées en période d'upwelling. Une analyse statistique exploratoire montre que la relation entre les sels nutritifs et la biomasse phytoplanctonique n'est pas linéaire, mais présente un seuil. Pour des biomasses phytoplanctoniques faibles, les teneurs en sels nutritifs sont peu affectées par le phytoplancton. Au-delà d'un seuil estimé à  $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ , un accroissement de la biomasse phytoplanctonique entraîne une chute des teneurs en sels nutritifs. Une régression non linéaire est utilisée pour transformer la variable chlorophylle, afin de linéariser la relation entre nitrate et chlorophylle. La prise en compte de cette variable transformée dans un modèle de régression multiple montre que les fluctuations de la biomasse phytoplanctonique permettent d'expliquer une part de la variance observée dans les relations  $\text{NO}_3/\text{T}$ .

## ABSTRACT

*From weekly sampling of the coastal waters in an upwelling area (Cape-Verde peninsula, Senegal), the relationships between nitrate, temperature and chlorophyll are investigated. An exploratory statistical analysis shows that the relation between the nitrate concentration and the phytoplankton biomass is not linear, there is a threshold value for chlorophyll values around  $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ . Above this threshold, nitrate concentration and chlorophyll are negatively correlated. To linearize the relation between chlorophyll and nitrate, a transformed chlorophyll variable is calculated using a non linear regression. The used of the transformed chlorophyll variable in a multiple linear regression shows that the fluctuations of the phytoplankton biomass are able to explain a part of the variance observed in the nitrate/temperature relationships.*

## INTRODUCTION

Oudot et Roy (présent volume) et Roy et Oudot (présent volume) ont étudié la variabilité saisonnière et interannuelle de la dynamique de quelques paramètres physico-chimiques et biologiques dans l'upwelling sénégalais de 1985 à 1989. Dans cet écosystème, la relation entre nitrate et température est linéaire pour les températures inférieures à  $21^\circ\text{C}$ . La pente et la dispersion des points autour de la droite de régression  $\text{NO}_3/\text{T}$  sont variables d'une année à l'autre. Différentes hypothèses ont été proposées pour tenter de rendre compte de cette variabilité. Parmi ces hypothèses, l'effet des fluctuations d'abondance de la biomasse phytoplanctonique a été envisagé comme facteur explicatif. En effet, le cycle

saisonnier de la chlorophylle (biomasse phytoplanctonique) présente une structure bimodale avec des maxima en début et en fin de saison d'upwelling, mais d'intensité variable d'une année à l'autre (Oudot et Roy, présent volume). Dans une masse d'eau, à une température donnée, la quantité de sels nutritifs dépend en partie de la biomasse phytoplanctonique, des fluctuations d'abondance de cette biomasse se traduisent par une dispersion des points autour de la droite de régression  $\text{NO}_3/\text{T}$ .

## MÉTHODOLOGIE: UNE ANALYSE EMPIRIQUE

Dans une masse d'eau issue d'un upwelling, nitrate et chlorophylle sont en général deux paramètres inversement corrélés: le développement de la biomasse phytoplanctonique se fait au détriment des sels nutritifs présents dans cette masse d'eau. De nombreux travaux ont décrit la dynamique du plancton suite à un enrichissement dans les zones d'upwelling (Dugdale, 1976; Herbland et Voituriez, 1974; Barber et Smith, 1981; Minas *et al.*, 1982; Kokkinakis et Wheeler, 1987). Cependant, rien ne permet d'affirmer que la relation entre nitrate et chlorophylle soit linéaire et monotone. Des outils exploratoires comme celui développé par Breiman et Friedman (1985) s'avèrent ici particulièrement utiles car, contrairement aux outils classiques, cette méthode permet d'explorer les relations existant entre un jeu de variables, sans émettre d'hypothèse restrictive sur la forme de ces relations.

L'algorithme proposé par Breiman et Friedman (1985) calcule, par itérations successives et de façon empirique, les transformations à appliquer à une variable dépendante et à des variables explicatives, de façon à maximiser le coefficient de corrélation entre ces variables. L'unicité de ces transformations a été démontrée. L'algorithme converge vers une solution optimale et produit, non pas une équation, mais une transformation empirique lissée de chacun des points et pour chacune des variables. Les formes de ces transformations sont ensuite visualisées en traçant chacune des variables transformées en fonction des variables originelles. Cet algorithme diffère de ceux utilisés traditionnellement en statistique par le fait qu'aucune hypothèse restrictive n'est émise au préalable sur la forme, l'appartenance à une famille connue ou la monotonie de la transformation. Une estimation du pourcentage de variance expliquée par ces transformations est donnée par l'algorithme, elle permet d'évaluer la pertinence du choix du modèle.

Cette méthode exploratoire a été utilisée dans le domaine des pêches par Mendelsshon et Cury (1987, 1989), Mendelsshon et Mendo (1987) et Cury et Roy (1989). Comme dans toute analyse empirique, l'interprétation des transformations obtenues doit être effectuée avec précaution; les formes obtenues doivent impérativement être validées par une interprétation correspondant à un processus connu ou réaliste. Des tests complémentaires sont réalisés en observant la stabilité des transformations obtenues en supprimant une ou plusieurs variables explicatives.

Dans le cas où les transformations obtenues ne sont pas linéaires mais appartiennent à une famille de courbes connue, les paramètres de l'équation de la transformation de ces variables peuvent être estimés à l'aide d'une régression non-linéaire entre les données transformées et les données originelles. Ensuite, un modèle de régression linéaire multiple peut être construit à partir des variables ainsi transformées.

## ESTIMATION ET MODÉLISATION DES RELATIONS ENTRE NITRATE, TEMPÉRATURE ET CHLOROPHYLLE

### *Une approche exploratoire*

Les données de nitrate, température et chlorophylle proviennent des observations hebdomadaires réalisées en période d'upwelling à la station côtière de Yoff (presqu'île du cap Vert, Sénégal) entre 1985 et 1989 (Oudot et Roy, présent volume). Seules les températures inférieures à 21°C ont été prises en compte, cette valeur correspondant à un seuil de température au-delà duquel les concentrations de nitrate deviennent proches de zéro. La relation entre nitrate et température est linéaire avec cependant une dispersion importante des points (fig. 1). La relation entre nitrate et chlorophylle est difficilement interprétable; une décroissance progressive du nitrate pour des valeurs de chlorophylle supérieures à 2  $\mu\text{g.l}^{-1}$  semble cependant apparaître (fig. 1).

Cette analyse diffère de celles réalisées à l'aide des modèles de régression classiques (Voituriez et Herbland, 1984; Oudot et Morin, 1987; Roy et Oudot, présent volume) où une relation linéaire entre les paramètres est fixée a priori. L'algorithme utilisé ne faisant au préalable aucune hypothèse sur la forme des relations entre les variables, l'existence éventuelle d'un seuil et/ou d'une non-linéarité peut être mis en évidence.

Les transformations optimales des variables nitrate et température calculées pour la relation  $\text{NO}_3=f(\text{T, CHL})$  ont une forme linéaire, croissante pour le nitrate et décroissante pour la température (fig. 2). L'interprétation de ces transformations est la suivante:

- il n'y a pas lieu de transformer la variable dépendante ( $\text{NO}_3$ ) pour maximiser la corrélation entre les variables,
- les teneurs en nitrate sont inversement corrélées avec la température. C'est la relation classique entre les sels nutritifs et la température.

La forme de la transformée de la chlorophylle présente un point d'inflexion pour des valeurs de chlorophylle d'environ 1,0  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (fig. 2). Entre 0  $\mu\text{g.l}^{-1}$  et ce point d'inflexion, la relation entre la variable transformée et la variable originelle est schématisée par une relation linéaire croissante. Pour des valeurs de chlorophylle supérieures à 1  $\mu\text{g.l}^{-1}$ , la forme de la transformée est linéaire décroissante. L'interprétation d'une telle transformation est la suivante:

- pour des valeurs de chlorophylle entre 0 et 1  $\mu\text{g.l}^{-1}$ , il y a une corrélation positive entre nitrate et chlorophylle, l'amplitude de la variabilité de la transformée est faible,
- pour des valeurs de chlorophylle supérieures à 1  $\mu\text{g.l}^{-1}$ , chlorophylle et nitrate sont inversement

Fig. 1

Relation entre: (a) nitrate ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) et température ( $^{\circ}\text{C}$ )  
(b) nitrate et chlorophylle ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) à la station de Yoff.

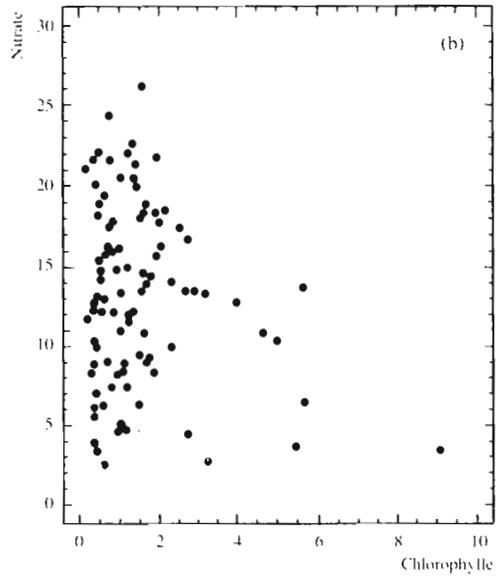
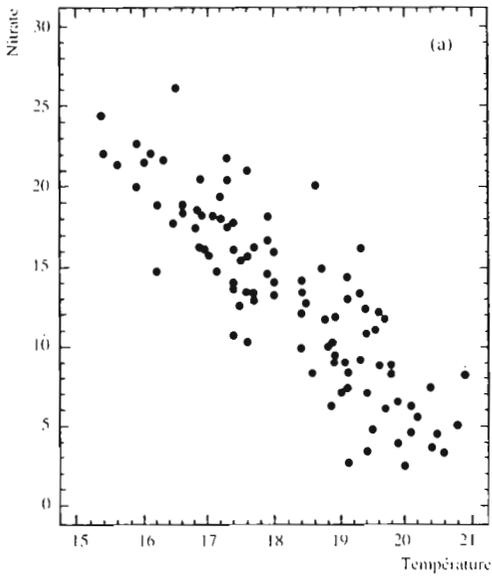
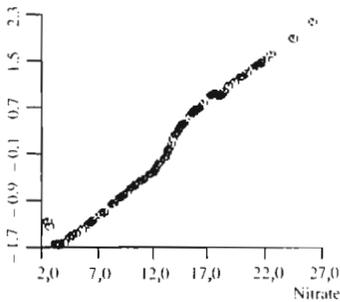


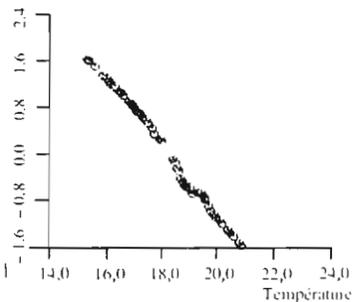
Fig. 2

Transformations optimales pour le nitrate, la température et la chlorophylle à Yoff.

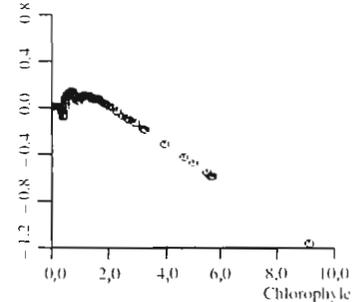
Transformation



Transformation



Transformation



corrélées. Plus la chlorophylle est abondante, plus la consommation de nitrate est élevée. Un accroissement de la biomasse phytoplanctonique entraîne une chute des teneurs en sels nutritifs.

Une estimation de la contribution des variables explicatives est obtenue en comparant l'amplitude de chacune des transformées. Celle de la température est de 3,2, celle de la chlorophylle est de 1,4. La contribution de la variable température pour expliquer la variabilité des nitrates est donc supérieure, dans un rapport de 2,3, à la contribution de la variable chlorophylle. Supprimer la variable température dans le calcul des transformations ne modifie pas la forme de la transformée de la chlorophylle et de la valeur du seuil, ce qui renforce la validité de la transformation obtenue.

#### Estimation de l'équation de la transformée de la chlorophylle.

Une recherche empirique à partir de différentes équation montre qu'une équation du type:

$$y = [a \cdot \log(x+b)] \cdot [1 - \log(x+b)]$$

a une forme proche de celle de la transformée de la chlorophylle. Les paramètres de l'équation sont alors estimés (tab. 1) à l'aide de la méthode de Marquardt; l'ajustement permet d'expliquer 96 % de la variance et est présenté sur la figure 3. Les données de chlorophylle transformées (notées CHLt) sont estimées à partir de cette régression non linéaire.

#### Modélisation

La transformation de la variable chlorophylle permet d'utiliser une régression linéaire multiple, prenant en compte les données de température originelles et celles de chlorophylle transformées, pour modéliser la variabilité des nitrates à la station côtière de Yoff. Un modèle «pas à pas»  $\text{NO}_3 = f(T, \text{CHLt})$  montre que l'apport de la variable chlorophylle permet d'accroître de 3 % le pourcentage de variance expliquée. La régression multiple  $\text{NO}_3 = f(T, \text{CHLt})$  explique 76 % de la variance (tab. 2). Les valeurs des estimateurs des paramètres de cette régression sont tous significatifs ( $p < 0,01$ ).

#### DISCUSSION

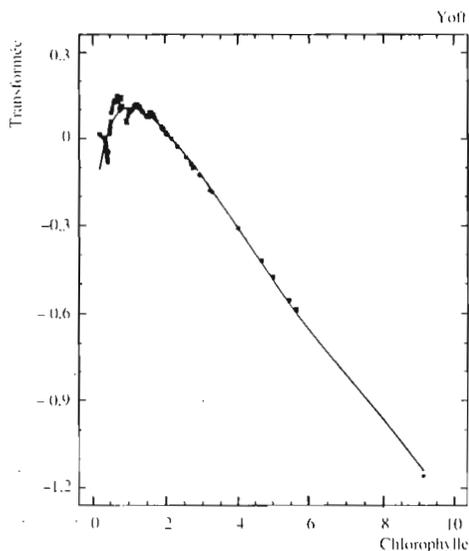
Dans la bordure littorale, échantillonnée à partir des données de la station côtière de Yoff, les fluctuations de la biomasse phytoplanctonique permettent d'expliquer une part de la variance observée dans les relations  $\text{NO}_3/T$ . La relation entre les sels nutritifs et la biomasse phytoplanctonique n'est pas linéaire et présente un seuil. Pour des biomasses phytoplanctoniques faibles, les teneurs en sels nutritifs sont peu affectées par le phytoplancton. Au-delà d'un seuil estimé à  $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ , un accroissement de la biomasse phytoplanctonique entraîne une chute des teneurs en sels nutritifs.

Après avoir transformé la variable chlorophylle afin de

Fig. 3

Ajustement entre chlorophylle et chlorophylle transformée à partir du modèle:

$$\text{CHLt} = [0,39 \cdot \log(\text{CHL} + 0,62)] \cdot [1 - \log(\text{CHL} + 0,62)]$$



linéariser la relation entre cette variable et la variable nitrate, la prise en compte de cette variable dans un modèle de régression linéaire multiple  $\text{NO}_3 = f(T, \text{CHLt})$  entraîne un accroissement du pourcentage de la variance expliquée ( $R^2$ ) de 3 %. Le pourcentage total des observations, où la teneur en chlorophylle est supérieure à  $2 \mu\text{g.l}^{-1}$ , ne dépasse pas 17 %. Ce faible pourcentage de données, pour lesquelles la teneur en chlorophylle est suffisamment importante pour entraîner une chute des teneurs en sels minéraux, explique le faible accroissement du  $R^2$  obtenu en utilisant le modèle  $\text{NO}_3 = f(T, \text{CHLt})$ . En 1985, 88% des observations de chlorophylle sont supérieures à  $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ ; la prise en compte dans le modèle de la variable chlorophylle transformée entraîne cette fois un accroissement du  $R^2$  proche de 10% (tab. 3). La biomasse phytoplanctonique est un des facteurs pouvant entraîner une dispersion des points autour de la relation  $\text{NO}_3/T$ . Cependant, l'importance de la contribution de ce processus semble dépendre du niveau de la biomasse phytoplanctonique.

#### CONCLUSION

La mise en évidence d'un seuil, au-delà duquel il est nécessaire d'intégrer les fluctuations de la biomasse phytoplanctonique pour rendre compte de la relation entre température et nitrate, n'est pas un résultat surprenant. L'existence de non-linéarité, de seuil constitue sans doute les caractéristiques élémentaires des interactions entre les composantes d'un système vivant. Bien que ces

### Tableau 1

Valeurs des paramètres de l'ajustement non linéaire entre la variable chlorophylle transformée et les valeurs originelles de chlorophylle.

modèle

$$\text{CHL}t = [a * (\log(\text{CHL}+b))] * [1 - \log(\text{CHL}+b)]$$

ddl=96  $R^2 = 0,96$

valeurs des paramètres	a = 0,39 (±0,016)	p<0,01
	b = 0,62 (±0,036)	p<0,01

### Tableau 2

Valeurs des paramètres de la régression linéaire entre nitrate, température et chlorophylle transformée.

$$\text{NO}_3 = 75,0(\pm 7,40) - 3,39(\pm 0,40) * T + 5,58(\pm 2,90) * \text{CHL}t$$

ddl=96  $R^2 = 0,77$

### Tableau 3

Valeurs des paramètres des régressions linéaires, en 1985, entre: (a) nitrate et température; (b) nitrate, température et chlorophylle transformée

(a)  $\text{NO}_3 = 65,5(\pm 11,4) - 2,8(\pm 0,6) * T$

ddl=16  $R^2 = 84\%$

(b)  $\text{NO}_3 = 68,50(\pm 7,40) - 3,03(\pm 0,40) * T + 11,37(\pm 4,82) * \text{CHL}t$

ddl=15  $R^2 = 93\%$

résultats n'apportent pas d'informations nouvelles sur la dynamique du plancton, ils permettent d'illustrer, de manière empirique, les effets de cette dynamique sur les sels nutritifs. La dispersion des points sur un diagramme nitrate/température peut être, dans certains cas, expliquée par la biomasse phytoplanctonique, cependant ce n'est pas le seul facteur pouvant modifier la dynamique des sels nutritifs au sein d'une masse d'eau. De nombreuses questions restent encore sans réponse: quelle est la signification écologique de ce seuil? Retrouve-t-on cette relation entre nitrate et chlorophylle à partir d'autres types de données (structure verticale ou spatiale), dans d'autres écosystèmes?

### BIBLIOGRAPHIE

- Barber, R.T. and R.L. Smith. 1981. Coastal upwelling ecosystems. *In: Analysis of marine ecosystems*, A. Longhurst(ed.), Academic Press, p. 31-68.
- Breiman, L. and J.H. Friedman. 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Amer. Stat. Assoc.*, 80: 580-619.
- Cury, P. and C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 670-680.
- Dugdale R.C. 1976. Nutrients cycle. *In D.H. Cushing et J.J. Walsh*, (eds), *The ecology of the sea*. Blackwell Scient. Publ., Oxford, p. 141-172.
- Herbland, A. et B. Voituriez. 1974. La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.* 12 (3): 187-201.
- Kokkinakis S.A. et P.A. Wheeler. 1987. Nitrogen uptake and phytoplankton growth in coastal upwelling regions. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 5: 1112-1123.
- Mendelssohn, R. and J. Mendo. 1987. Exploratory analysis of anchoveta recruitment off Peru and related environmental series.: 294-306. *In D. Pauly and I. Tsukayama* (eds.), *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.
- Mendelssohn, R. and P. Cury. 1987. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44:408-428.
- Mendelssohn, R. and P. Cury. 1989. Temporal and spatial dynamics of a coastal pelagic species *S. maderensis* off the Ivory Coast. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 46: 1686-1697.
- Minas, H.J., L.A. Codiposti et R.C. Dugdale. 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180: 148-183.
- Oudot, C. et P. Morin. 1987. The distribution of nutrients in the equatorial Atlantic: relation to physical processes and phytoplankton biomass. *Oceanol. Acta*, vol. Sp., 6: 121-130.
- Oudot C. et C. Roy. Présent volume. Les sels nutritifs au voisinage de Dakar: cycle annuel moyen et variabilité interannuelle.
- Roy C. et Oudot C. Présent volume. La variabilité des relations nitrate-température et nitrate-phosphate dans l'upwelling sénégalais.
- Voituriez, B. et A. Herbland. 1984. Signification de la relation nitrate-température dans l'upwelling équatorial du golfe de Guinée. *Océanol. Acta*, 7 (2): 169-174.