



UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES

Modélisation des écosystèmes aquatiques : rapport de travaux pratiques

MODULE 1 : CROISSANCE DU PHYTOPLANCTON EN FONCTION DE LA
DISPONIBILITE EN NUTRIMENTS

MODULE 2 : CROISSANCE DU PHYTOPLANCTON EN FONCTION DE LA
DISPONIBILITE EN NUTRIMENTS POUR DIFFERENTES CONDITIONS DE
TEMPERATURE ET LUMIERE

MODULE 3 : COMPÉTITION DIATOMÉES ET NANOFLAGELLÉS EN
FONCTION DE LA DISPONIBILITÉ EN NUTRIMENTS, DE LA LUMIÈRE ET
DE LA MORTALITÉ

TP1 (06/11/19) - TP2 (07/11/19) - TP3 (12/11/19)

Auteurs :

- Samuel Martin, Master Sciences et Technologies de l'Environnement
- Guillaume Buisson-Chavot, Master Bioinformatique et modélisation

TP1

MODULE 1 : CROISSANCE DU PHYTOPLANKTON EN FONCTION DE LA DISPONIBILITE EN NUTRIMENTS

A. Module et application :

Ce premier module vise à l'analyse d'un modèle simple modélisant la croissance du phytoplancton dans le temps en fonction de la disponibilité en 2 nutriments différents : le phosphate (PO_4^{3-}) et l'ammonium (NH_4^+). L'analyse du modèle est complétée au moyen de tests de sensibilité. Au cours de ces tests, nous faisons varier 1 par 1 les différents paramètres ou conditions initiales du modèle afin d'étudier la réponse du modèle à ces variations. Ces différentes réponses sont ensuite analysées et commentées.

Le modèle en question est composé des éléments suivants :

1. 3 variables d'état, à savoir :
 - La concentration en phosphate (PO_4^{3-}) en mmolP.m^{-3} , noté PO4
 - La concentration en ammonium (NH_4^+) en mmolN.m^{-3} , noté NH4
 - La biomasse phytoplanctonique, en mmolC.m^{-3} , notée PHYTO en mmolC.m^{-3}
2. Des paramètres k_{po} (mmolP.m^{-3}), k_{nh} (mmolN.m^{-3}), μ_{max} (j^{-1}), m (j^{-1})
3. Des constantes P:C et N:C
4. Des équations d'état :

$$\frac{d\text{PHYTO}}{dt} = \mu_{\text{max}} * \lim_{\text{Nut}} * \text{PHYTO} - m * \text{PHYTO}$$

$$\frac{d\text{NH}_4}{dt} = - \mu_{\text{max}} * \lim_{\text{Nut}} * \text{PHYTO} * N : C$$

$$\frac{d\text{PO}_4}{dt} = - \mu_{\text{max}} * \lim_{\text{Nut}} * \text{PHYTO} * P : C$$

Le modèle était préalablement écrit dans un programme en langage FORTRAN, nommé *Phyto_SelNut.f*, comprenant ces différents éléments.

Description des différents éléments du modèle :

1) Les variables d'état sont les variables caractérisant notre écosystème et auxquelles on s'intéresse. Ce sont ces variables qui vont intervenir dans nos équations et qui vont varier en fonction du temps et en fonction des conditions initiales et/ou paramètres que nous modifions au cours des tests de sensibilité.

Il s'agit de la concentration en nutriments (PO₄, NH₄) et de la biomasse du phytoplancton PHYTO. Lorsque le phytoplancton croît, celui-ci prélève des nutriments dans son environnement afin de soutenir cette croissance. Ces 3 variables sont donc interconnectées.

2) Les paramètres k_{po} et k_{nh} symbolisent les constantes de demi-saturation intervenant dans l'équation de Michaelis-Menten pour le phosphate et l'ammonium, respectivement. L'équation de Michaelis-Menten est la suivante :

Michaelis-Menten cinetic for
each nutrient:

$$v = v_{\max} \cdot \frac{S}{K_m + S}$$

k_m : half-saturation constant

Les constantes de demi-saturation représentent, dans l'équation de Michaelis-Menten, la concentration en substrat pour laquelle la vitesse de la réaction enzymatique vaut la moitié de la vitesse maximale de la réaction μ_{\max} . Il s'agit donc de la concentration en PO₄ et en NH₄ pour laquelle la vitesse de la réaction atteint la moitié de la vitesse maximale. Ces constantes sont caractéristiques de l'espèce de phytoplancton et sont déterminées expérimentalement.

μ_{\max} (v_{\max} dans l'équation ci-dessus) représente la vitesse maximale de la réaction enzymatique, c'est à dire la vitesse de la réaction quand la concentration en substrat est dite saturante. Cette vitesse dépend également de l'espèce de phytoplancton et est déterminée expérimentalement.

m_m est une constante représentant le taux de mortalité du phytoplancton. Comme la mortalité est difficilement mesurable dans la pratique, on cherche à simplifier au maximum le modèle en considérant que cette mortalité peut être représentée par une équation de premier ordre caractérisée par un taux constant.

3) Les constantes P:C et N:C représentent les ratios moyens Phosphore : Carbone et Azote : Carbone de la matière phytoplanctonique. Ces rapports sont appelés rapports de Redfield et valent respectivement 1:106 et 16:106. Cela signifie que pour une croissance de 106 moles de carbone, le phytoplancton devra prélever 1 mole de phosphore et 16 moles d'azote dans son environnement. Dans le modèle, ils sont utilisés pour passer d'un élément à un autre.

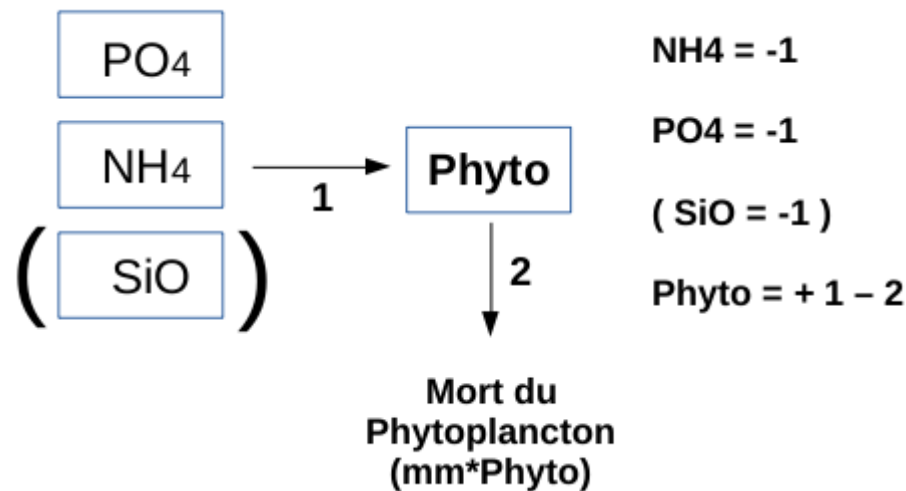
4) Ces équations d'état sont la formulation mathématique de la variation des différentes variables dans le temps. La première équation représente la variation de la biomasse du phytoplancton dans le temps, qui dépend de deux termes :

- Un terme positif, $\mu_{\max} \cdot \lim_{\text{nut}} \cdot \text{PHYTO}$. Ce terme exprime la croissance du phytoplancton, qui est dépendante de la biomasse actuelle de phytoplancton PHYTO, multipliée par la vitesse maximale de croissance μ_{\max} et par la fonction de limitation de la disponibilité en nutriments. C'est le nutriment le plus limitant à l'instant t qui interviendra dans l'équation et qui viendra limiter ce terme.
- Un terme négatif, $-m_m \cdot \text{PHYTO}$, qui représente la mortalité du phytoplancton. Ce terme est une simple fonction du premier ordre représentée par un taux de mortalité m_m . Une proportion constante m_m de phytoplancton meurt à chaque instant t .

La deuxième et la troisième équation décrivent la variation de la concentration en nutriments dans le milieu en fonction du temps. Celle-ci est forcément décroissante car le phytoplancton prélève ces

nutriments dans le milieu afin de subvenir à sa croissance. Comme l'on sait que pour chaque nouvelle mole de carbone de phytoplancton, une proportion constante de P et de N est prélevée dans le milieu, on peut simplement reprendre le premier terme de l'équation 1 et le multiplier par les rapports de Redfield pour l'azote et le phosphore afin d'exprimer cette décroissance.

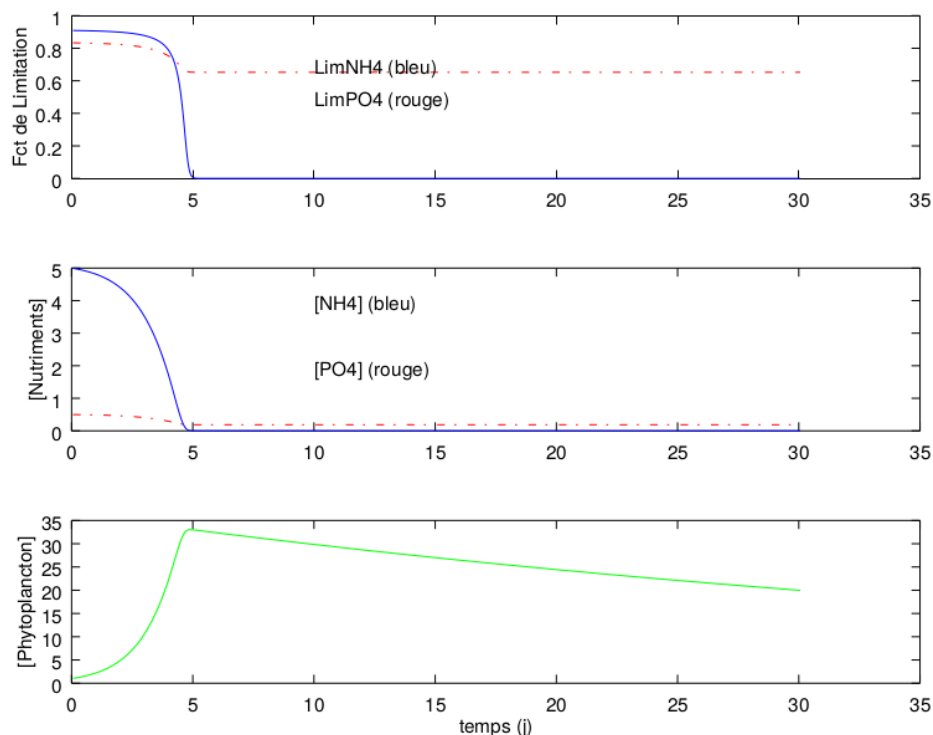
B. Modèle conceptuel :



NH_4 , PO_4 et $Phyto$ sont les variables décrites plus haut. Le processus -1 représente l'utilisation (uptake) de nutriments décrit par la deuxième et la troisième équation. $+1$ représente la croissance du phytoplancton (terme positif de la première équation) et -2 représente la mortalité (terme négatif). La variable d'état SiO , représentant la concentration en SiO , est notée entre parenthèse car celle-ci n'interviendra que pour le dernier point du TP, lorsque l'on s'intéresse à la croissance de diatomées.

C. Résultats et discussions

1. Simulation de référence



Note: Le changement de phase des courbes a lieu entre le quatrième et le cinquième jour mais pour simplifier, nous parlerons systématiquement du changement “du cinquième” jour dans la simulation de référence.

Analyse de la courbe de la biomasse du phytoplancton :

On observe une phase de croissance exponentielle du phytoplancton pendant les cinq premiers jours ce qui signifie que le premier terme de l'équation d'état du Phytoplancton $\mu_{\max} \cdot \lim \text{nut} \cdot [\text{PHYTO}]$ est supérieur au second terme $mm \cdot [\text{PHYTO}]$. Au cinquième jour, la concentration de phytoplancton est maximale ce qui signifie que les deux termes de l'équation d'état du phytoplancton sont égaux. Enfin, entre le cinquième et le trentième jour, le premier terme de l'équation correspondant à la croissance phytoplanctonique est nul, il ne reste alors que le second terme qui est négatif ce qui signifie biologiquement que le phytoplancton ne croît plus et meurt petit à petit. La biomasse du phytoplancton décroît exponentiellement (terme $e^{-mm \cdot [\text{PHYTO}]}$) mais comme le taux de mortalité mm ($= 0.02$) est très petit, on a l'impression que la décroissance est linéaire.

Analyse de la courbe de la concentration en nutriments :

Sur la courbe de consommation des nutriments inorganiques, on peut observer une importante consommation d'ammonium (NH_4^+) par le phytoplancton durant les cinq premiers jours qui passe de 5 mmol/mm³ à 0 mmol/mm³. Durant cette même période, le phosphate PO_4^{3-} est également consommé par le phytoplancton et passe de 0.5 mmol/mm³ à environ 0.18 mmol/mm³

(consommation d'environ 0.3125 mmol/mm^3 de phosphate). Notons que la consommation de $[\text{NH}_4^+]$ est bien supérieure à la consommation de $[\text{PO}_4^{3-}]$, cela est dû aux rapports de Redfield (phosphate-Carbone et Ammonium – Carbone) qui impliquent un facteur de 16 entre la consommation de $[\text{NH}_4^+]$ et de $[\text{PO}_4^{3-}]$, l'ammonium est donc consommé 16 fois plus que le phosphate (en effet $16 * 0.3125 \text{ mmol/mm}^3 = 5 \text{ mmol/mm}^3$).

Enfin, après le cinquième jour, la consommation de nutriments inorganiques est nulle (il n'y a plus de NH_4^+ et $[\text{PO}_4^{3-}] = \text{constante} \approx 0.3125 \text{ mmol/mm}^3$) raison pour laquelle la concentration de Phytoplancton diminue. En effet, comme $[\text{NH}_4^+] = 0$, on a donc

lim nut = $\min(\text{lpo}, \text{lnh}) = \min([\text{PO}_4^{3-}]/([\text{PO}_4^{3-}] + k_{\text{po}}), [\text{NH}_4^+]/([\text{NH}_4^+] + k_{\text{po}})) = 0$ et il ne reste donc que le second terme négatif de mortalité $-\text{mm} * [\text{PHYTO}]$.

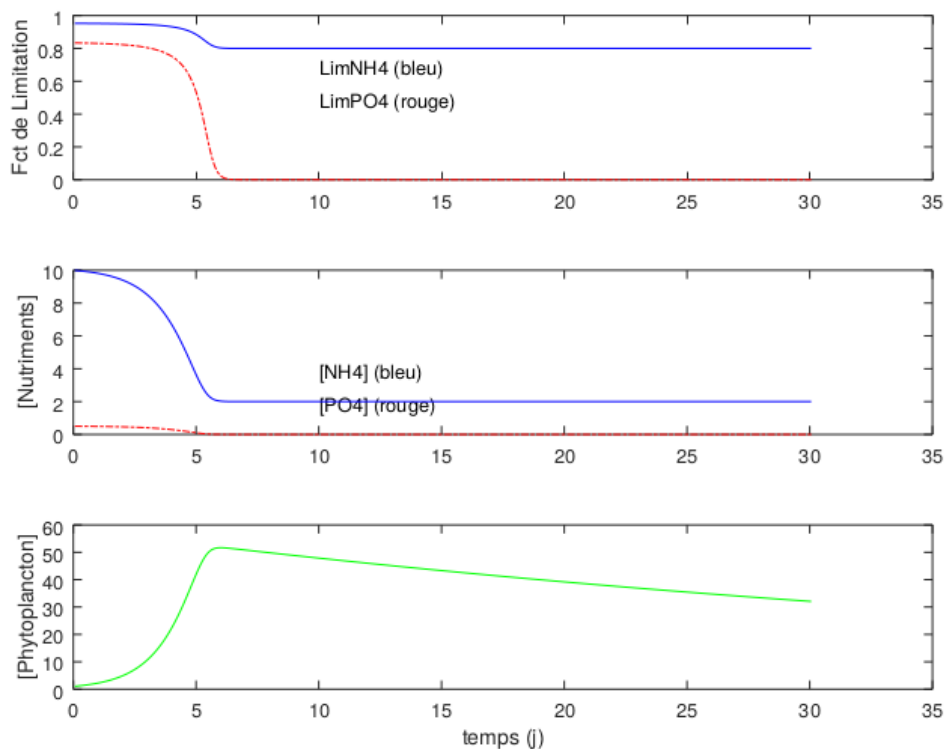
Analyse de la première courbe:

La fonction de limitation est comprise entre 0 et 1. On peut observer que pendant les cinq premiers jours, c'est le PO_4^{3-} qui est limitant (sa fonction de limitation a la plus petite valeur) et c'est elle qui conditionne la croissance du phytoplancton. A partir du cinquième jour, c'est le NH_4^+ qui devient limitant (sa fonction de limitation devient plus faible que celle du PO_4) et une fois qu'il a été complètement consommé, le phytoplancton ne se sert pas du reste de PO_4^{3-} pour croître. Comme vu précédemment, si $[\text{NH}_4^+] = 0$ alors **lim nut** = 0 et donc le terme de croissance est nul.

2. Tests de sensibilité

Test 1 :

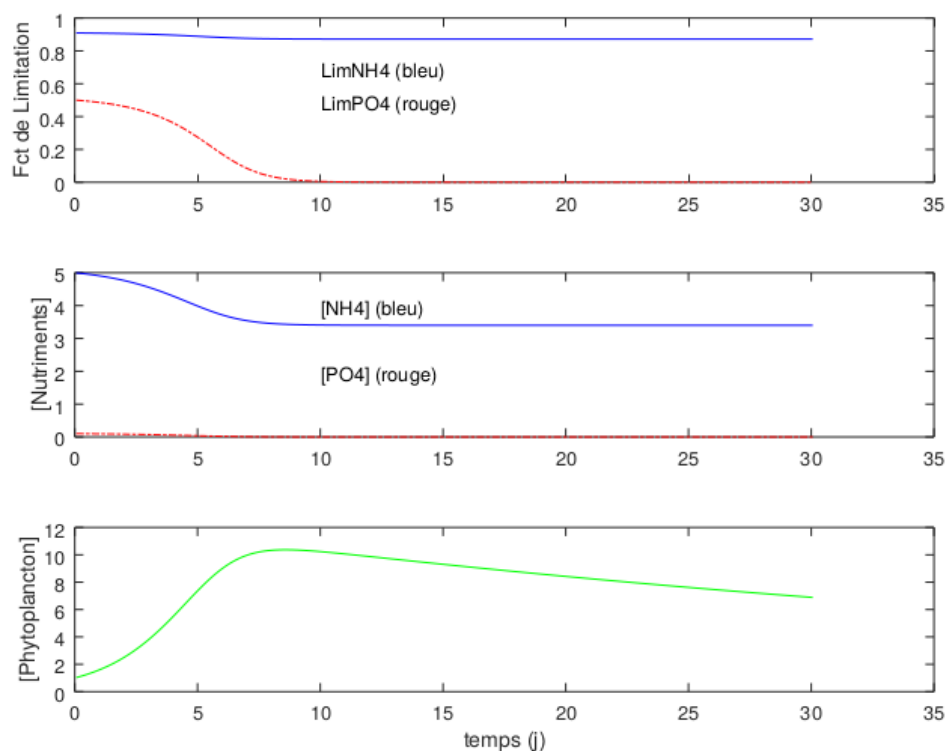
On augmente la concentration initiale de NH_4 de 5 à 10 mmol/m^3 par rapport à la simulation de référence.



On observe un maximum de biomasse de phytoplancton plus important. Ceci est dû au fait que la concentration initiale en NH_4 a été doublée, ce qui fait que ce n'est plus la concentration en NH_4 qui va être limitant, mais la concentration en PO_4 . Il est dès lors normal que le maximum de biomasse soit boosté car c'est cette fois-ci la concentration initiale en PO_4 qui détermine ce maximum, et non plus la concentration en NH_4 comme dans la simulation de référence. Ce maximum intervient également un peu plus tard du fait que cela prend plus de temps pour le phytoplancton de consommer entièrement les phosphates (et donc cela prend plus de temps pour que la fonction de limitation en phosphate atteigne 0 et annule le terme de croissance)

Test 2 :

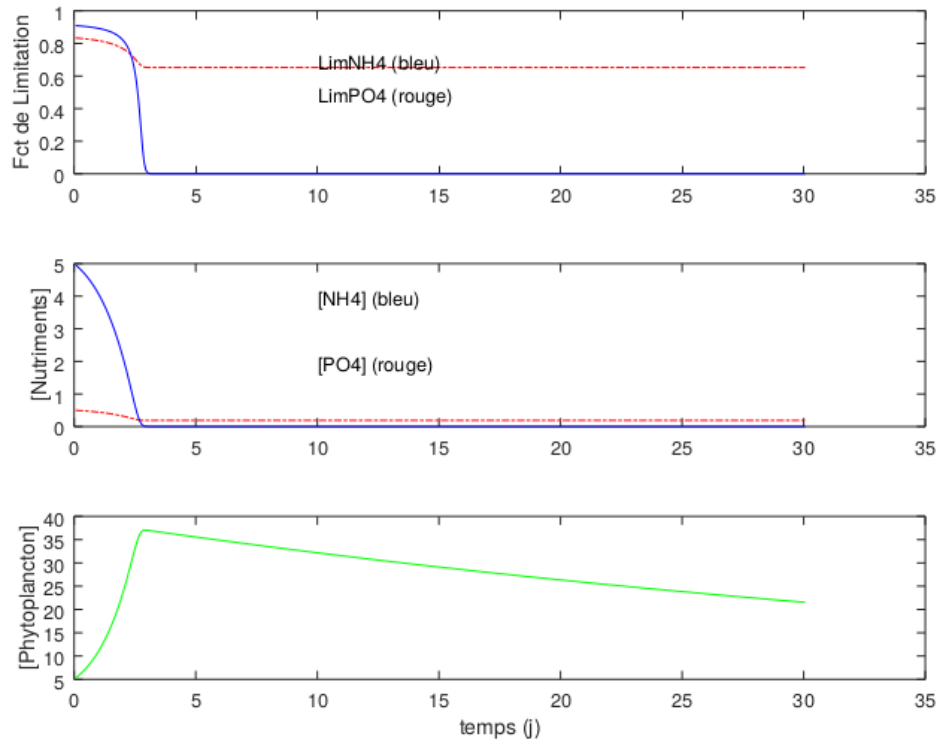
On diminue la concentration de PO_4 de 0.5 à 0.1 mmol/m^3 par rapport à la simulation de référence.



Le maximum de biomasse phytoplanctonique est largement réduit et intervient plus tard par rapport à la simulation de référence. Comme la concentration initiale en PO_4 a été réduite d'un facteur 5, cette concentration devient largement limitante tout le long de la simulation et ce dès le début de la croissance. La croissance va donc être largement diminuée et le maximum de biomasse sera faible car la concentration initiale en PO_4 est faible.

Test 3 :

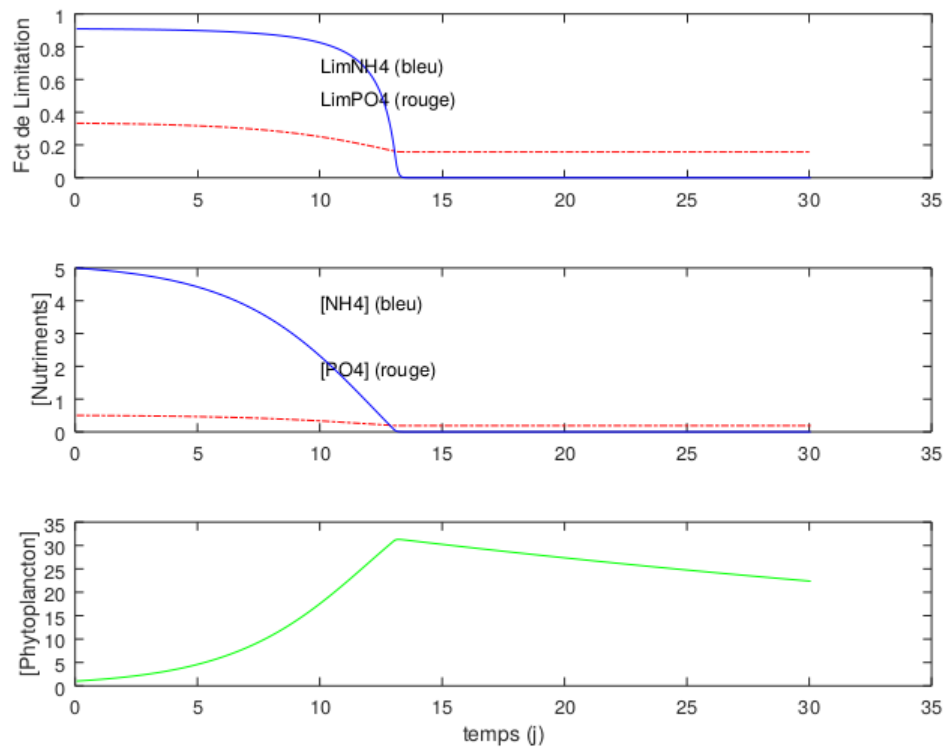
On augmente la concentration de Phytoplancton de 1 à 5 mmol/m^3 par rapport à la simulation de référence.



Le maximum de biomasse est atteint très rapidement car la concentration initiale en phytoplancton a été multipliée d'un facteur 5. La croissance du phytoplancton étant exponentielle, il est normal que si l'on commence avec un PHYTO 5 x plus élevé, la croissance soit beaucoup plus rapide. Les nutriments sont donc consommés plus rapidement et deviennent limitant plus vite : aux alentours du 3^{ème} jour, la fonction de limitation par le nitrate atteint 0 et stoppe la croissance du phytoplancton, qui atteint son maximum, avant de décroître.

Test 4 :

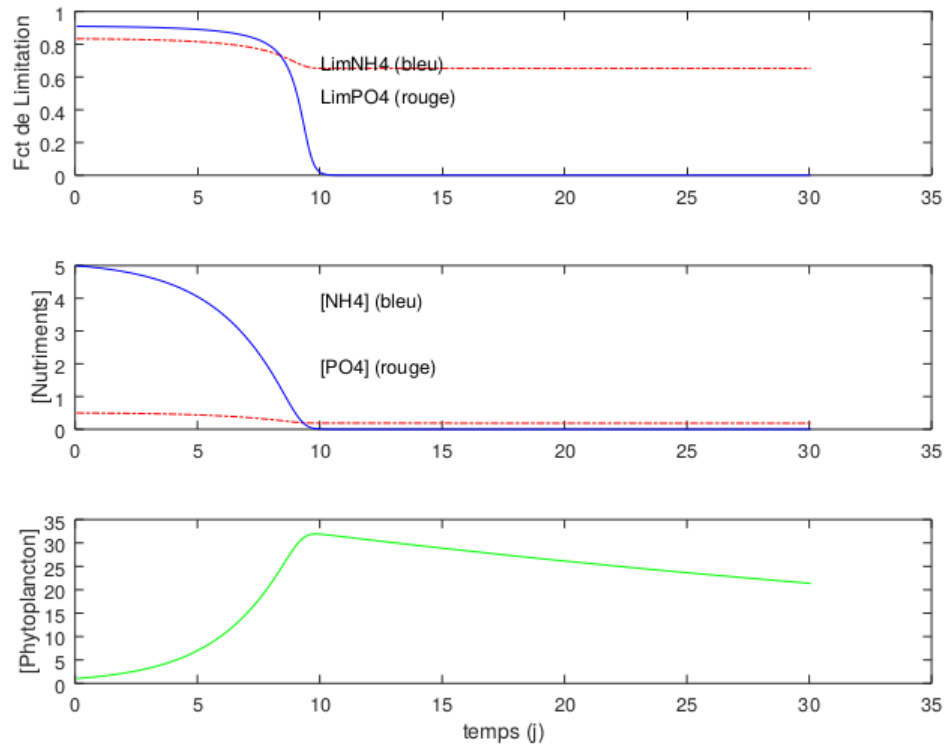
On augmente la constante de demi-saturation K_{po} de 0.1 à 1 mmol/m³ par rapport à la simulation de référence.



K_{po} exprime l'affinité qu'a le phytoplancton pour un nutriment (au plus K_{po} est faible au plus cette affinité est forte). Il exprime la "vitesse" à laquelle le phytoplancton va consommer le phosphate pour croître. Comme il est augmenté d'un facteur 10, la consommation du phosphate et la croissance du phytoplancton vont être beaucoup plus lentes. Il en résulte que la consommation du NH_4 l'est aussi (puisque cette consommation est de toute façon limitée par la disponibilité en phosphate). Au jour 13, c'est la disponibilité en nitrates qui va être limitante jusqu'à ce que celui-ci soit complètement consommé un peu plus tard.

Test 5:

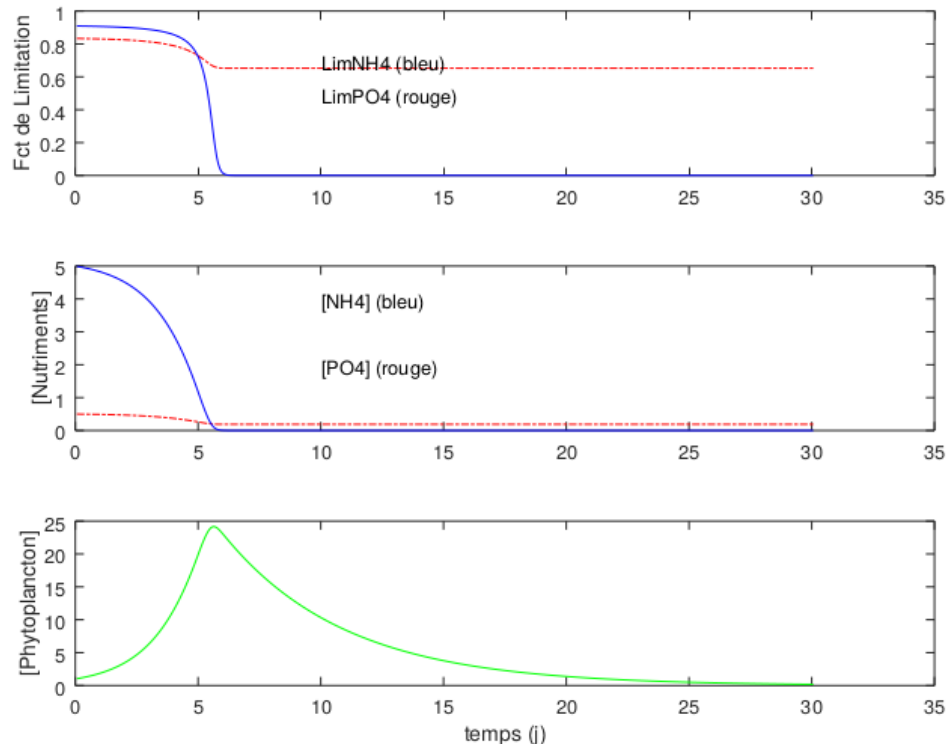
On diminue μ_{max} de 1 à 0.5 par rapport à la simulation de référence.



Cette fois-ci, c'est la vitesse de croissance maximale qui a été réduite (divisée par 2). Ce μ_{max} intervient directement comme facteur constant dans les équations d'état (de croissance du phytoplancton et de consommation des nutriments). Ce facteur ayant été divisé par 2, la vitesse de croissance du phytoplancton et de consommation des nutriments a été directement réduite par 2. On retrouve les mêmes courbes que celles de référence mais décalées dans le temps (le max de biomasse et le minimum des fonctions de limitations interviennent 2 x plus tard).

Test 6 :

On augmente μ_m de 0.02 à 0.2 par rapport à la simulation de référence.



Le changement entre la simulation de référence et celle-ci est visible particulièrement au niveau de la dernière courbe de concentration de phytoplancton. Pendant les 5 premiers jours, le comportement est globalement identique bien qu'on observe un maximum de concentration au cinquième jour inférieur à celui de référence (25 mmol/m³ au lieu des 35 mmol/m³ atteint dans la simulation de référence). Cela s'explique facilement puisque le second terme dans l'équation d'évolution de la concentration de phytoplancton est plus grand suite à l'augmentation du taux de mortalité μ_m . On a donc une croissance moins importante et moins rapide (la pente est plus faible). Entre le sixième jour et le trentième jour, le premier terme ($\mu_{max} \cdot \lim_{nut} \cdot [PHYTO]$) étant nul pour les raisons décrites précédemment (voir simulation de référence), il ne reste que le second terme négatif et μ_m étant supérieur dans ce test, l'exponentielle est davantage "creusée" (la pente est plus élevée). On a en effet $e^{-0.2 \cdot [PHYTO]}$ au lieu de $e^{-0.02 \cdot [PHYTO]}$.

On observe également un décalage temporel entre ce test et la simulation référence qui est d'un jour ou deux et a lieu au niveau de la transition entre croissance et arrêt de la croissance du phytoplancton et cela sur les 3 courbes. Ce décalage est dû au fait que, comme la mortalité est plus élevée, le NH₄⁺ est moins rapidement consommé car la concentration de phytoplancton est, à chaque instant t , plus faible et donc [NH₄⁺] atteint moins rapidement zéro. Cet effet se répercute sur les 3 courbes.

3. Ajout d'une variable d'état

Nous rajoutons une variable d'état, à savoir la concentration en nutriment inorganique SiO afin de modéliser plus particulièrement le comportement des diatomées, un phytoplancton qui a besoin de silice pour assurer sa croissance. Nous avons donc une équation d'état supplémentaire dans notre modèle, qui est la suivante :

$$\frac{dSiO}{dt} = - \mu_{\max} * \lim_{Nut} * PHYTO * Si : C$$

A cette équation d'état, nous devons ajouter les éléments suivants dans notre modèle :

Paramètres :

ksi : constante de demi-saturation pour la silice

SiC : rapport de Redfield Si/C propre aux diatomées

Fonction :

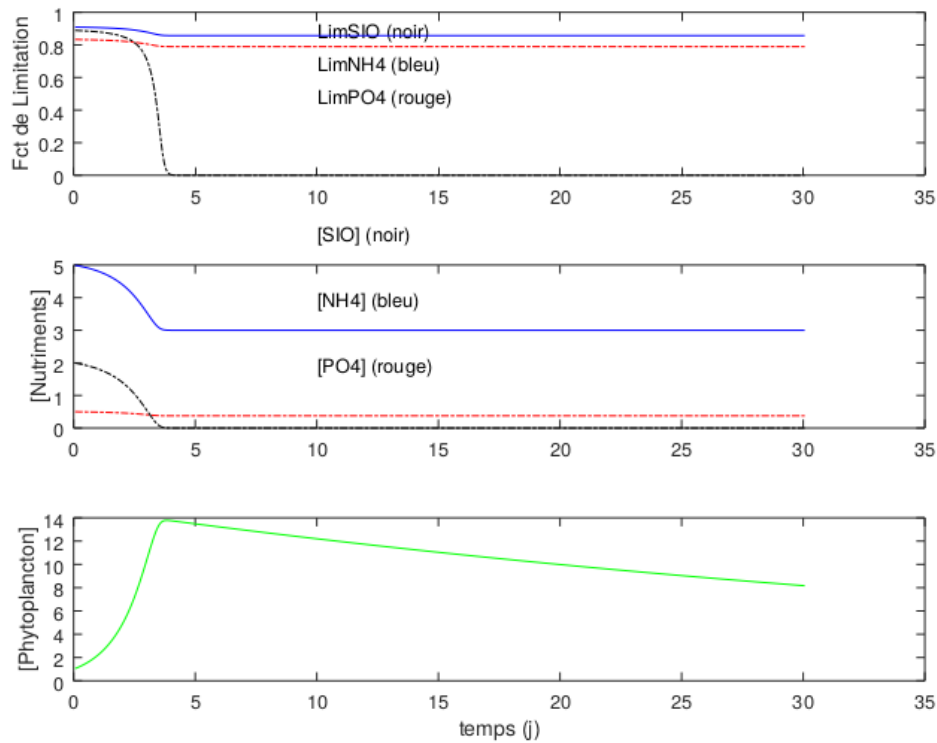
Lsi : fonction de limitation de l'uptake de SiO par PHYTO

Paramètres et conditions initiales :

SiO initial= 2 mmole Si m⁻³

ksi= 0.25 mmole Si m⁻³

Si:C= 16/106

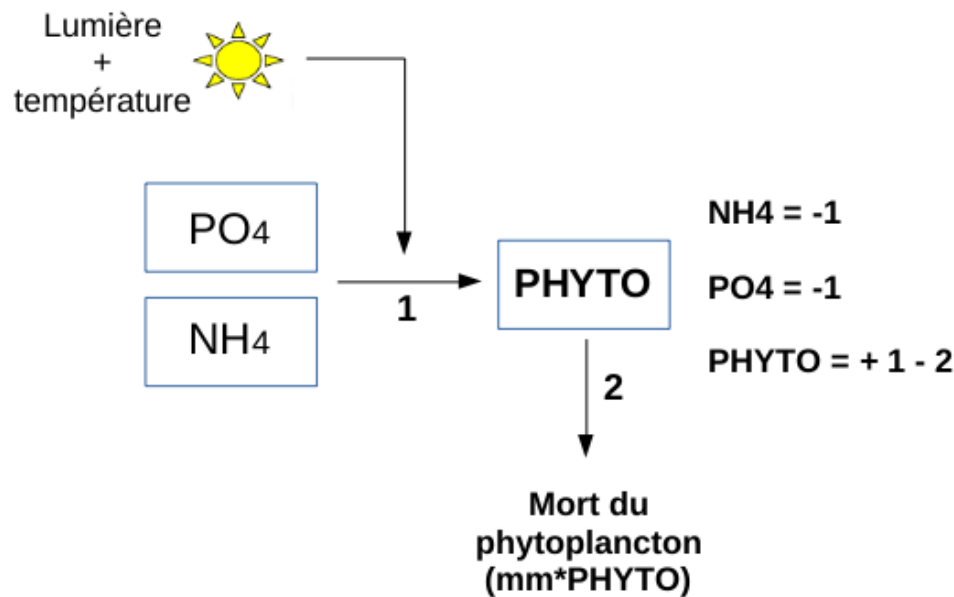


On constate une croissance du phytoplancton plus rapide d'un peu plus d'un jour par rapport à la simulation de référence mais la biomasse phytoplanctonique atteinte est plus de deux fois moins importante. Dans la simulation de référence, PO4 était le nutriment limitant jusqu'à 4 jours et demi puis c'était NH4 qui devenait limitant. Comme NH4 était consommé entièrement en 5 jours, c'est à partir de ce moment que la concentration de phytoplancton déclinait. Ici PO4 n'est limitant que les 2 premiers jours et demi puis c'est SIO qui devient à son tour limitant. SIO est totalement consommé en premier en 3 jours et demi, c'est donc à partir de 3 jours et demi que $L = 0$ puisque $[SiO] = 0$ (pour rappel, $L = \min([PO4]/([PO4] + k_{po}), [NH4]/([NH4] + k_{nh}), [SiO]/([SiO] + k_{si}))$), on a donc à partir de là une décroissance du phytoplancton dû au terme restant $-mm*[PHYTO]$. Le maximum de biomasse atteint est plus faible car dans cette simulation c'est SiO qui va limiter la croissance et la concentration initiale de SiO ne permet pas un maximum important (le rapport de Redfield pour la silice étant le même que pour l'ammonium, on devrait donc avoir une concentration initiale en SiO égale à la concentration initiale en ammonium pour pouvoir atteindre un même maximum de biomasse phytoplanctonique).

TP2

MODULE 2 : CROISSANCE DU PHYTOPLANCTON EN FONCTION DE LA DISPONIBILITE EN NUTRIMENTS POUR DIFFERENTES CONDITIONS DE TEMPERATURE ET LUMIERE

A. Modèle conceptuel :



Le modèle conceptuel n'a presque pas changé, nous avons toujours 3 variables d'état comme pour la simulation de référence du TP1 mais on a remplacé ici la constante μ_{max} utilisée dans le premier modèle par la fonction $\mu(T)$ afin de prendre en compte l'effet de la température sur la croissance. Cette fonction de dépendance de la croissance à la température sera soit la fonction Bell-Shaped ou la fonction d'Eppley (différence entre les deux discutées dans les simulations). On a également multiplié nos équations par la fonction de limitation $Limlum$ qui va rendre compte de la limitation de la disponibilité de la lumière sur la croissance. Cette limitation dépend du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR_o) et du coefficient d'extinction verticale de la lumière K_e (qui varie selon que les eaux sont claires ou turbides et qui dépend de la biomasse du phytoplancton pour prendre en compte l'effet du self-shading). Notre nouveau modèle (par rapport à celui du TP1) prend ainsi en compte les limitations de la croissance du phytoplancton par la température et la lumière. La température et la lumière sont donc des extérieurs à notre modèle, qu'on appelle éléments de forçage.

B. Module et applications

On a donc les équations suivantes :

$$d[PO_4]/dt = -\mu * L * Limlum * [PHYTO] * PC$$

$$d[NH_4]/dt = -\mu * L * Limlum * [PHYTO] * NC$$

$$d[PHYTO]/dt = \mu * L * Limlum * [PHYTO] - mm * [PHYTO]$$

Pour la fonction de limitation en nutriments, on a :

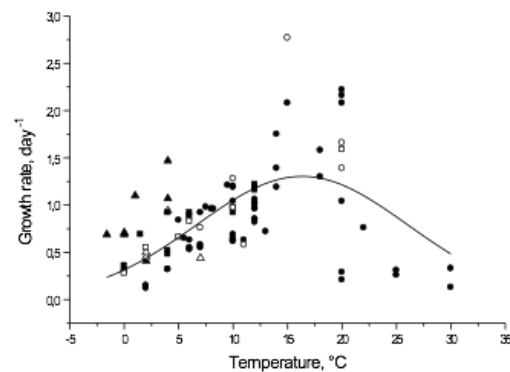
$$L = \min([PO_4]/([PO_4] + k_{po}) , [NH_4]/([NH_4] + k_{nh}))$$

$$K_{po} = 0.1 \text{ mmol m}^{-3}$$

$$K_{nh} = 0.5 \text{ mmol m}^{-3}$$

Et suivant la fonction de dépendance à la température choisie, on a :

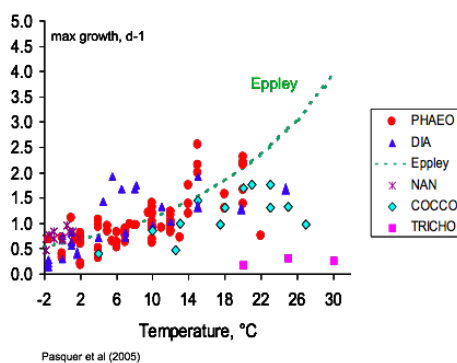
Pour la courbe en cloche (bell-shaped):



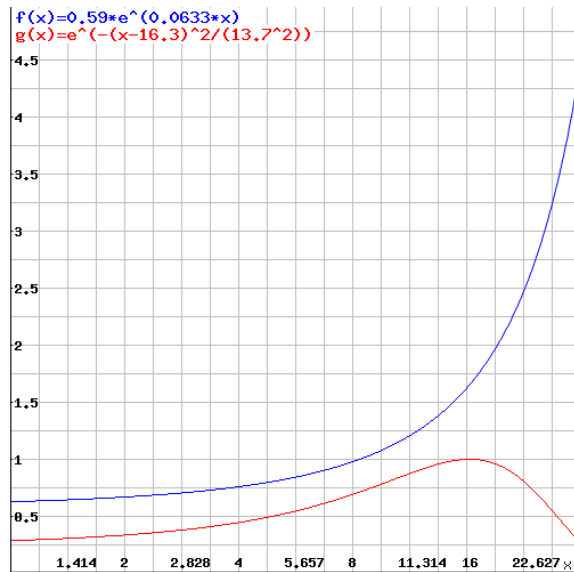
$$\mu = \mu_{max_0} * e^{-\frac{(T - T_{opt})^2}{dT^2}}$$

Pour la courbe d'Eppley:

$$\mu = 0.59 * e^{0.0633 * T}$$



Sachant que μ_{max_0} , T_{opt} et dT sont fixés ($\mu_{max_0} = 1 \text{ jour}^{-1}$, $T_{opt} = 16.3 \text{ °C}$ et $dT = 13.7 \text{ °C}$, ces valeurs dépendant de l'espèce de phytoplancton), en traçant les 2 courbes de température utilisées comme modèle (bell-shaped en rouge, Eppley en bleu), on pourrait s'attendre à une divergence de résultats dans nos courbes de croissance phytoplanctonique globalement au-delà de 15 ou 16 °C (en dessous de ces températures, les courbes sont légèrement décalées mais globalement parallèles). Mais il convient de se rappeler que la fonction de température intervient également dans la fonction Limlum décrite ci-dessous.



Et pour Limlum, on a :

$$\text{Limlum} = 1 - e^{-\alpha * \mu^{-1} * \text{PAR}_0 * e^{-K_e * \text{dpth}}}$$

$$\text{PAR}_0 = 50 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

$$\alpha = 0.04 \text{ jour}^{-1} \mu\text{mol quanta}^{-1} \text{m}^2 \text{s}$$

$$\text{Dpth} = 1 \text{ m}$$

Enfin, K_e est différent :

$$\text{Si les eaux sont claires : } K_e = 0.06 + 0.02 * [\text{PHYTO}] * \text{ChlC}$$

$$\text{Si elles sont turbides : } K_e = 0.35 + 0.02 * [\text{PHYTO}] * \text{ChlC}$$

$$\text{Avec ChlC} = 0.5 \text{ (mg:mmol)}$$

Paramètres :

Ceux qu'on fixe pour nos simulations sont donc : k_{po} , k_{nh} , μ_{max_0} , mm , PC , NC , $ChlC$, α , dT , T_{opt} et $dpth$ et ceux que l'on va changer sont : PAR_0 et T (le rayonnement incident et la température, dépendant donc de la saison et de la latitude à laquelle on se trouve). Le changement de paramètres extérieurs au modèle comme PAR_0 et T est appelé forçage.

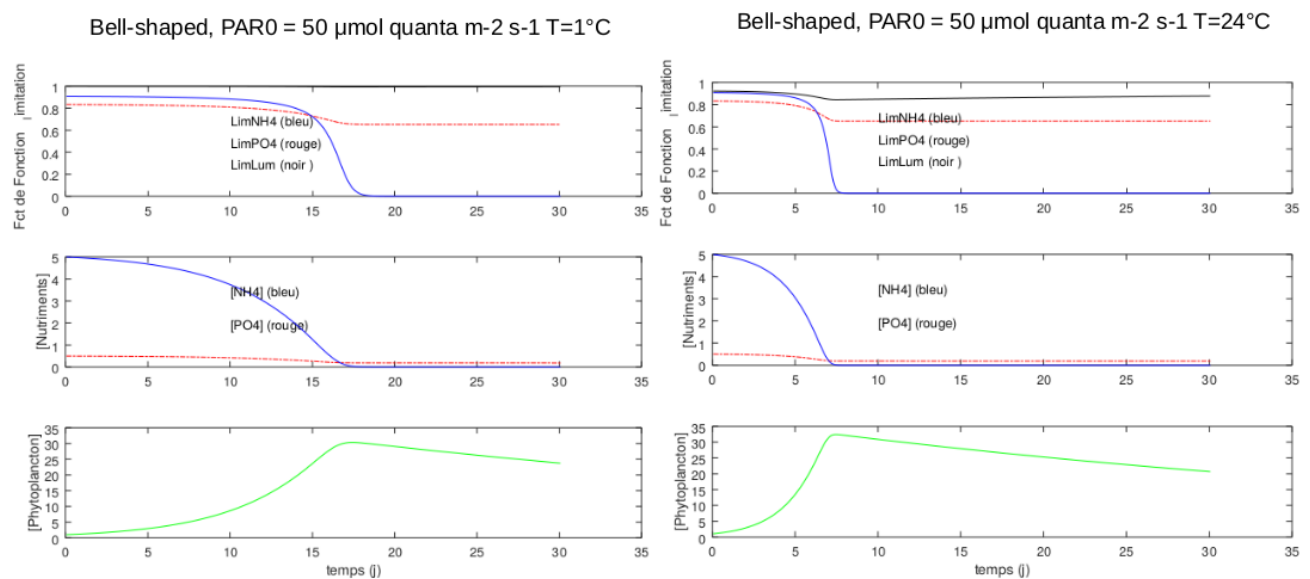
Remarques :

Dans les équations, on a une multiplication entre L et Limlum donc on aura une co-limitation par la lumière et les nutriments sauf si $L = 1$ ou $\text{Limlum} = 1$ (lumière non limitante). Toutefois, on peut observer que notre simulation ne permet jamais d'atteindre $\text{Limlum} = 1$. En effet, si $\text{Limlum} = 1$, on

$$- \alpha * \mu^{-1} * PAR_0 * e^{-Ke * dpth}$$
 aurait $e = 0$ et la fonction exponentielle n'est pas définie pour 0. De même que L ne peut jamais être égale à 1 car il faudrait $k_{po} = k_{nh} = 0 \text{ mmol m}^{-3}$ et nous avons fixé ces paramètres différents de zéro afin d'avoir un sens biologique à nos simulations.

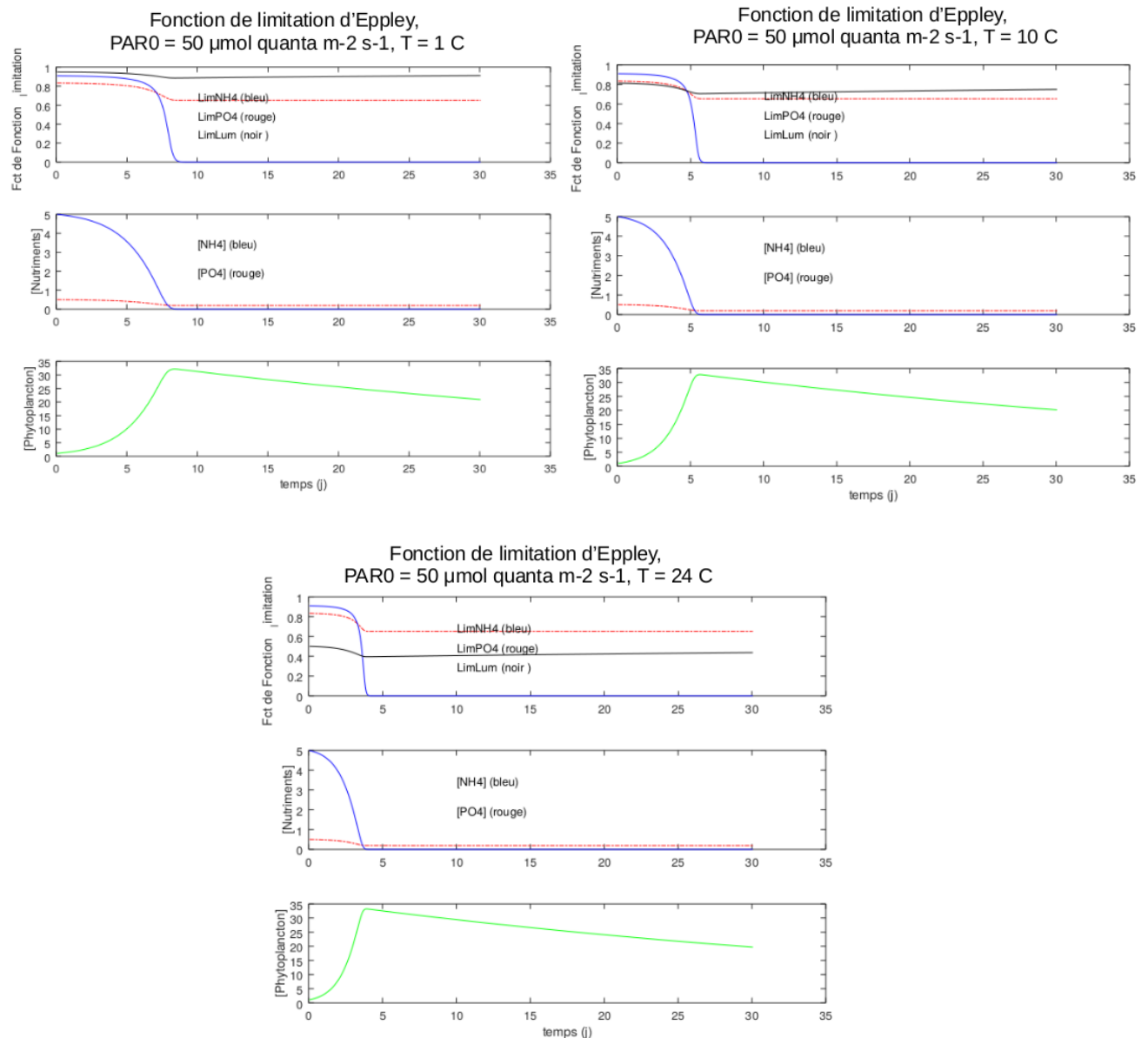
C. Résultats et discussions

1. Effet de la température selon deux fonctions pour une lumière donnée



On constate que lorsqu'on utilise la fonction de limitation bell-shaped, on obtient quasiment les mêmes courbes pour $T = 10^\circ\text{C}$ et $T = 24^\circ\text{C}$ (la croissance étant légèrement plus rapide pour $T = 10^\circ\text{C}$). Cela était attendu puisque la courbe Bell-shaped est en cloche, ce qui implique qu'on peut avoir un même taux de croissance μ pour deux températures différentes (de part et d'autre du maximum de la courbe en cloche). Si on compare les courbes utilisant la fonction de limitation bell-shaped pour $T = 1^\circ\text{C}$ et $T = 24^\circ\text{C}$, on voit que le pic de croissance du phytoplancton est atteint au 17^{ième} jour pour $T = 1^\circ\text{C}$ alors qu'il est atteint plus rapidement (au 7^{ième} jour) pour $T = 24^\circ\text{C}$. Pour $T = 1^\circ\text{C}$, μ dans l'équation est fortement limité par la température, qui est faible. De plus, le phosphate est limitant sur les 14 premiers jours, avant d'être rattrapé par l'ammonium qui devient de plus en plus limitant jusqu'au 18^{ième} jour où cette limitation est maximum ($L = 0$), quand NH_4 n'est plus du tout présent. La lumière ici est très peu limitante car elle est très proche de 1 sur toute la durée de la simulation. Pour $T = 24^\circ\text{C}$, la croissance est plus rapide car μ est moins limité par la température. De plus, la lumière est plus limitante que pour $T = 1^\circ\text{C}$ car la température intervient indirectement dans la fonction de la limitation par la lumière : au plus μ_{max} est petit, au plus Limlum est grand). Cette limitation varie d'ailleurs dans le temps car elle dépend de la biomasse phytoplanctonique via l'effet de "shelf-shading" : au plus on a de phytoplancton, au plus cet effet est important et au plus la lumière est limitante. Cette dépendance intervient dans l'expression de K_e .

Concernant les simulations utilisant la fonction de limitation d'Eppley, on observe que plus T augmente, plus le pic de croissance du phytoplancton est atteint rapidement. Cela est logique puisque la dépendance de μ_{max} à la température est exponentielle dans le cas d'Eppley. Cependant, il y'a un frein à cet accroissement de la rapidité de croissance en fonction de la température : en effet, au plus la température est élevée, au plus μ_{max} l'est également. Or, au μ_{max} intervient dans l'équation de la limitation par la lumière : au plus μ_{max} est élevé, au plus la limitation par la lumière est importante. C'est bien ce qu'on observe sur les courbes de limitation par la lumière (courbes noires).

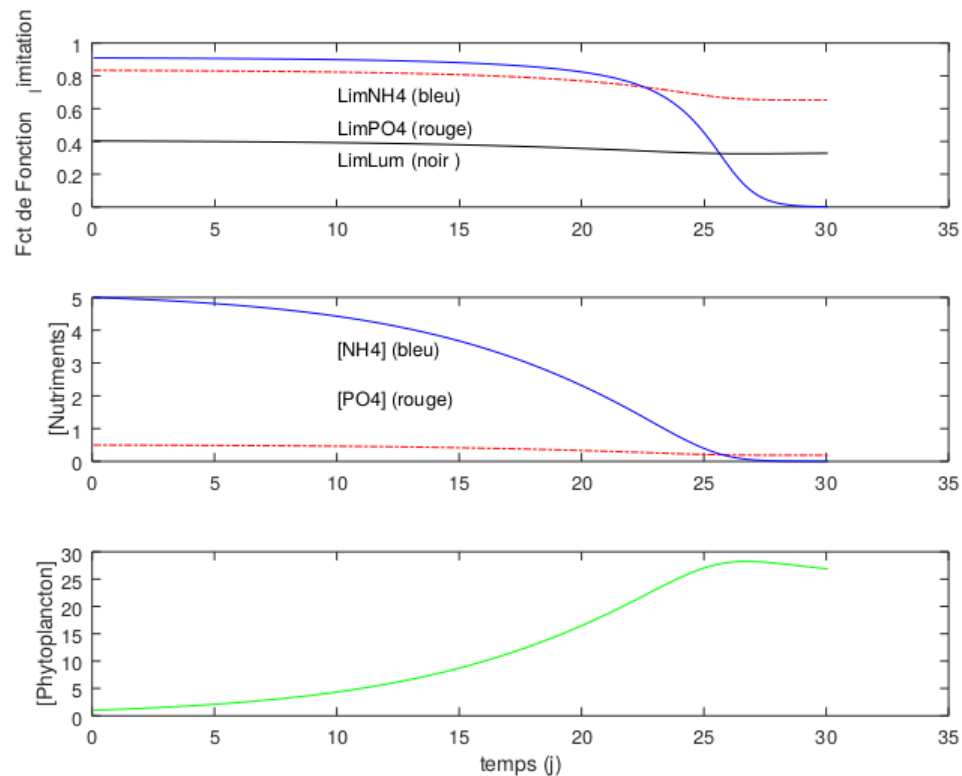


2. Test 1 :

Pour ce test, nous allons simuler différentes conditions de température et de lumière correspondant à des saisons et des climats différents afin d'étudier la réponse de notre modèle à ces variations. Comme l'on va imposer ces valeurs à notre modèle, on appelle cela un forçage. Pour toutes les simulations suivantes, nous utiliserons le cas des eaux claires (mésocosme 1).

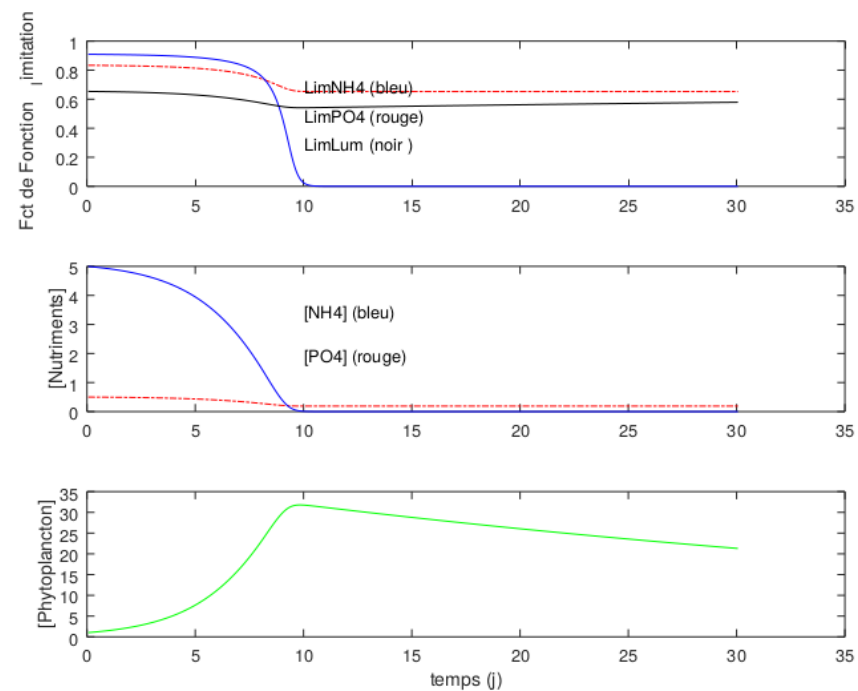
Latitudes tempérées :

Fonction de limitation Bell-shaped $T = 5^{\circ}\text{C}$, $PAR_0 = 7 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$



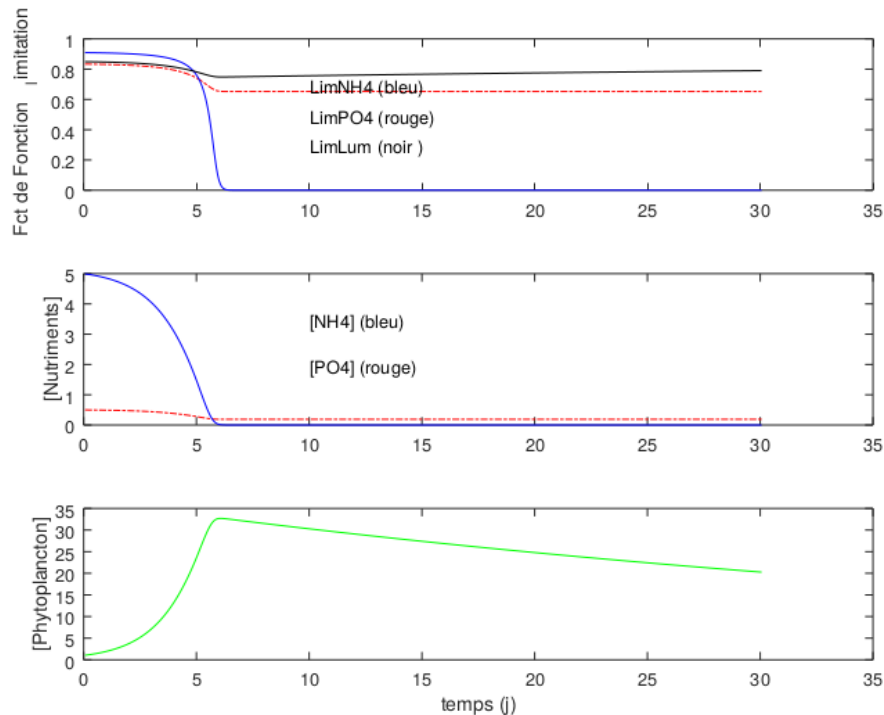
Pas de surprise pour cette courbe. La croissance va être très lente car la température est faible et donc μ_{max} sera également faible. De plus, PAR_0 est également faible ce qui implique que la limitation par la lumière sera très importante.

Fonction de limitation Bell-shaped $T = 10^{\circ}\text{C}$, $PAR_0 = 23 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$



La croissance est déjà nettement plus rapide par rapport aux premières conditions. La température s'approchant de la température optimale de croissance (16.3 °C) et PAR₀ étant plus élevé, il n'est pas étonnant que la croissance soit plus rapide ! Rappelons qu'une fois encore ici, la lumière est co-limitante avec l'uptake de nutriments (qui est l'uptake de phosphate jusqu'au 8^{ème} jour où le nitrate va devenir limitant).

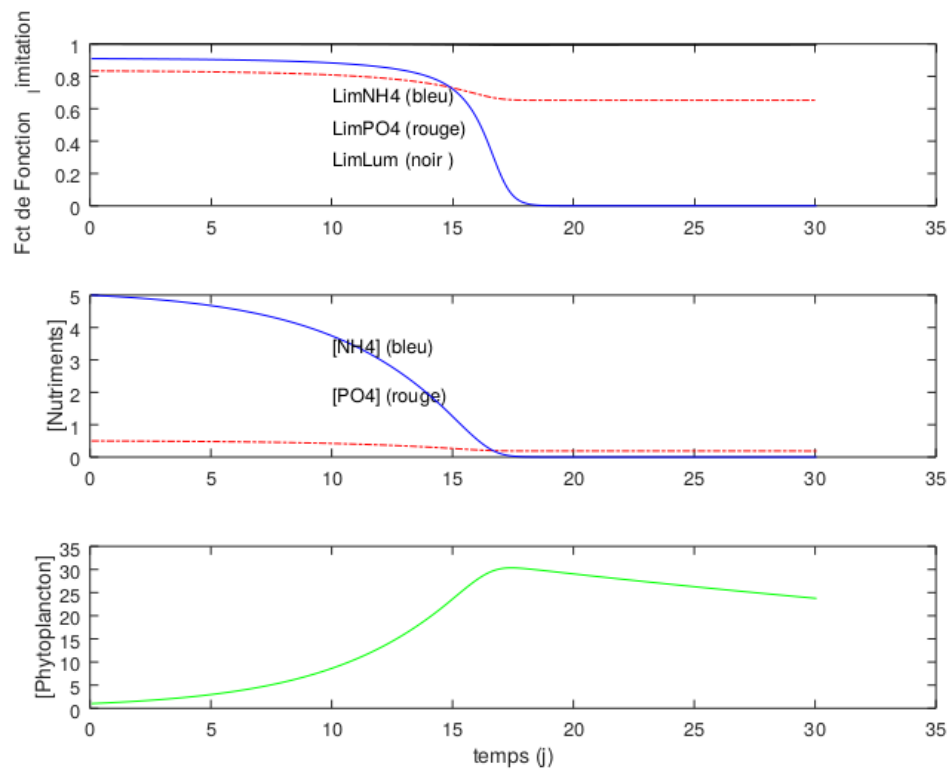
Fonction de limitation Bell-shaped $T = 18\text{ °C}$, $PAR_0 = 50\text{ }\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{ s}^{-1}$



Toujours le même phénomène pour les conditions estivales : la croissance va être la plus rapide ici car la température est encore plus proche de la température optimale de croissance et le rayonnement incident est plus important (et donc la fonction Llum est plus proche de 1). Notons que ce pic de biomasse est plus important quand il survient plus rapidement car on laisse moins de temps au phytoplancton de décroître via le terme de mortalité.

Latitudes polaires :

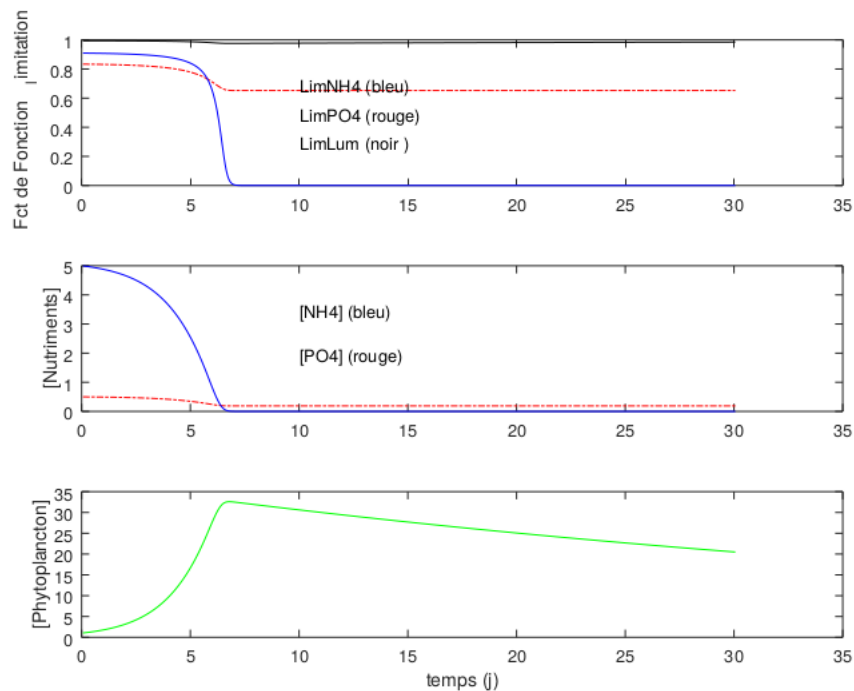
Fonction de limitation Bell-shaped $T = 1\text{ }^{\circ}\text{C}$, $PAR_0 = 50\text{ }\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{ s}^{-1}$



Ici, la croissance va de nouveau être lente à cause de la température qui est faible (ce qui limite μ_{max}). La lumière n'est quasiment pas limitante (toujours un petit peu) car la fonction $Limlum$ est proche de 1.

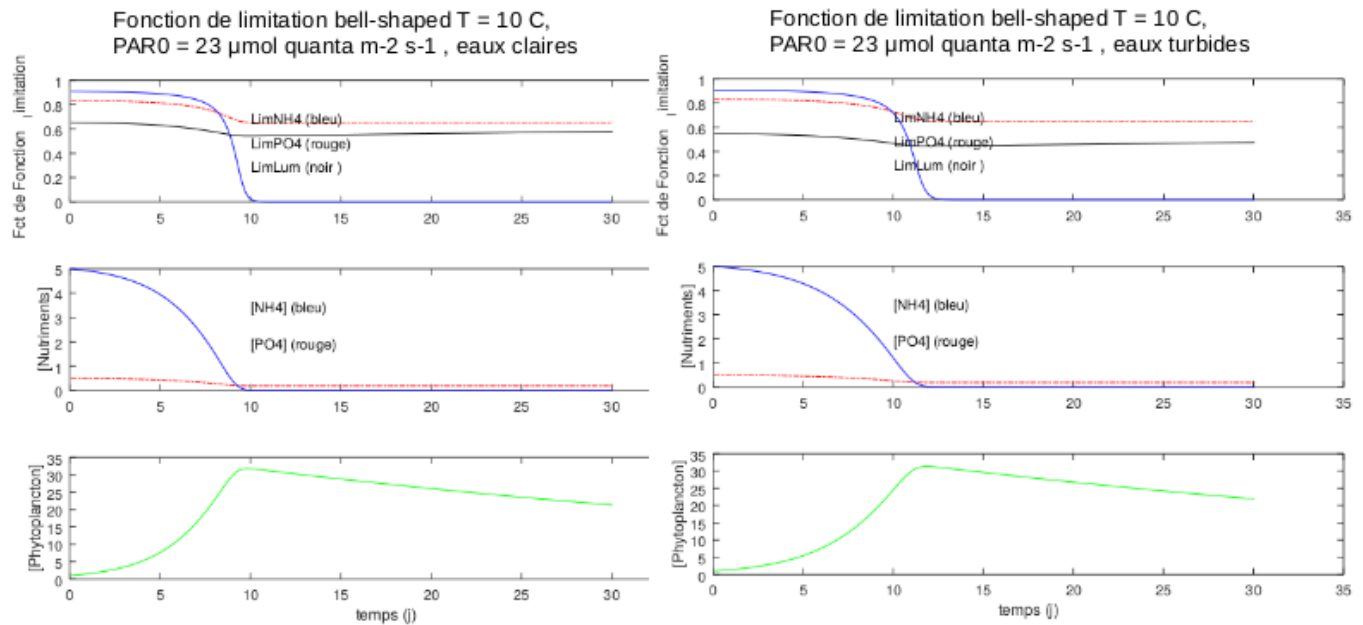
Latitudes tropicales :

Fonction de limitation Bell-shaped $T = 24\text{ }^{\circ}\text{C}$, $PAR_0 = 100\text{ }\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{ s}^{-1}$



En conditions tropicales, la croissance est forcément favorisée car le rayonnement incident est élevé ($PAR_0 = 100$) et la température l'est également. Cependant, cette croissance n'est pas aussi élevée que ce à quoi l'on aurait pu s'attendre. Comme nous avons décidé de travailler avec la courbe Bell-Shaped, la température de 24°C n'est pas du tout optimale et va contre-intuitivement limiter μ_{max} . La lumière sera également contre-intuitivement un peu limitante car μ_{max} est relativement élevé (et la fonction L_{lum} dépend de μ_{max}).

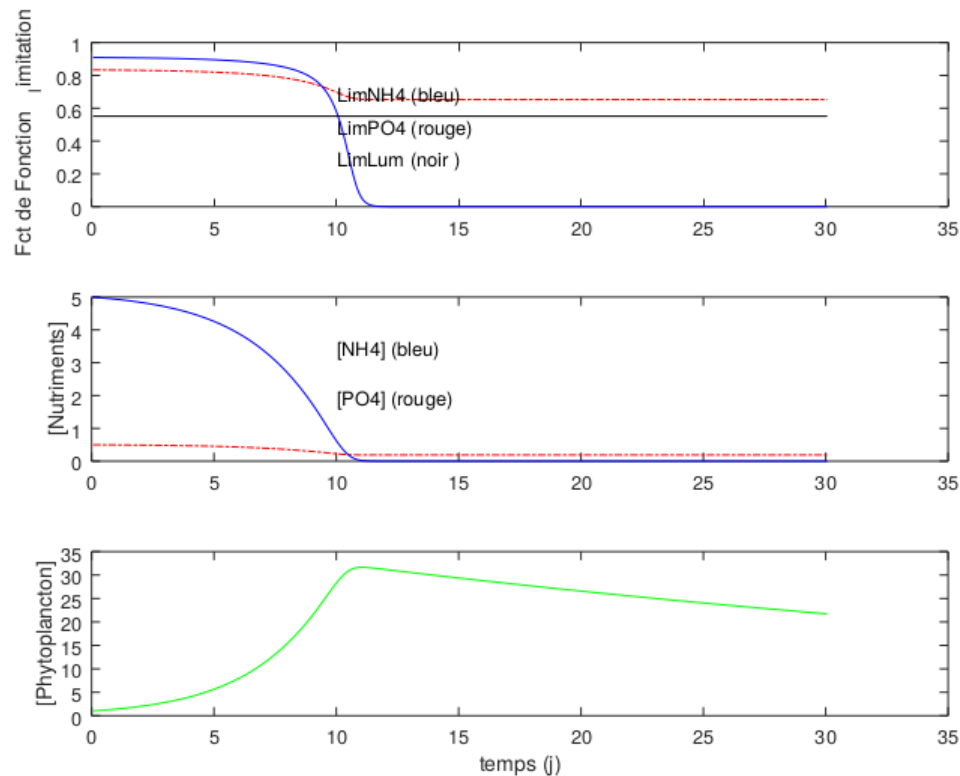
3. Test 2:



On a juste changé le K_e entre ces deux simulations, on a un K_e plus petit pour les eaux claires car l'extinction de la lumière est moins importante (0.06 contre 0.35) que dans les eaux turbides. On aura donc LimLum plus grand dans les eaux claires donc une croissance plus rapide du phytoplancton dans les eaux claires que dans les eaux turbides. C'est en effet ce qu'on constate, les valeurs de biomasse atteinte sont les mêmes mais la croissance est plus lente en eaux turbides, il faut 12 jours pour atteindre le maximum alors qu'il en faut seulement 9 dans des eaux claires. Evidemment, comme le terme de croissance est supérieur en eaux claires, la consommation des nutriments se fait plus rapidement, aussitôt que le NH_4 est complètement consommé et comme il est co-limitant avec la lumière dans les deux simulations, on a $L = 0$ et donc seul le terme de mortalité reste et ainsi commence la décroissance planctonique.

4. Test 3:

Fonction de limitation bell-shaped, $T = 10\text{ }^{\circ}\text{C}$, $PAR_0 = 23\text{ }\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{ s}^{-1}$, eau turbide sans le self-shading.

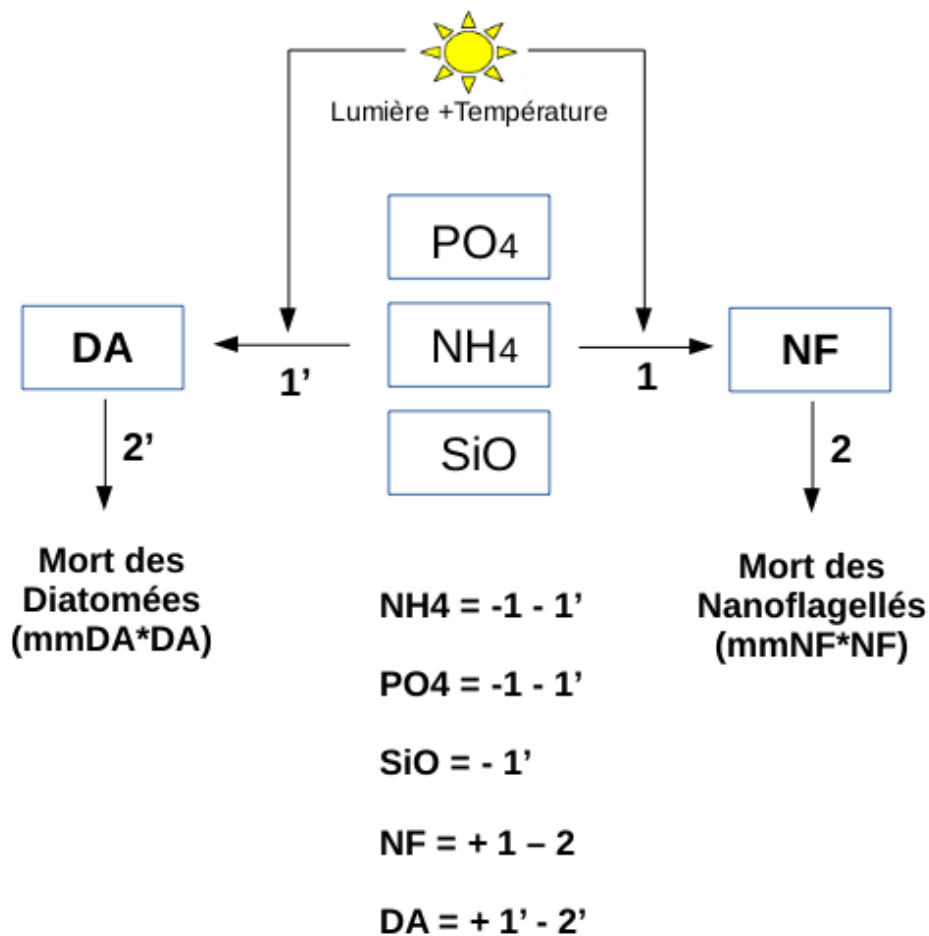


Le phénomène de “self-shading” correspond à l’extinction de la lumière avec la concentration en chlorophylle : au plus on a phytoplancton, au plus on va faire de “l’ombre” pour les autres et donc la lumière sera moins disponible. On l’a simulé dans des eaux turbides donc on avait : $Ke = 0.35 + 0.02 * [PHYTO] * ChlC$. Ici, on veut ne pas en tenir compte donc on a $Ke = 0.35$, la fonction de limitation par la lumière $Limlum$ ne va donc plus dépendre de la concentration en Phytoplancton. On aura donc un Ke plus petit sans self-shading donc le terme $Limlum$ est plus grand et donc le terme de croissance plus élevé. On devrait donc atteindre le pic de croissance plus rapidement sans self-shading ce que l’on constate sur les courbes. On observe également que la lumière est limitante de manière constante sans le self-shading puisque le $Limlum$ n’est plus dépendante de la concentration en phytoplancton alors qu’avec le self-shading (voir courbe du test 2 obtenue dans les mêmes conditions mais avec le self-shading), la lumière devient plus limitante au bout de 10 jours puisque $[PHYTO]$ commence à diminuer.

TP3

MODULE 3 : COMPÉTITION DIATOMÉES ET NANOFLAGELLÉS EN FONCTION DE LA DISPONIBILITÉ EN NUTRIMENTS, DE LA LUMIÈRE ET DE LA MORTALITÉ

A. Modèle conceptuel :



Par rapport au modèle précédent (TP2), nous avons séparé la variable d'état phytoplancton en deux variables d'état distinctes correspondant à deux espèces de phytoplancton différentes, les diatomées et les nanoflagellés, afin de s'intéresser au phénomène de compétition interspécifique. NH₄ et PO₄ sont consommés par les deux espèces (-1 -1'), SiO ne l'est que par les Diatomées (-1'). On retrouve enfin pour chaque espèce de phytoplancton un terme de croissance (+1 et +1') ainsi qu'un terme de mort (-2 et -2').

B. Module et applications :

Nous avons donc les équations suivantes :

$$d[PO_4]/dt = -(\mu_{DA} * L_{nutDA} * LimlumDA * [DA] + \mu_{NF} * L_{nutNF} * LimlumNF * [NF]) * PC$$

$$d[NH_4]/dt = -(\mu_{DA} * L_{nutDA} * LimlumDA * [DA] + \mu_{NF} * L_{nutNF} * LimlumNF * [NF]) * NC$$

$$d[SiO]/dt = -\mu_{DA} * L_{nutDA} * LimlumDA * [DA] * SiC$$

$$d[DA]/dt = \mu_{DA} * L_{nutDA} * LimlumDA * [DA] - mm_{DA} * [DA]$$

$$d[NF]/dt = \mu_{NF} * L_{nutNF} * LimlumNF * [NF] - mm_{NF} * [NF]$$

Dans la totalité des simulations, nous avons choisi d'utiliser la courbe de dépendance de la croissance par la température en cloche (Bell-shaped) vue précédemment :

$$\mu = \mu_{max0} * e^{-\frac{(T - T_{opt})^2}{dT^2}}$$

Selon s'il s'agit de définir μ_{DA} ou μ_{NF} , nous avons évidemment un μ_{max0} , un T_{opt} et un dT différents pour chaque espèce de phytoplancton (μ_{max0DA} , μ_{max0NF} , T_{optDA} , T_{optNF} et dT_{DA} , dT_{NF}).

Concernant les fonctions de limitation de la lumière $LimlumDA$ et $LimlumNF$, nous utilisons toujours la fonction suivante :

$$Limlum = 1 - e^{-\frac{\alpha * \mu^{-1} * PAR_0 * e^{-Ke * dpth}}{1 + \alpha * \mu^{-1} * PAR_0 * e^{-Ke * dpth}}}$$

Et décidons de travailler en eaux turbides : $Ke = 0.35 + 0.02 * [PHYTO] * ChlC$

Nous avons donc de nouveaux paramètres qui apparaissent ici : α_{DA} et α_{NF} , μ_{DA} et μ_{NF} (précédemment définis), le rayonnement photosynthétiquement actif PAR_0 et la profondeur $dpth$ sont identiques pour les deux espèces phytoplanctoniques. Enfin, concernant le Ke , nous avons évidemment la concentration $[PHYTO]$ qui est remplacée par $[DA]$ ou $[NF]$ selon qu'il s'agit de définir $LimlumDA$ ou $LimlumNF$.

Concernant les fonctions de limitation en nutriments, nous avons :

$$L_{nutNF} = \min\left(\frac{[PO_4]}{[PO_4] + k_{poNF}}, \frac{[NH_4]}{[NH_4] + k_{nhNF}}\right)$$

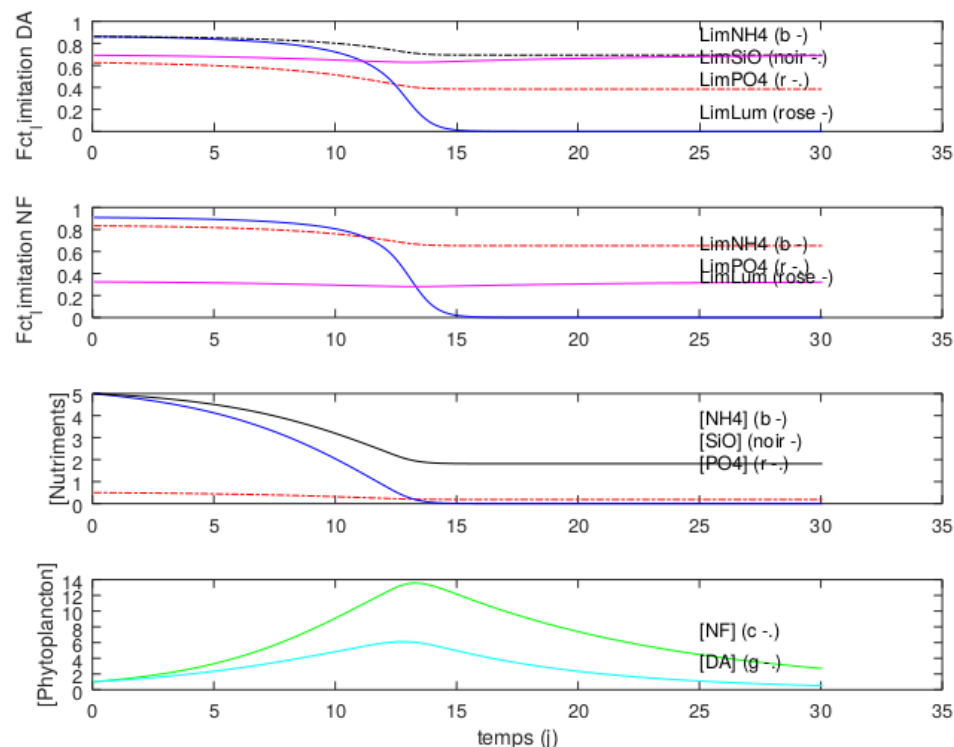
$$L_{nutDA} = \min\left(\frac{[PO_4]}{[PO_4] + k_{poDA}}, \frac{[NH_4]}{[NH_4] + k_{nhDA}}, \frac{[SiO]}{[SiO] + k_{siDA}}\right)$$

Les constantes de demi saturation sont bien évidemment différentes entre les espèces phytoplanctoniques : k_{poNF} , k_{poDA} puis k_{nhNF} et k_{nhDA} . Enfin, seules les diatomées consomment du SiO donc k_{siDA} n'est définie que pour cette espèce.

Toutes les unités des différents ont déjà été données précédemment.

C. Résultats et discussions :

1. Simulation de référence



Courbe de croissance phytoplanctonique :

On observe une croissance en diatomées plus importante que la croissance en nanoflagellés qui s'explique par un taux de mortalité mm plus petit pour les diatomées que pour les nanoflagellés ainsi qu'une limitation par la lumière plus importante pour les nanoflagellés. On observe ensuite un décalage de pics entre la croissance maximum des diatomées et celle des nanoflagellés. Comme ce maximum est atteint lorsque le terme de croissance est égal au terme de mortalité, ce maximum n'intervient pas au même moment car les paramètres μ_{max0} , α , k_{po} , k_{nh} et mm sont différents pour les deux espèces. Après que ce maximum ait été atteint, une phase de décroissance exponentielle est observée pour les deux espèces. Comme la fonction de limitation en nutriments vaut 0 (la concentration en NH_4^+ valant 0), le terme de croissance vaut 0 également. Seule la mortalité intervient dans l'équation et cette mortalité est représentée par une équation exponentielle négative de premier ordre. Les pentes sont différentes pour les deux espèces car elles ont un taux de mortalité mm différent.

Courbe de concentration en nutriments :

Lors de la phase de croissance du phytoplancton, les nutriments sont consommés et leur concentration diminue exponentiellement. Les rapports de Redfield pour le silicium et l'azote sont les mêmes et leurs courbes de consommation devraient donc être les mêmes. Pourtant, on observe que NH_4 est plus consommé. Ceci est dû au fait que les deux espèces l'utilisent, à la différence du silicium où seules les diatomées le consomment.

Aussitôt que la concentration en NH_4^+ atteint 0, la concentration des autres nutriments restent constante car la phase de croissance est terminée (il n'y a plus de NH_4 disponible pour la soutenir).

Courbe des fonctions de limitation pour les NF :

La lumière est le facteur le plus limitant pendant les 13 premiers jours. Sur les 11 premiers jours, la limitation par la concentration en phosphate l'est également, même si elle est moins significative. Après le 11^{ème} jour, la concentration en azote devient plus limitante que celle en phosphate et intervient donc dans l'équation. Cette limitation de disponibilité en azote devient de plus en plus importante jusqu'au 13^{ème} jour où elle dépasse celle de la lumière pour devenir maximale au 15^{ème} jour (où la fonction de limitation vaut 0).

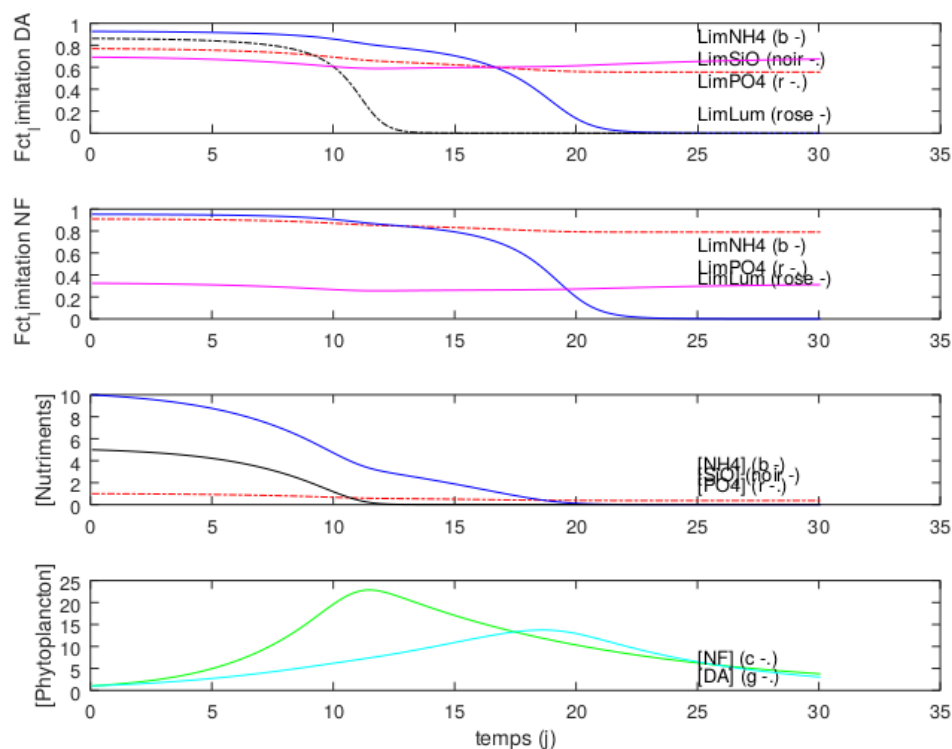
Courbe des fonctions de limitation pour les DA :

La concentration en phosphate est le facteur le plus limitant pendant les 13 premiers jours. La disponibilité en lumière est également limitante, mais moins que pour les NF. Au bout du 13^{ème} jour, la limitation par la concentration en NH_4 devient plus importante que celle du phosphate et va donc intervenir dans l'équation. Cette limitation va devenir de plus en plus importante jusqu'à être maximale au 15^{ème} jour (où la fonction de limitation vaut 0, ce qui signifie qu'il n'y a plus de NH_4 disponible).

2. Tests de sensibilité :

Test 1 d'eutrophisation :

Les concentrations initiales en PO_4 et NH_4 ont été doublées.



Courbe de la biomasse de phytoplancton :

Les maximums de biomasse sont plus importants (approximativement doublés) que pour la courbe de référence et est atteint plus rapidement pour les diatomées et plus lentement pour les nanoflagellés. Comme on a plus de nutriments à la base, on a une biomasse plus importante au maximum de croissance. Le décalage des pics est dû au fait que les diatomées vont, contrairement aux NF, être totalement limitées par la concentration en silicium qui vaut 0 au 12^{ième} jour. Les NF vont continuer à croître (de manière plus lente que les diatomées) jusqu'au moment où il n'y aura plus de NH_4 dans le milieu au 18^{ième} jour.

Courbes des concentrations en nutriments :

Le SiO , dont la concentration initiale n'a pas été modifiée, sera entièrement consommé au bout du 12^{ième} jour.

Pour le NH_4 , on observe une première phase de décroissance pendant laquelle les deux espèces le consomment jusqu'au moment où les diatomées cessent de croître. A partir de ce moment, seules les nanoflagellés le consomment et la pente est donc différente (moins négative). La consommation totale de NH_4 est donc plus longue car on a une concentration initiale plus élevée que la simulation de référence.

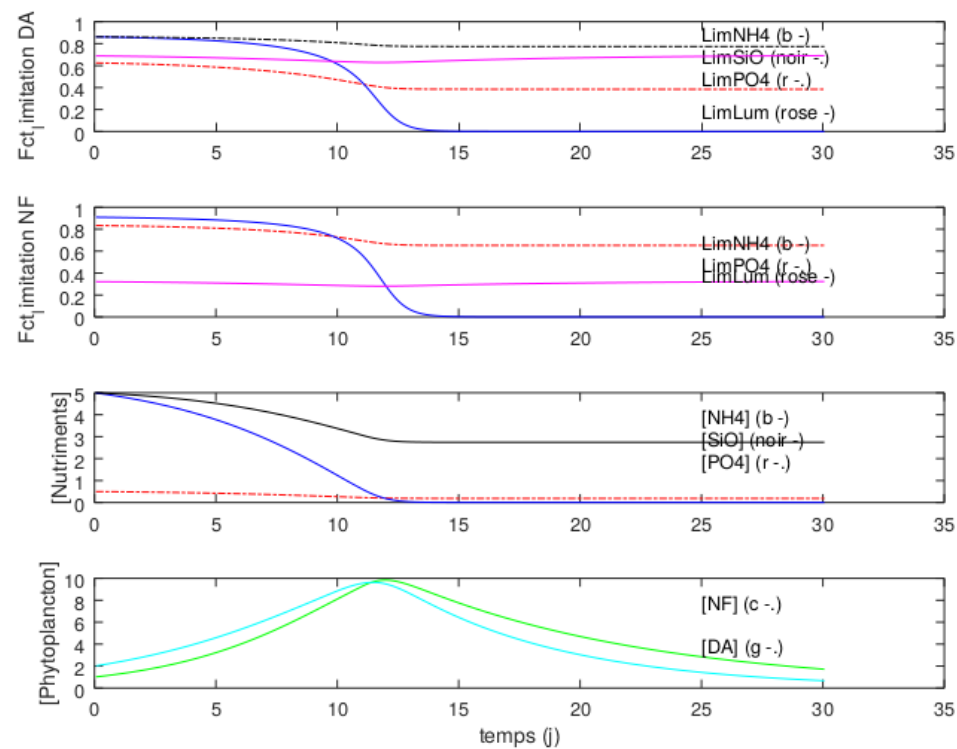
Courbes des fonctions de limitation pour les NF:

Concernant les fonctions de limitation pour les NF, on se retrouve toujours fortement limité par la lumière. On observe également un léger décalage temporel (par rapport à la courbe de référence) du moment où la concentration en NH_4^+ deviendra limitante par rapport à la concentration en PO_4 . Cette limitation en NH_4^+ devient significative beaucoup plus tardivement que pour la courbe de référence car les concentrations initiales ont été doublées, le phytoplancton met plus de temps à consommer entièrement le NH_4^+ .

Courbes des fonctions de limitation pour les diatomées :

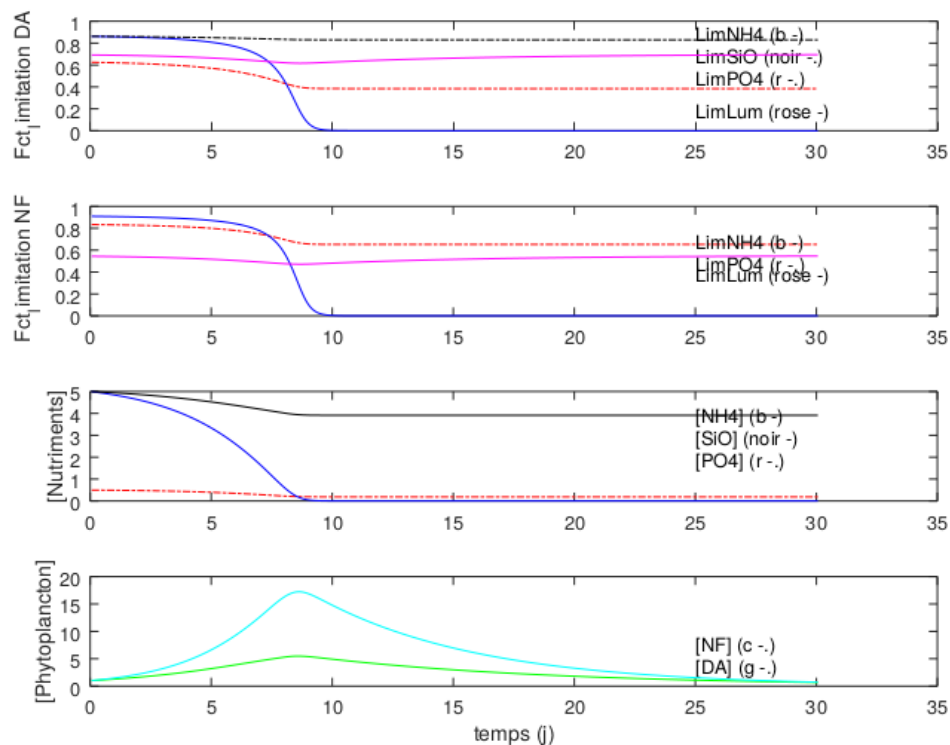
Concernant les fonctions de limitation pour les diatomées, jusqu'au 9^{ième} jour, ce sont les phosphates et la lumière qui sont limitants. À partir du 9^{ième} jour, la concentration en SiO devient la plus limitante (la lumière l'est toujours) jusqu'à devenir maximale au 13^{ième} jour où la fonction de limitation en nutriments vaut 0 ce qui se traduit par un arrêt de la croissance des diatomées.

Test 2 modélisant le phytoplancton pendant l'été :



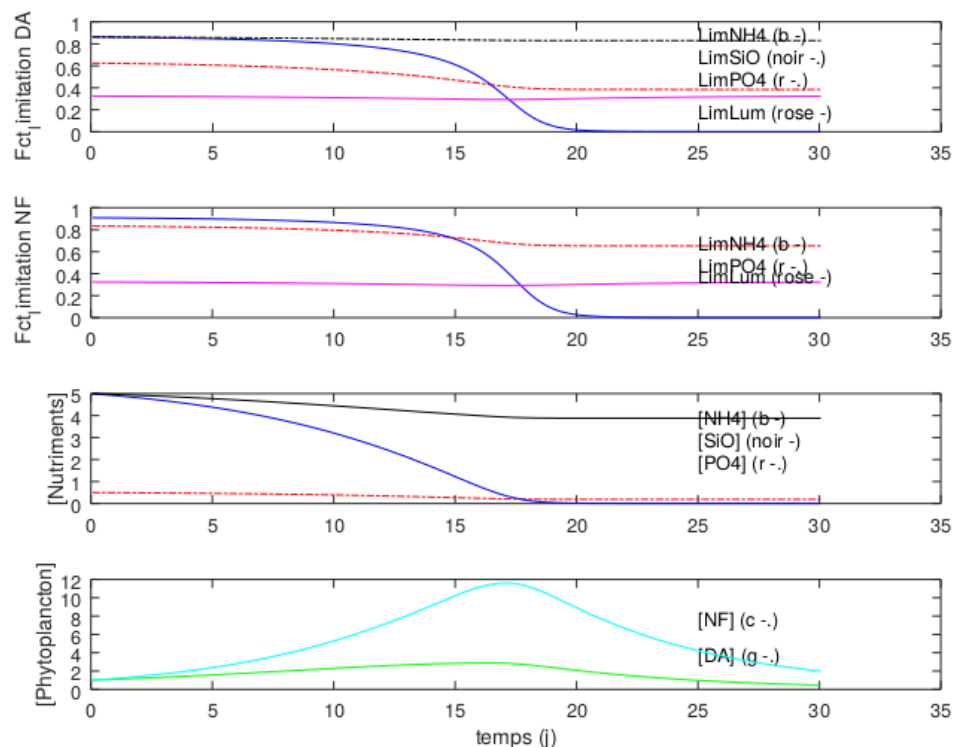
On a doublé la concentration de nanoflagellées afin de modéliser ce qui se passe pendant l'été. On observe une croissance similaire (en termes de taux de croissance et de maximum atteint) des deux espèces phytoplanctoniques et par rapport à la simulation de référence, la biomasse atteinte de NF est plus importante. On observe également un décalage de toutes les courbes vers la gauche dû à un épuisement des nutriments plus rapides du fait du changement de $[NF]$ initiale. Mis à part le décalage temporel et la différence de biomasse de NF atteinte, les courbes restent inchangées.

Test 3 d'adaptation à la lumière :



On a doublé le α des NF correspondant au coefficient directeur de la fonction de limitation en lumière. Au plus cet α est grand, au plus, pour une même intensité lumineuse, l'activité photosynthétique est élevée. La lumière est donc moins limitante (LimLum est donc plus grand), le terme de croissance dans l'équation de conservation des NF est donc supérieur à celui de la simulation de référence, on a donc une croissance des NF plus élevée et qui prend le pas sur la croissance des diatomées. Bien que μ_{max} initial pour les NF n'ait pas été modifié par rapport à la simulation de référence, il joue également un rôle dans la croissance de NF car il est plus grand que μ_{max} initial des diatomées. Sur la courbe de concentration des nutriments en fonction du temps, on observe donc une consommation plus rapide du NH_4^+ (l'activité photosynthétique et donc la croissance étant "boostée") ce qui provoque un décalage temporel vers la gauche de toutes les courbes. Quand $[\text{NH}_4^+] = 0$, la croissance des deux espèces s'arrête puisque la fonction de limitation en nutriment devient nulle.

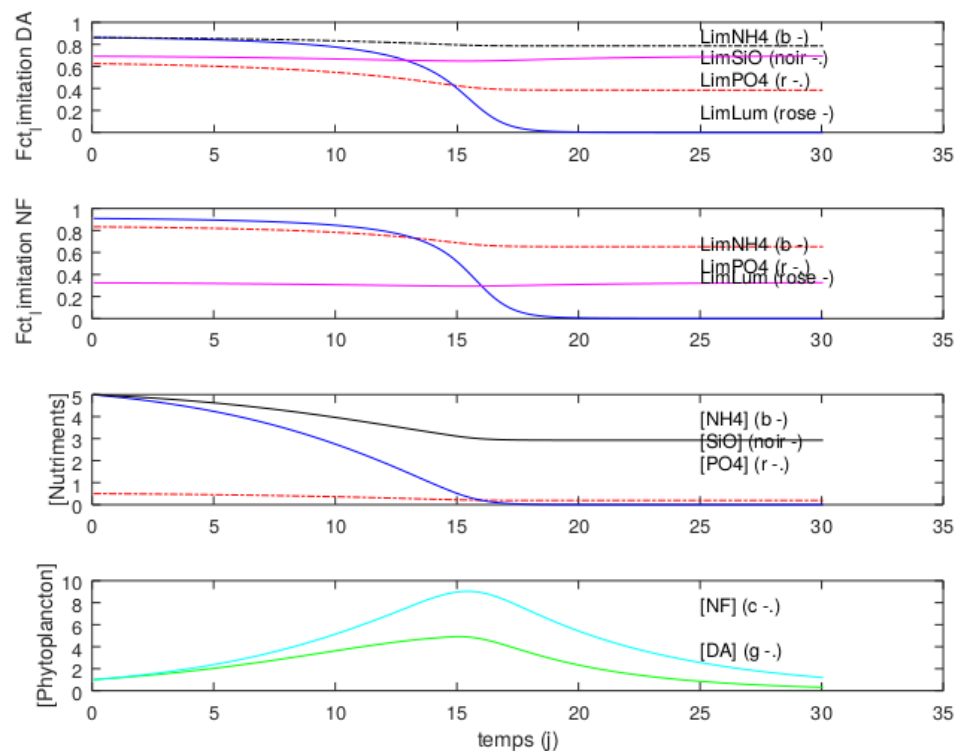
Test 4 d'affinité pour les nutriments :



On a modifié les paramètres μ_{\max} initial, α et m_m des diatomées afin qu'ils soient égaux aux paramètres des NF (c'est une manière de neutraliser ces paramètres) afin qu'on puisse se focaliser uniquement sur l'affinité des espèces pour les nutriments. Les concentrations initiales en diatomées et en nanoflagellées sont égales et n'ont donc pas été modifiées. On constate donc que seuls les K_{nh} et k_{po} de chaque espèce vont jouer un rôle ici dans la compétition. Ces constantes de demi saturation sont toutes les deux supérieures pour les diatomées, on a donc une affinité en phosphates et en ammonium plus grande pour les NF. On observe donc une croissance des NF supérieure (coefficient directeur et maximum atteint supérieurs) et plus longue que lors de la simulation de référence et une croissance des diatomées très inférieure (coefficient directeur et maximum atteint inférieurs) et plus longue que lors de la simulation de référence. La durée plus longue de la croissance s'explique par le fait que les nutriments sont en majorité consommés par les NF et très peu par les diatomées (voir affinité), il faut donc plus de temps aux NF pour épuiser quasiment seuls le NH_4^+ . Celui-ci étant colimitant (avec la lumière) à partir du 16^{ième} jour pour les diatomées et du 15^{ième} jour pour les NF, il est entièrement consommé au 18^{ième} jour et à partir de là, la croissance des deux espèces de phytoplancton est nulle.

Note : la lumière est ici autant limitante pour les deux espèces de phytoplancton puisque α est égal pour les deux.

Test 5 de mortalité :



On a doublé le mm des diatomées. On observe une croissance supérieure pour les NF que pour les DA. Ce changement par rapport à la simulation de référence est dû au mmDA augmenté ce qui tue deux fois plus de diatomées et permet aux NF de croître davantage en consommant la partie de nutriments que les DA mortes ne consomment pas. De plus, les NF ont une affinité plus grande (constantes de demi saturation K_{poNF} et K_{nhNF} plus petites que K_{poDA} et K_{nhDA}) que les DA pour le phosphate et l'ammonium ce qui joue dans la croissance des NF quand le taux de mortalité des DA mmDA est doublé. Concernant les courbes de limitation en nutriments et lumière et la courbe de concentration en nutriments, on constate qu'elles sont presque identiques à la simulation de référence, on a seulement un décalage temporel de consommation des nutriments de 2 à 3 jours et donc les nutriments qui devenaient limitant au jour J le deviennent entre les jours J+2 et J+3. Ceci s'explique par le fait que les DA consomment normalement pas mal de nutriments mais ici, comme une partie conséquente meurt, ces nutriments mettent plus de temps à être consommés. Notons que la lumière est toujours colimitante de la même façon que la simulation de référence, les paramètres la concernant étant inchangés.