

Modélisation des écosystèmes aquatiques : Travaux pratiques

Module 1 : Croissance du phytoplancton en fonction
des conditions environnementales

DAENES CYRIL
ROMAIN MARIE
PIRET NICOLAS

TP1 : Croissance du phytoplancton en fonction de la disponibilité en nutriments

15 NOVEMBRE 2016

Introduction

Lors de ces travaux pratiques, nous avons étudié l'évolution d'une population de phytoplanctons en fonction de la concentration en nutriments disponibles dans le milieu. Nous avons fait varier ces concentrations en nutriments afin d'observer et comprendre comment évolue cette population phytoplanctonique, et nous avons fait varier un paramètre intrinsèque de la population (la constante de demi-saturation) afin d'étudier son évolution au cours du temps.

Les variables d'état sont dans un premier temps le PO_4 , le NH_4 et le $PHYTO$ (concentration phytoplanctonique), puis dans un second temps, le SiO sera ajouté.

Les équations d'état sont donc dans un premier temps :

$$\begin{aligned}\frac{dPHYTO}{dt} &= \mu_{max} \cdot lim_{Nut} \cdot PHYTO - mm \cdot PHYTO \text{ (en } C) \\ \frac{dNH_4}{dt} &= -\mu_{max} \cdot lim_{Nut} \cdot PHYTO \cdot N : C \text{ (en } N) \\ \frac{dPO_4}{dt} &= -\mu_{max} \cdot lim_{Nut} \cdot PHYTO \cdot P : C \text{ (en } P)\end{aligned}$$

Puis dans un second temps, nous ajouterons :

$$\frac{dSiO}{dt} = -\mu_{max} \cdot lim_{Nut} \cdot PHYTO \cdot Si : C \text{ (en } Si)$$

Les constantes utilisées sont basées sur le rapport de Redfield :

$$P : C = 1/106$$

$$N : C = 16/106$$

$$Si : C = 16/106$$

Le modèle conceptuel utilisé pour l'ensemble des travaux pratiques est le suivant :

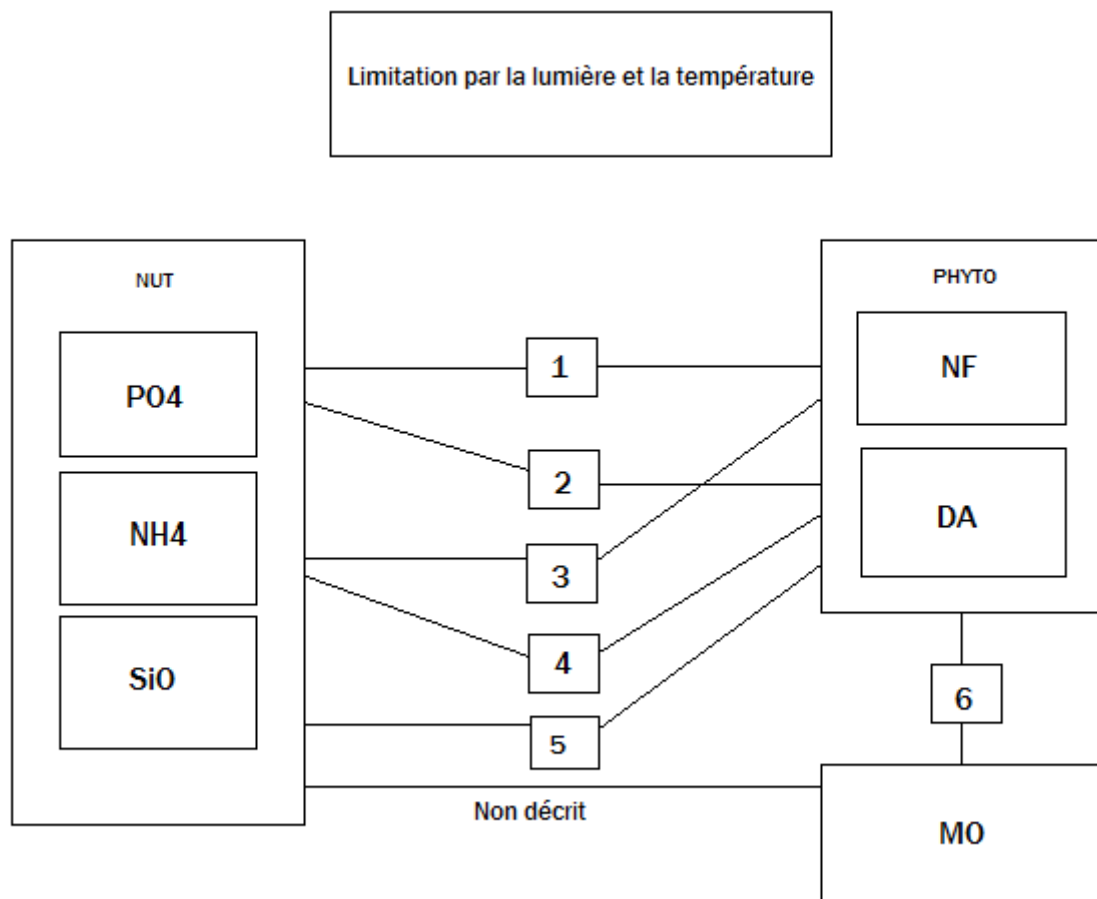


FIGURE 1 – Modèle conceptuel du module phytoplancton-nutriments

Avec **1.** étant la consommation en phosphates par les NF, **2.** étant la consommation en phosphates par les DA, **3.** étant la consommation d'ammonium par les NF, **4.** étant la consommation d'ammonium par les DA, **5.** étant la consommation en silice par les DA, **6.** étant la mortalité des populations de NF et DA.

1 Simulation de référence

Les conditions initiales ainsi que les paramètres initiaux utilisés pour cette simulation sont les suivants :

$[PO_4]$	$[NH_4]$	$[PHYTO]$	kpo	knh	μ_{max}	mm
$mmolP \cdot m^{-3}$	$mmolN \cdot m^{-3}$	$mmolC \cdot m^{-3}$	$mmolP \cdot m^{-3}$	$mmolN \cdot m^{-3}$	j^{-1}	j^{-1}
0.5	5	1	0.1	0.5	1	0.02

Les résultats graphiques obtenus se trouvent ci-dessous

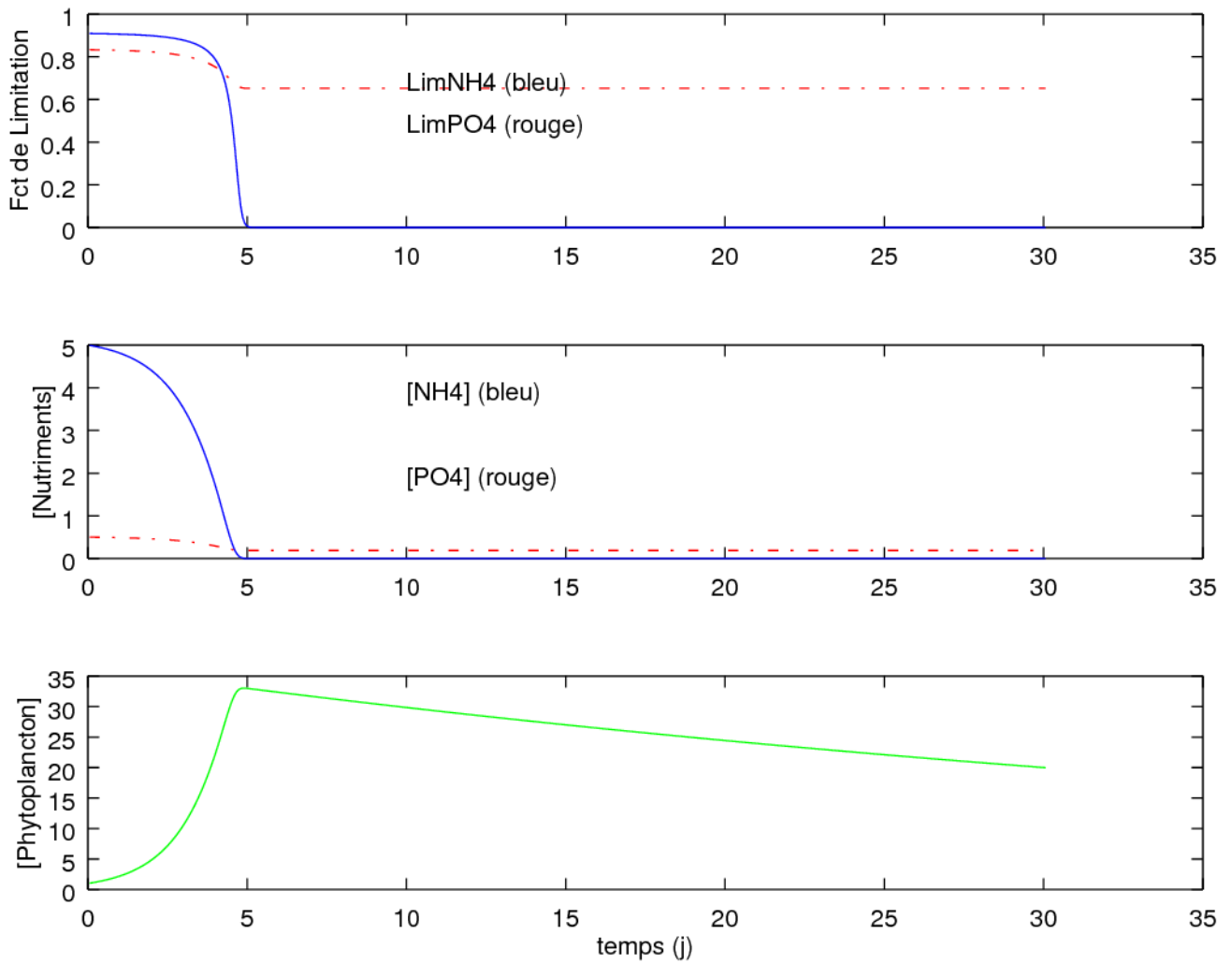


FIGURE 2 – Graphiques obtenus pour la simulation de référence

La première observation que nous pouvons faire est que de 0 à 5 jours, le PO_4 est le nutriment limitant (courbe de limitation inférieure à la courbe du NH_4). En effet, la concentration initiale en PO_4 est 10 fois inférieure à la concentration initiale en NH_4 . Cependant, après 5 jours, le NH_4 devient le nutriment limitant. En effet, les équations d'évolution des deux nutriments sont exactement les mêmes, sauf pour les rapports stœchiométriques au carbone. Ce rapport est 16 fois plus élevé pour le NH_4 que pour le PO_4 , ce qui se traduit par une consommation 16 fois plus rapide du NH_4 par le phytoplancton.

De plus, la concentration en NH_4 devient nulle après 5 jours. C'est pourquoi, la concentration en PO_4 n'évolue plus. En effet, les équations décrivant l'évolution de ces deux nutriments dépendent toutes les deux d'un terme "limitation". Ce terme est en fait le minimum de deux fonctions (une pour chaque nutriment), décrites par une équation de Michaelis-Menten. Ainsi, lorsque la concentration d'un des nutriments tombe à zéro, le terme de croissance dans lequel intervient le coefficient de limitation par les nutriments devient nul dans les équations décrivant l'évolution du PO_4 , du NH_4 , et du phytoplancton.

La concentration en phytoplancton passe de 1 à 34 selon une croissance exponentielle pendant les 5 premiers jours (due à la consommation des nutriments). Mathématiquement, cette première phase se traduit par :

$$\mu_{max} \cdot \lim_{Nut} \cdot PHYTO > mm \cdot PHYTO$$

c'est à dire que le terme de croissance est plus important que le terme de mortalité de la population.

Au maximum de la concentration en phytoplancton, nous avons :

$$\mu_{max} \cdot \lim_{Nut} \cdot PHYTO = mm \cdot PHYTO$$

Finalement, après 5 jours, la concentration en phytoplancton décroît, du au terme "limitation" qui devient nulle (pour les mêmes raisons que l'évolution du PO_4 qui ne varie plus après 5 jours). Cette décroissance se traduit par l'équation suivante :

$$\frac{dPHYTO}{dt} = -mm \cdot PHYTO$$

Cette décroissance évolue suivant une fonction cinétique du premier ordre.

2 Analyses de sensibilité

2.1 Changements de paramètres et de conditions initiales

	$[PO_4]$	$[NH_4]$	$[PHYTO]$	kpo	knh	μ_{max}	mm
	$mmolP \cdot m^{-3}$	$mmolN \cdot m^{-3}$	$mmolC \cdot m^{-3}$	$mmolP \cdot m^{-3}$	$mmolN \cdot m^{-3}$	j^{-1}	j^{-1}
Référence	0.5	5	1	0.1	0.5	1	0.02
Test 1	0.5	10	1	0.1	0.5	1	0.02
Test 2	0.1	5	1	0.1	0.5	1	0.02
Test 3	0.5	5	5	0.1	0.5	1	0.02
Test 4	0.5	5	1	1	0.5	1	0.02
Test 5	0.5	5	1	0.1	0.5	0.5	0.02
Test 6	0.5	5	1	0.1	0.5	1	0.2

2.2 Test de sensibilité n°1

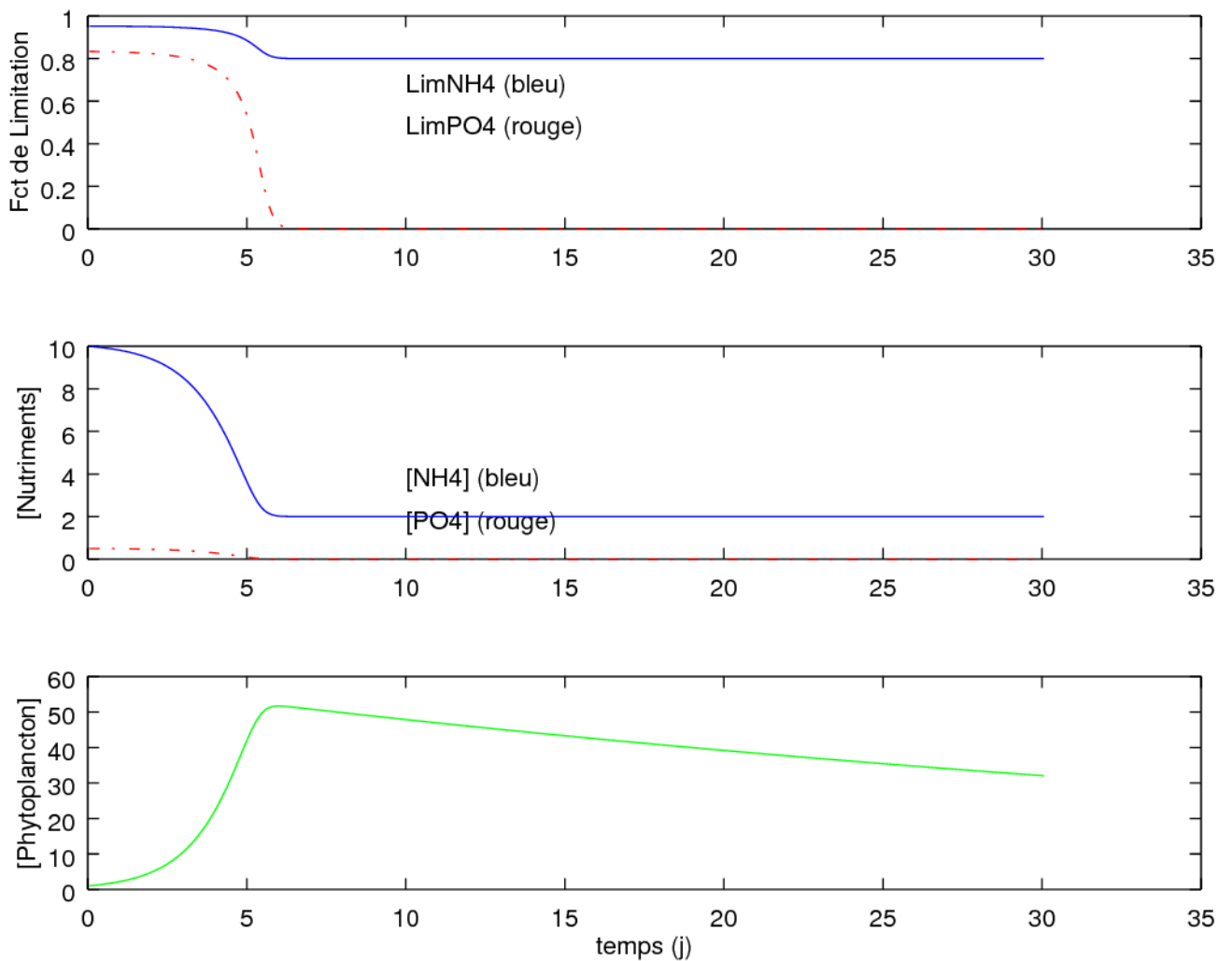


FIGURE 3 – Output, solutions des équations d'état pour les nutriments et l'évolution de la population du Phytoplancton au cours du temps en résultant pour le test de sensibilité 1 consistant à doubler la $[NH_4]$ initiale à 10 mmolN/m³

Dans le test de sensibilité n°1 on fait tourner le programme en changeant la valeur initiale d'une variable d'état, le NH_4 dont on double la concentration initiale, donc $[\text{NH}_4]=10\text{mmolN/m}^3$. On voit que le fait d'augmenter la concentration initiale d'azote N implique que désormais la concentration en azote sera toujours supérieure à la concentration en phosphore. Pour ce qui est de l'évolution des concentrations en nutriments, on voit que $[\text{PO}_4]$ s'élève initialement à une valeur de $0,5\text{mmolP/m}^3$ et que cette concentration diminue au fur et à mesure que le phosphore est assimilé par les organismes pour finalement atteindre une valeur de 0 au jour 6, soit un jour plus tard que dans le cas de la simulation de référence. La concentration en N quant à elle suit aussi une courbe décroissante avant de se stabiliser à une valeur de plus ou moins 2mmol/m^3 à partir du moment où le phosphore disparaît de l'environnement. Or les courbes de limitation sont directement influencées par ces concentrations. Dès lors dans le graphe 1 de la Figure 1 ci-dessus, on voit que la fonction de Michaelis Menten minimum sera toujours celle impliquant la $[\text{PO}_4]$ ce qui indique que le phosphore est le nutriment limitant pendant toute la simulation. La valeur du coefficient de limitation limNut sera toujours déterminée par la fonction de limitation du phosphore et se retrouvera directement dans la fonction d'évolution de la biomasse du phytoplancton $[\text{PHYTO}]$. On voit bien que quand la concentration en phosphate tombe à 0 au jour 6, le premier terme de l'équation d'état de la biomasse vaudra 0 comme $\text{limNut}=0$ et dès ce moment la population a atteint un plateau et ne fera que décroître pour le reste de la simulation à une vitesse dépendant du taux de mortalité mm et en suivant une cinétique d'ordre 1. De plus on voit aussi que la concentration en N $[\text{NH}_4]$ devient constante au même moment comme les organismes n'assimilent plus aucun nutriment pour leur croissance et leur reproduction, en effet la population ne fait que décroître après le jour 6.

Pour ce qui est de la biomasse maximale atteinte, on voit que la $[\text{PHYTO}]_{\text{max}}$ a augmenté à une valeur de plus ou moins 50mmol/m^3 contre 32mmol/m^3 pour la simulation de référence. Ceci est expliqué par la présence d'une concentration en azote double au début de la simulation. Cela nous permet de garder une concentration en N suffisante pour soutenir la croissance et éviter que $[\text{NH}_4]$ ne devienne le nutriment limitant. Quand le P aura été totalement assimilé, on aura alors atteint une biomasse plus importante et surtout le plateau sera atteint un jour plus tard (jour 6) que dans le cas de la simulation de référence.

2.3 Test de sensibilité n°2

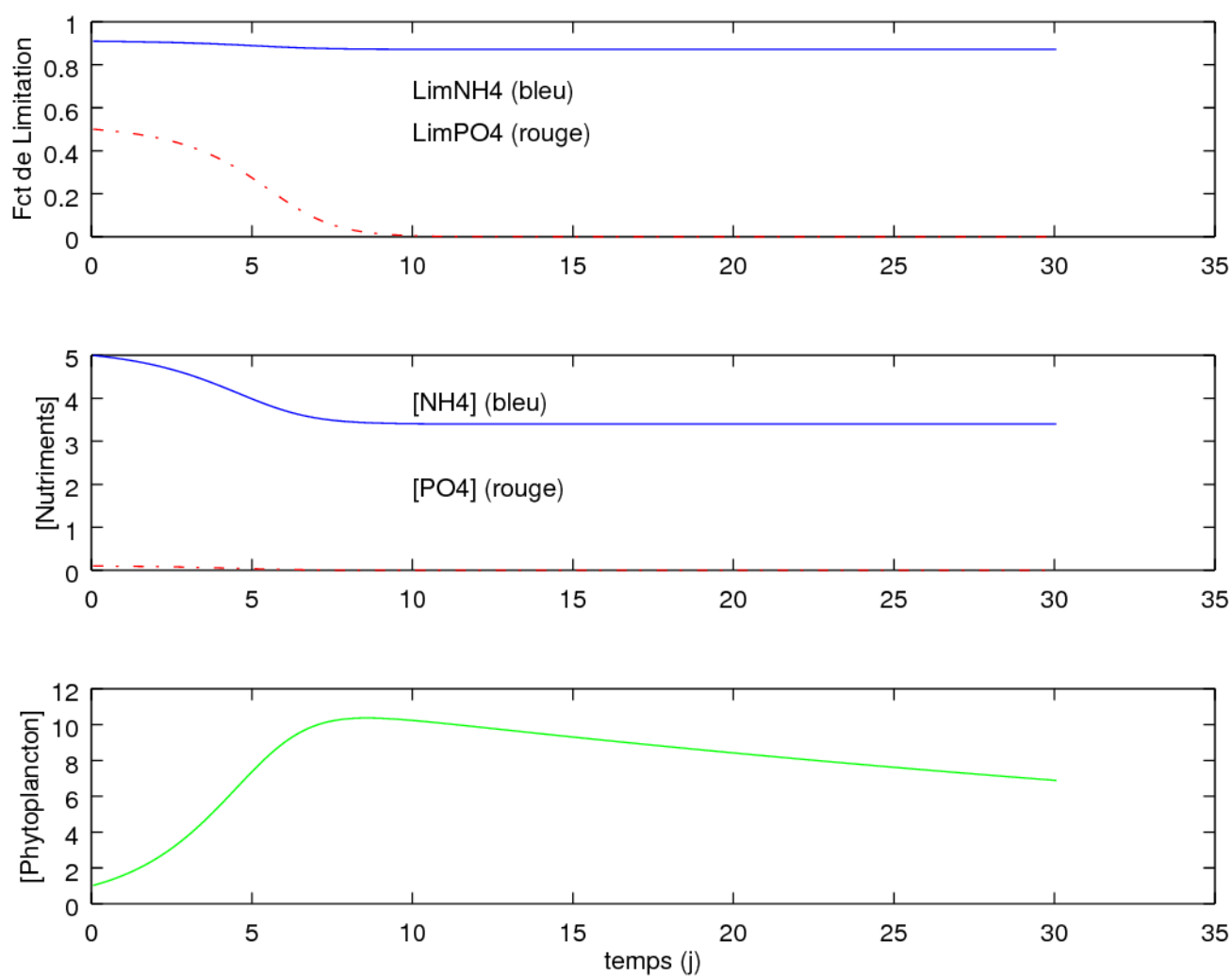


FIGURE 4 – Output, solutions des équations d'état pour les nutriments et l'évolution de la population du Phytoplankton au cours du temps en résultant, pour le test de sensibilité 2 consistant à diviser par 5 la $[PO_4]$ initiale à $0,1 \text{ mmolP/m}^3$

Dans le test de sensibilité n°2 on fait tourner le programme en changeant la valeur initiale d'une variable d'état, le PO4 dont on divise la concentration initiale par 5, donc $[NH_4]=0.1\text{mmolP/m}^3$. Ce changement entraîne que, comme la concentration initiale en P est très faible et que son assimilation est moins importante que pour l'N, la $[PO_4]$ restera inférieure à celle de l'ammonium pendant toute la simulation contrairement à la simulation de référence. On voit aussi qu'à partir du jour 7, la concentration en P dans l'environnement tombe à 0. Le phosphore disparaît donc plus tard que pour la simulation de référence ce qui aura des répercussions sur l'évolution de la population. En parallèle la concentration en N, qui était initialement la même que dans le cas de référence, atteindra une valeur constante de $3,5\text{mmolN/m}^3$ dès qu'il n'y a plus de P dans l'environnement car la croissance s'arrête alors. Comme la concentration $[PO_4]$ reste toujours inférieure à celle de l'N, la fonction de limitation (2 fonctions de Michaelis Menten sont représentées sur le graphe 1) dépendra toujours de celle-ci. On obtient donc un coefficient de limitation initial $\text{limNut}=0,5$ pour le test 2 inférieur au coefficient de la simulation de référence qui s'élevait à 0,82. Ce coefficient intervient dans le premier terme de l'équation d'état du phytoplancton reprise ci-dessous :

$$\frac{dPHYTO}{dt} = \mu_{max} \cdot \text{limNut} \cdot PHYTO - mm \cdot PHYTO$$

limNut influence directement le taux de croissance de la biomasse. Ainsi comme ce coefficient est plus faible que dans la simulation de référence et ne fait que diminuer au cours du temps, On aura un taux de croissance plus faible. Cela se reflète dans l'évolution de la $[PHYTO]$ qui plus lente. Dès lors le plateau de $[PHYTO]$ maximale sera atteint plus tard que pour la référence, au jour 7 plus ou moins. A partir de ce moment-là le premier terme de croissance de l'équation d'état de la biomasse tombe ($\text{limNut}=0$) et la croissance s'arrête.

Pour le Test 2 le palier de biomasse plus faible de 10mmolC/m^3 s'explique par la très faible disponibilité en P dans le milieu initialement. Le phosphore présent en concentration marginale ne pourra soutenir qu'une croissance limitée du phytoplancton.

2.4 Test de sensibilité n°3

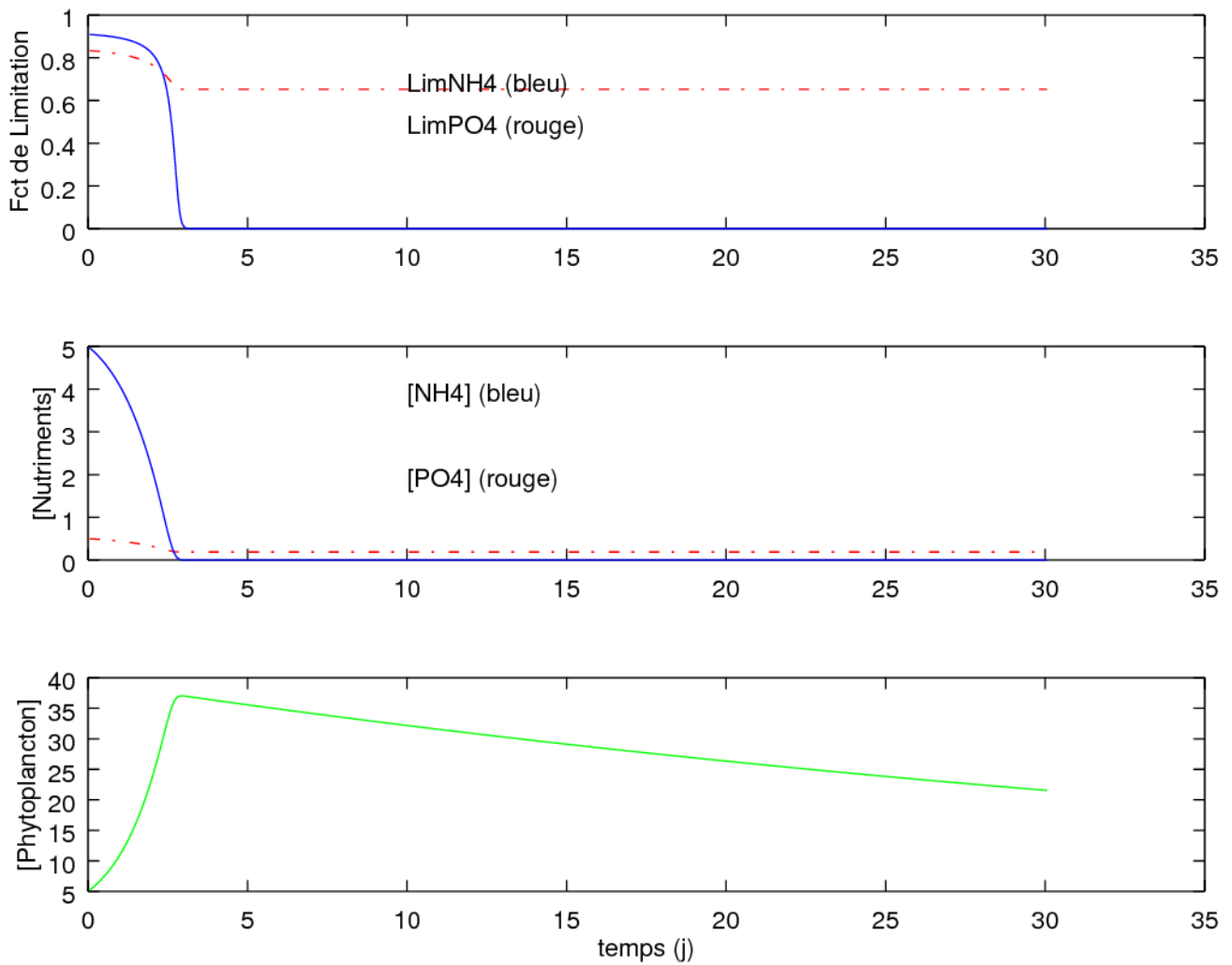


FIGURE 5 – Output, solutions des équations d'état pour les nutriments et l'évolution de la population du Phytoplancton au cours du temps en résultant, pour le test de sensibilité 3 consistant à diviser par 5 la $[PO_4]$ initiale à $0,1 \text{ mmolP/m}^3$

Dans le test de sensibilité n°3 on fait tourner le programme en changeant la valeur initiale d'une variable d'état, la concentration en phytoplancton ou biomasse [PHYTO] dont on multiplie la concentration initiale par 5, donc $[PHYTO]=5\text{mmolC/m}^3$. Cette simulation apporte une nouveauté car la biomasse initiale est multipliée par 5. Or cette biomasse [PHYTO] initiale interviendra dans l'estimation de l'évolution de la biomasse pour le premier pas de temps. En conséquence, le taux de croissance dans $\text{limNut}*[PHYTO]$ et le taux de mortalité dans $\text{mm}*[PHYTO]$ sont accrus pour chaque unité de temps. Dès Lors le plateau avec une biomasse maximum sera atteint plus tôt que dans la simulation de référence, aux alentours du jour 3 au lieu du jour 5 plus ou moins. La biomasse initiale est présente en plus grande concentration, elle consommera donc une plus grande quantité de nutriments utiles à sa croissance et leur stock sera consommé à une plus grande vitesse. Ceci explique que la concentration en azote, le nutriment le plus prisé par le phytoplancton, tombe à 0 en 3 jours seulement au lieu de 5. Dès ce moment-là, le phosphate déjà présent en très faibles concentrations initialement, atteindra une valeur constante de plus ou moins $0,1\text{mmolP/m}^3$ car la biomasse phytoplanctonique ne fera que décroître et n'assimilera plus aucun nutriment (coefficient de limitation par les nutriments $\text{limNut}=0$).

Enfin on constate que pour des concentrations initiales en nutriments équivalentes par rapport à la simulation de référence, on arrive tout de même à une biomasse maximum (palier) à 37mmolC/m^3 contre 32mmolC/m^3 dans le cas de référence. Ceci est probablement dû au fait que la concentration initiale de phytoplancton est bien plus élevée (multipliée par 5) ce qui augmentera le palier de biomasse pouvant être atteint même si la différence de concentrations de phytoplancton entre les 2 paliers reste relativement faible.

2.5 Test de sensibilité n°4

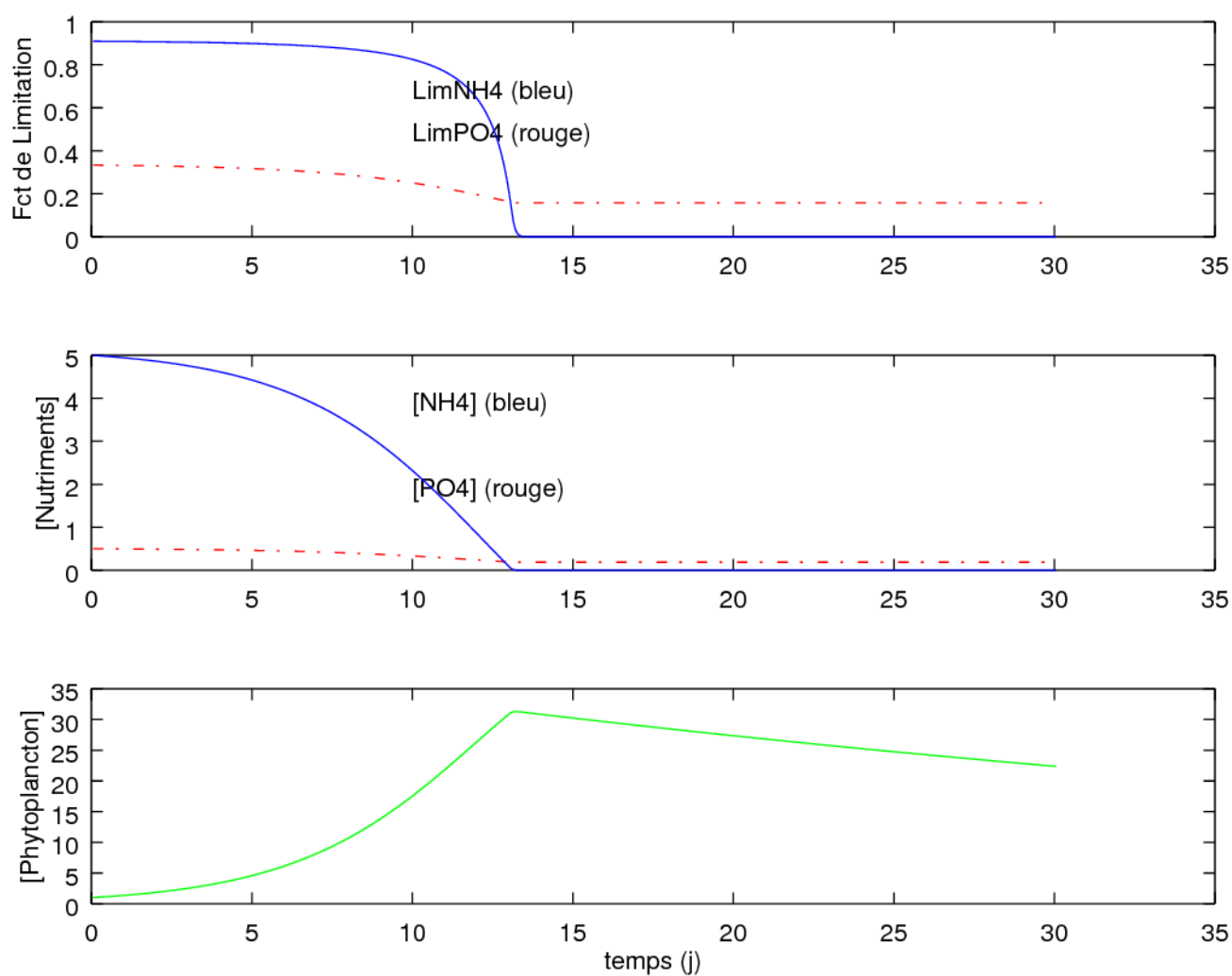


FIGURE 6 – Output, solutions des équations d'état pour les nutriments et l'évolution de la population du Phytoplankton au cours du temps en résultant, pour le test de sensibilité 4 consistant à multiplier par 10 la constante de demi-saturation du PO4 : $k_{po} = 1 \text{ mmolP/m}^3$

Dans le test de sensibilité n°4 on fait tourner le programme en changeant la valeur d'un paramètre de la simulation, la constante de demi-saturation pour le phosphate qui est multipliée par 10 de sorte que $k_{po} = 1 \text{ mmolP/m}^3$. L'augmentation de la constante de saturation implique qu'il faudra une concentration bien plus élevée en $[\text{PO}_4]$ pour atteindre la même vitesse de croissance, à savoir la vitesse de demi-saturation (moitié du taux de croissance maximal μ_{max}). Ceci reflète le fait que les organismes ne présentent pas une grande affinité pour le phosphore et mettent du temps à l'assimiler. Cette constatation est visible directement sur le graphe 2 d'évolution des concentrations au cours du temps. On voit que les concentrations en phosphore et en azote décroissent plus lentement que dans le cas de référence à cause de la valeur de la constante de demi-saturation k_{po} , car les organismes ne sont pas capables d'assimiler des grandes quantités de phosphore rapidement.

$$lim = \min\left[\frac{NH_4}{NH_4 + k_{nh}}, \frac{PO_4}{PO_4 + k_{po}}\right]$$

On voit dans l'équation ci-dessus que la fonction de Michaelis Menten minimum sera bien celle du P au début de la simulation. Cette fonction donnera $limNut$ qui déterminera le taux de croissance dans l'équation d'état du phytoplancton visible sur la Figure ci-dessus. La constante de demi-saturation du phosphore k_{po} se retrouve au dénominateur de la fonction de limitation illustrée dans le deuxième membre de la figure. Le fait de multiplier par 10 cette constante augmente le terme du dénominateur de la fonction de limitation de telle sorte que celle-ci diminue dans son ensemble. On obtiendra donc des valeurs de $limNut$ plus faibles comparé à ce qu'on aurait au même moment dans la simulation de référence et le taux de croissance directement impacté, sera nettement ralenti. Ceci explique pourquoi le palier de biomasse maximale sera atteint plus tard aux alentours du jour 13 de la simulation. A partir du jour 13 la concentration en $[\text{NH}_4]$ tombe à 0 et devient donc inférieure à la $[\text{PO}_4]$. En comparant cette simulation avec la simulation de référence on observe tout de même des différences pour la courbe de concentration d'ammonium. En effet, comme le phosphore, le NH_4 met lui aussi plus de temps à disparaître dans cette simulation pendant la période de limitation du phosphore car la croissance des organismes repose sur la disponibilité et l'assimilation de ces 2 nutriments. Si le P est assimilé moins vite, il ralentit la croissance et les besoins en N correspondants. Si on avait voulu garder une vitesse de croissance identique à celle de la simulation de référence, il aurait donc fallu augmenter la concentration initiale $[\text{NH}_4]$ et $[\text{PO}_4]$ en conséquence, et ce car ces concentrations interviennent également dans l'équation de limitation de Michaelis Menten qui influence directement la vitesse d'assimilation des nutriments et donc indirectement la vitesse de croissance.

2.6 Test de sensibilité n°5

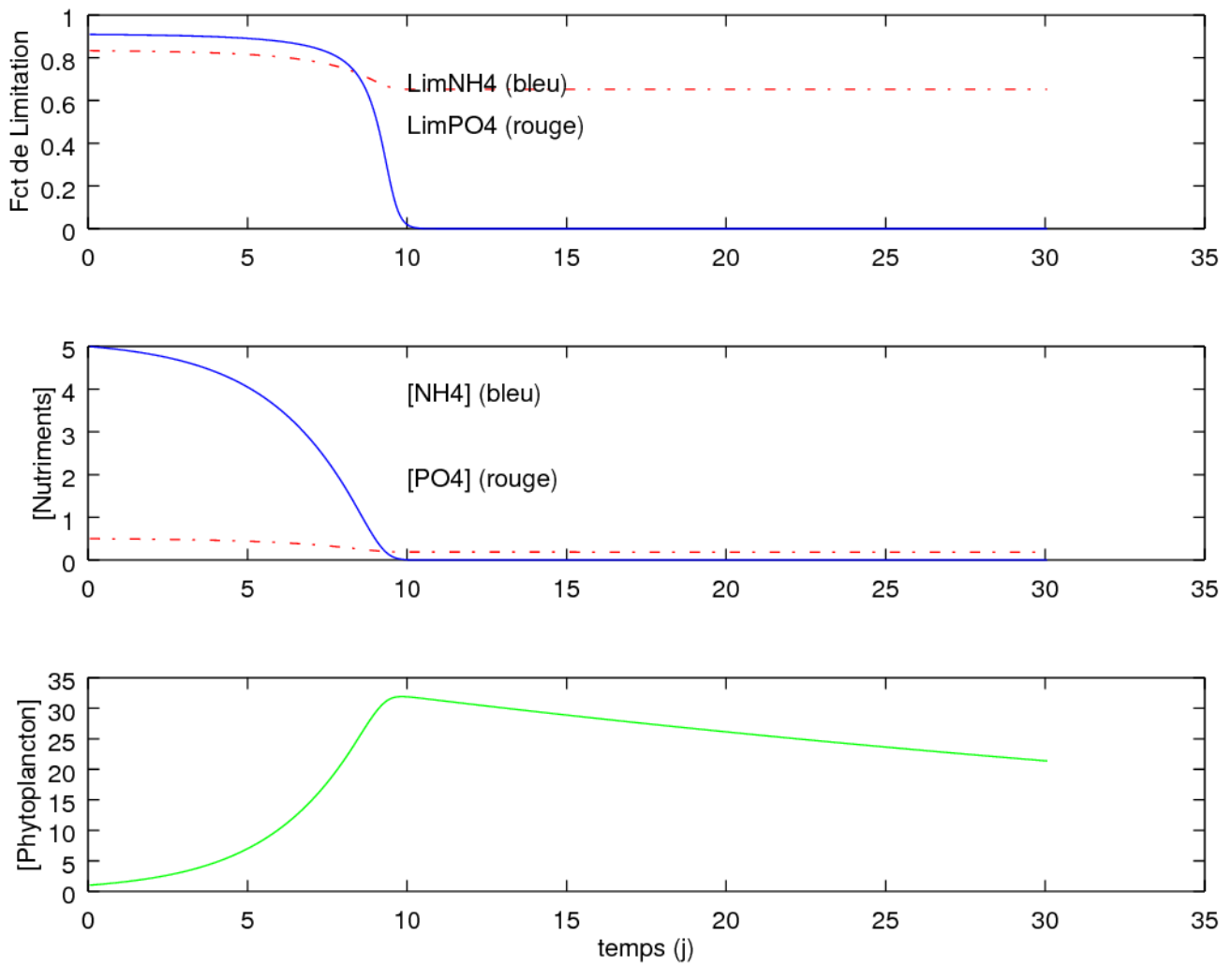


FIGURE 7 – Output, solutions des équations d'état pour les nutriments et l'évolution de la population du Phytoplancton au cours du temps en résultant, pour le test de sensibilité 5 consistant à diviser par 2 le taux de croissance maximale $\mu_{max} = 0.5 \text{ j}^{-1}$

Dans le test de sensibilité n°5 on fait tourner le programme en changeant la valeur d'un paramètre de la simulation, le taux de croissance maximal μ_{max} qui est divisé par 2 de sorte que $\mu_{max} = 0,5 \text{ j}^{-1}$. Le taux de croissance maximal intervient dans toutes les équations d'état résolues dans les graphes ci-dessus. Du coup même si les concentrations initiales en $[\text{NH}_4]$ et $[\text{PO}_4]$ restent les mêmes, les fonctions de concentration ont tendance à décroître moins vite. Cela vient du fait que le μ_{max} apparaît dans les équations de dérivées en fonction du temps de ces nutriments. Si ce coefficient est plus petit (divisé par 2 dans ce cas-ci), la diminution de concentration de $[\text{NH}_4]$ et $[\text{PO}_4]$ pour un pas de temps sera inférieure à ce qu'on obtenait dans la cas de la simulation de référence. Cela s'explique par le fait que si μ_{max} , le taux de croissance maximal, est divisé par 2, le premier terme de l'équation d'état du phytoplancton sera lui aussi divisé par 2 et la croissance du phytoplancton est 2 fois plus lente. La croissance étant ralentie, l'assimilation des nutriments essentiels se fait plus lentement. Dès lors la dérivée temporelle du phytoplancton $d[\text{PHYTO}]/dt$ sera elle aussi divisée par 2 à la mortalité près. Il y aura toujours d'abord une limitation du phosphore qui présente la fonction de limitation minimum représentée dans le graphe 1. Mais L'ammonium toujours assimilé en plus grandes quantité que le phosphore, finira par devenir limitant quand sa concentration tombe à 0 au jour 10 seulement. Le premier terme de croissance de l'équation d'état du phytoplancton tombe à 0 plus tard quand la limitation change et dépend de l'N à partir de là $\text{limNut}=0$. Dès ce moment-là l'évolution de la population du phytoplancton au cours du temps ne dépendra plus que du taux de mortalité m . Même si le palier de biomasse maximale est atteint plus tard, la $[\text{PHYTO}]$ à ce moment-là sera identique à ce qu'on avait pour la simulation de référence, à savoir : plus ou moins 32 mmolC/m^3 car on a changé ni la disponibilité initiale en nutriments, ni la population initiale de phytoplancton $[\text{PHYTO}]$.

2.7 Test de sensibilité n°6

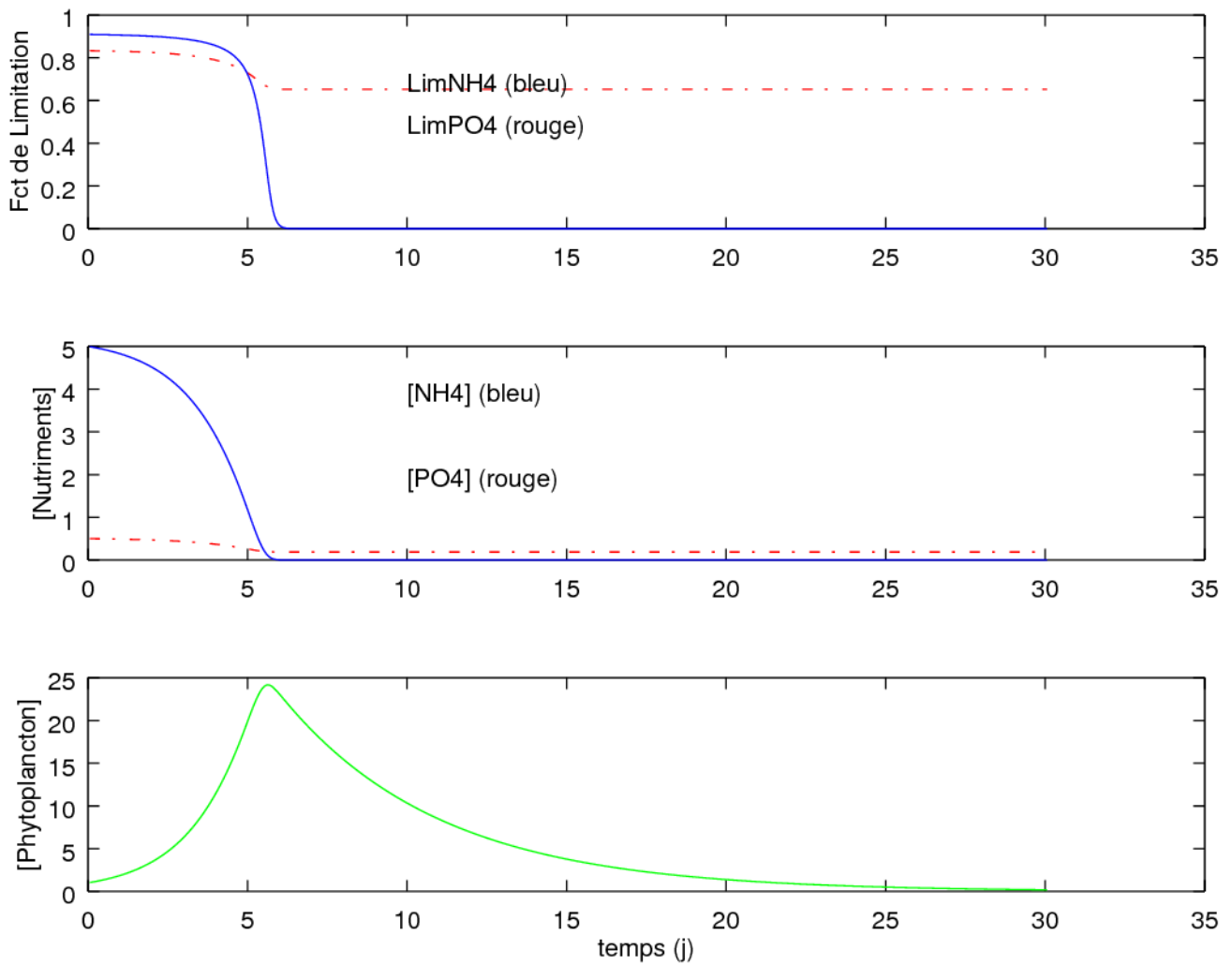


FIGURE 8 – Output, solutions des équations d'état pour les nutriments et l'évolution de la population du Phytoplancton au cours du temps en résultant, pour le test de sensibilité 6 consistant à multiplier par 10 le taux de mortalité $mm = 0.2 \text{ j}^{-1}$

Dans le test de sensibilité n°6 on fait tourner le programme en changeant la valeur d'un paramètre de la simulation, le taux de mortalité mm qui est multiplié par 10 de sorte que $mm=0,2 \text{ j}^{-1}$. Le taux de mortalité intervient directement dans le deuxième terme lié à la mortalité de l'équation d'état du phytoplancton PHYTO. Si mm augmente (multiplié par 10) la contribution de ce 2^{ème} terme est beaucoup plus importante tout le long de la simulation. Dès Lors on voit que premièrement pendant la première partie de la simulation, jusqu'au jour 6 plus ou moins, la croissance de la population est ralentie par l'effet de la mortalité plus importante. La population prendra donc plus de temps à croître et le palier de biomasse maximale ne sera atteint qu'au jour 6 quand la concentration en N tombe à 0 ce qui arrête net la croissance. On voit aussi qu'à partir du jour 6, la mortalité 10 fois plus élevée fait disparaître la population phytoplanktonique 10 fois plus vite. On arrive même à une population égale à 0 mmolC/m^3 avant la fin de la simulation plus ou moins au jour 30. Les rapports de concentration $[\text{PO}_4]$ et $[\text{NH}_4]$ restent quant à eux les mêmes que dans le cas de référence : on aura d'abord une limitation par le phosphore qui déterminera la croissance à travers le coefficient de limitation limNut , puis l'N consommé plus vite, devient limitant et disparaît au jour 6. Dès ce moment-là $\text{limNut}=0$ et la population ne fera que décroître pour tout le reste de la simulation.

2.8 Ajout d'une variable d'état

Dans la dernière partie de ce TP, il nous a été demandé d'ajouter à la simulation une 4ème variable d'état , le Si sous forme d'acide silicique SiO pour pouvoir étudier l'interaction entre des organismes phytoplanctoniques particuliers, les diatomées et les nutriments essentiels à leur croissance. Ces algues présentent une coque siliceuse appelée le frustule, et dépendent donc directement de la disponibilité ce nutriment qui n'intervenait pas dans les simulations précédentes. La variable d'état de la silice SiO est reprise dans l'équation ci-dessous :

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

Les résultats graphiques sont présentés ci-dessous

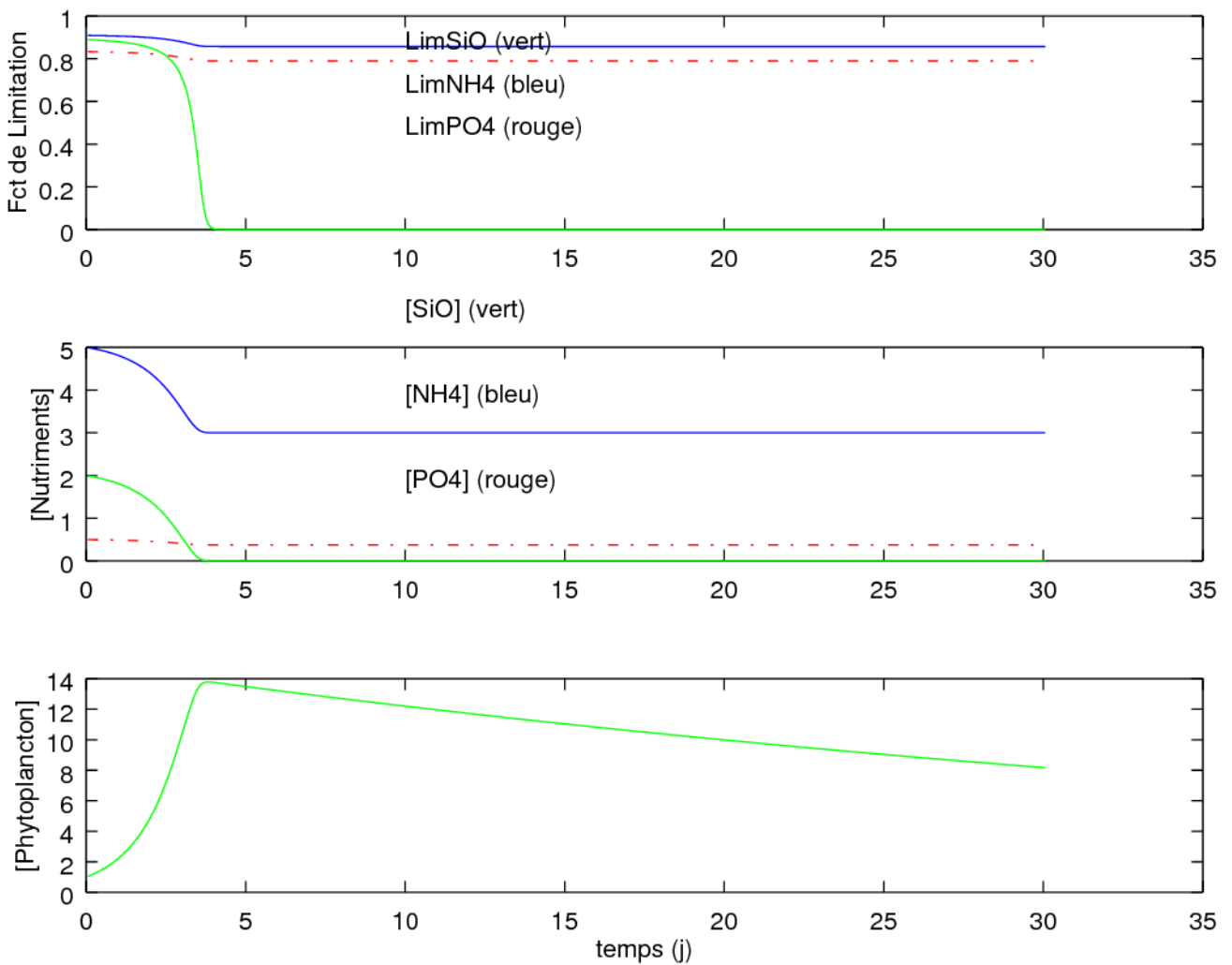


FIGURE 9 – Output, solutions des équations d'état pour les nutriments, la silice incluse et l'évolution de la population du Phytoplancton au cours du temps en résultant

On remarque que l'ajout du Si dans les nutriments essentiels aura une influence sur les fonctions de limitations. En effet même si le phosphate reste limitant au tout début de la simulation (jusqu'au jour 3 plus ou moins), l'acide silicique initialement à une concentration élevée de $2\text{mmolSi}/\text{m}^3$ voit sa concentration diminuer très rapidement à tel point qu'il devient limitant à partir du jour 3, puis sa concentration tombe à 0 très peu de temps après. La disparition rapide du Silicium est expliquée par le fait que les diatomées doivent assimiler de très grandes quantités de silice (autant que l'N) pour leur croissance, notamment pour construire leur frustule. En termes de limitation, on voit que la fonction de Michaelis Menten minimum sera d'abord celle du phosphore présent en faibles concentrations. Ensuite à partir du jour 3, cela change et la Si devient limitante. Ceci est visible dans le graphe 1 dans lequel on voit que la fonction de Michaelis Menten minimum implique désormais $[\text{SiO}]$. Dès lors, comme la concentration en Si tombe à 0 peu de temps après, le coefficient de limitation limNut est lui même égal à 0 et le premier terme de croissance de la biomasse qui apparaît dans l'équation d'état du phytoplancton disparaît. Cette tendance est visible sur le 3ème graphe en bas de la Figure 2 sur lequel on observe l'évolution de la biomasse phytoplanctonique au cours du temps. En effet on voit bien qu'à partir du jour 3 la population de phytoplanctons ne fera que décroître suivant une cinétique d'ordre 1 $[\text{PHYTO}]$ en fonction du taux de mortalité mm . De plus, une fois qu'on entre dans cette phase, les organismes, manquant de SiO ne peuvent plus croître et utiliser les autres nutriments. C'est pourquoi la concentration en ammonium $[\text{NH}_4]$ (à plus ou moins $3\text{mmolN}/\text{m}^3$) et en phosphate $[\text{PO}_4]$ (à plus ou moins $0,4\text{mmolP}/\text{m}^3$) resteront constantes jusqu'à la fin de la simulation. La biomasse maximale atteinte ne dépasse quant à elle pas les $14\text{mmolC}/\text{m}^3$ ce qui nous permet de conclure que les diatomées sont probablement des algues dont la croissance est plus compliquée car dépendant de plus de facteurs que le phytoplancton de base. En effet la présence d'acide silicique en suffisance est une condition sine qua non à leur croissance.

Conclusion

La concentration maximale phytoplanctonique dépend de plusieurs facteurs : tout d'abord, elle va dépendre de la concentration du nutriment limitant, ainsi que du taux de mortalité de la population.

La vitesse de croissance va quand à elle dépendre du taux de croissance, du taux de mortalité, de la valeur de la fonction de limitation, ainsi qu'à la concentration de la population phytoplanctonique initiale.

TP2 : Croissance du phytoplancton en
fonction de la disponibilité en nutriments
pour différentes conditions de température et
lumière

21 NOVEMBRE 2016

Introduction

Lors de ce TP, nous avons étudié l'évolution d'une population de phytoplancton homogène, en fonction de différentes conditions de température et de disponibilité en lumière.

Les variables d'états sont donc le PO_4 , le NH_4 et le $PHYTO$.

Les équations d'états sont :

$$\frac{dPO_4}{dt} = -\mu_{max} \cdot lim_{Nut} \cdot lim_{Lum} \cdot PHYTO \cdot PC \text{ (en } P)$$

$$\frac{dNH_4}{dt} = -\mu_{max} \cdot lim_{Nut} \cdot lim_{Lum} \cdot PHYTO \cdot NC \text{ (en } N)$$

$$\frac{dPHYTO}{dt} = \mu_{max} \cdot lim_{Nut} \cdot lim_{Lum} \cdot PHYTO - mm \cdot PHYTO \text{ (en } C)$$

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

Nous avons la relation suivante :

$$\mu = \mu_{max}(T) \cdot fn[PAR] \cdot fn_{lim}[nutriments]$$

avec $\mu_{max}(T)$ pouvant être décrit par deux fonctions :

Fonction bell-shaped :

$$\mu_{max}(T) = \mu_{max} \cdot e^{-[\frac{(T-T_{opt})^2}{dT^2}]}$$

Fonction Eppley :

$$\mu_{max}(T) = 0,59 \cdot e^{0.0633 \cdot T}$$

Pour pouvoir mettre en évidence l'effet de la valeur de la température sur la croissance phytoplanctonique, il est impératif que nous comparions les résultats obtenus pour une même fonction de limitation entre eux.

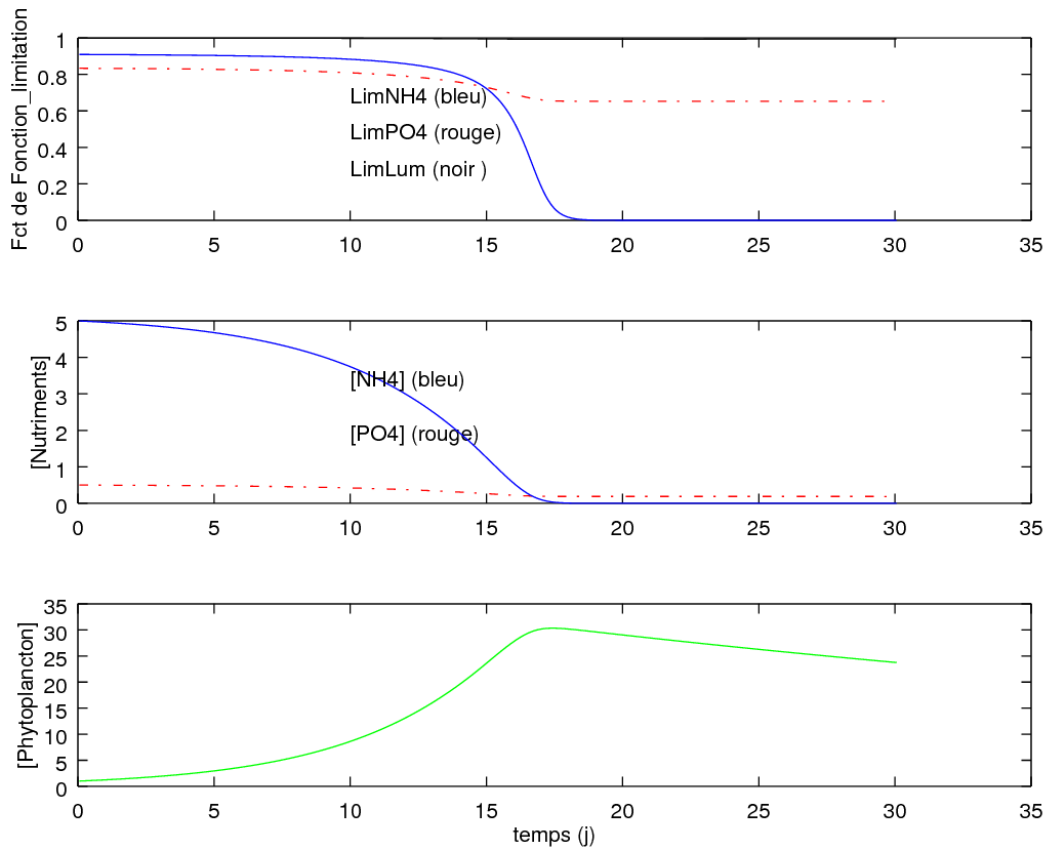


FIGURE 10 – Graphiques obtenus dans le cas d'une eau de température de 1°C, pour une fonction bell-shaped

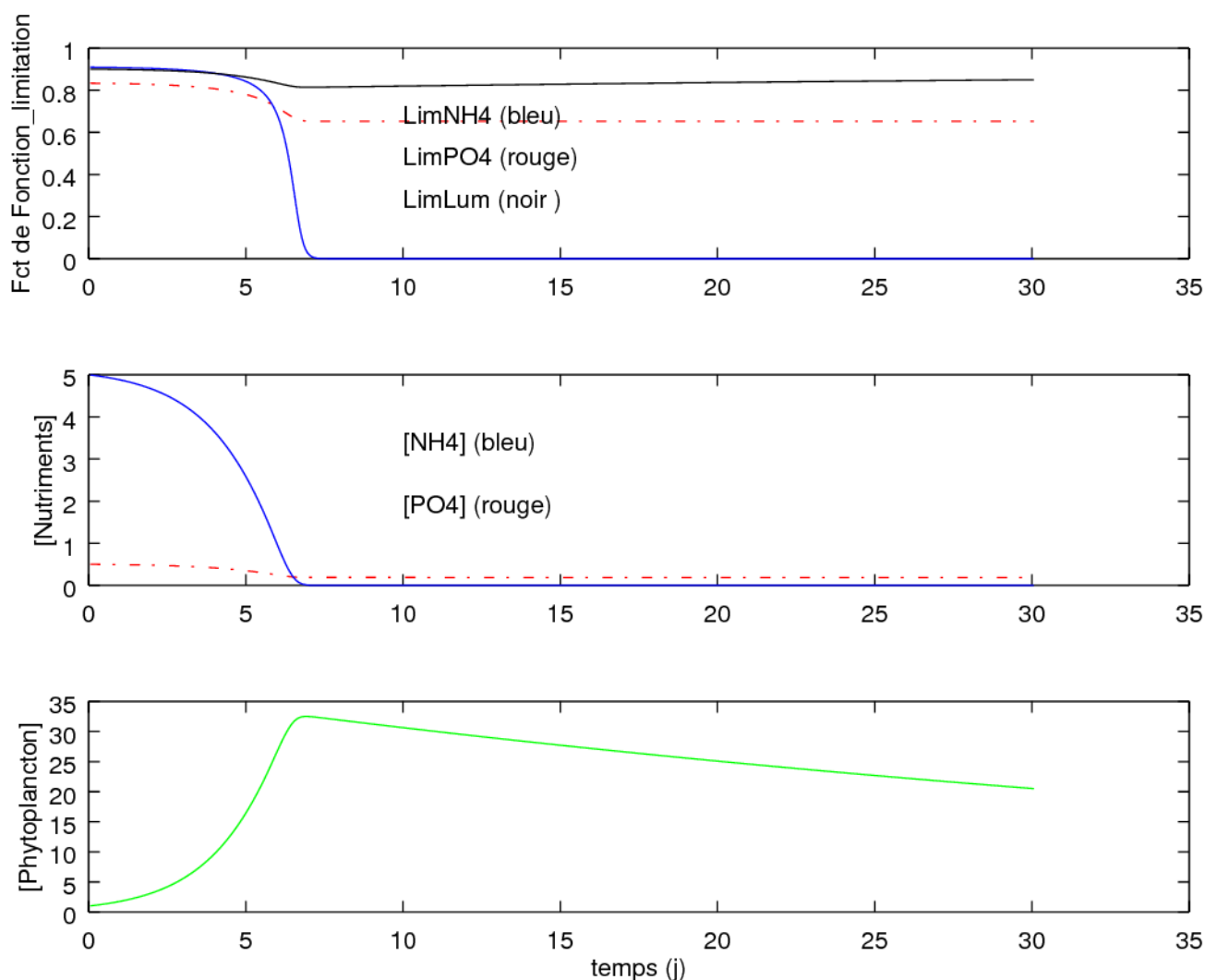


FIGURE 11 – Graphiques obtenus dans le cas d’une eau de température 10°C, pour une fonction bell-shaped

En comparant ces deux courbes, nous observons que le pic de biomasse qui est atteint en 7 jours et qui culmine à 33 mmolC.m⁻³ lorsque la température est de 10°C arrive beaucoup plus tard, aux alentours du jour 18, et culmine à 30 mmol.m⁻³ à 1°C.

Il semblerait donc que l’effet principal d’un écart à la température optimale soit la diminution du taux de croissance du phytoplancton.

Lorsque la température s’éloigne de la température optimale, le taux de croissance maximal est également plus faible (voir relation 2.1). Dès lors, si le μ_{max} est plus faible, la vitesse de croissance du phytoplancton sera plus faible (voir équation d’état dPHYTO), la vitesse de consommation des nutriments sera plus faible (voir équations d’état dPO4, dNH4).

Néanmoins, est corrélé à cette variation du μ_{max} , une variation de la valeur de I_{lum} .

Puisque dans ce cas ci, le mumax diminue lorsque nous passons de 10°C à 1°C, la valeur de llum sera plus élevée, ce qui veut dire que la limitation de la croissance par la lumière sera plus faible.

Cette deuxième relation nous montre que lorsque le mumax diminuera, la llum augmentera et inversement, quand le mumax augmentera, la llum diminuera.

Il y aura donc un trade-off entre le changement de mumax et celui de llum pour la croissance du phytoplancton. Puisque tant mumax que llum, qui est co-limitante avec les nutriments, auront une influence sur la croissance de la population de phytoplancton.

Pour être complet et précis, il faut noter que la concentration maximale en phytoplancton est légèrement plus faible à 1°C qu'elle ne l'est à 10°C. Cela peut être expliqué par le terme de mortalité. Puisque la croissance prend plus de temps, pendant tout ce temps une proportion de la population meurt, et c'est cette mortalité qui empêche la population d'atteindre un pic aussi élevé qu'à 10°C.

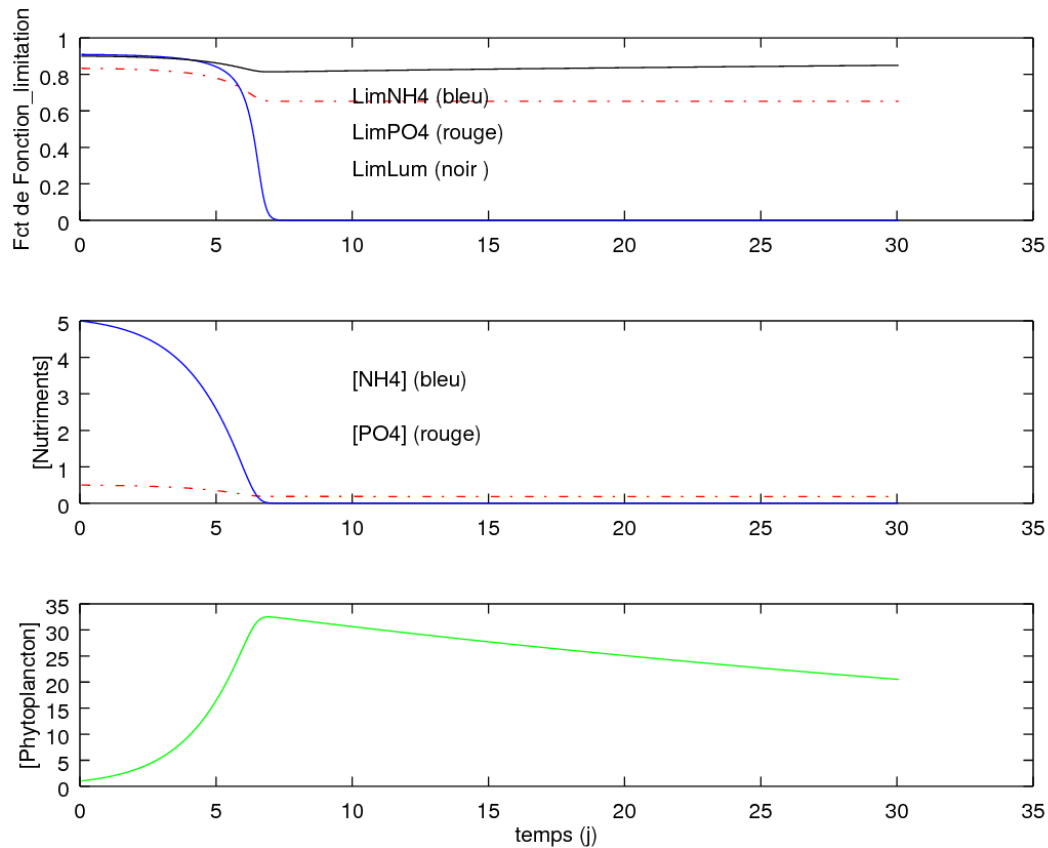


FIGURE 12 – Graphiques obtenus dans le cas d'une eau de température 10°C, pour une fonction bell-shaped

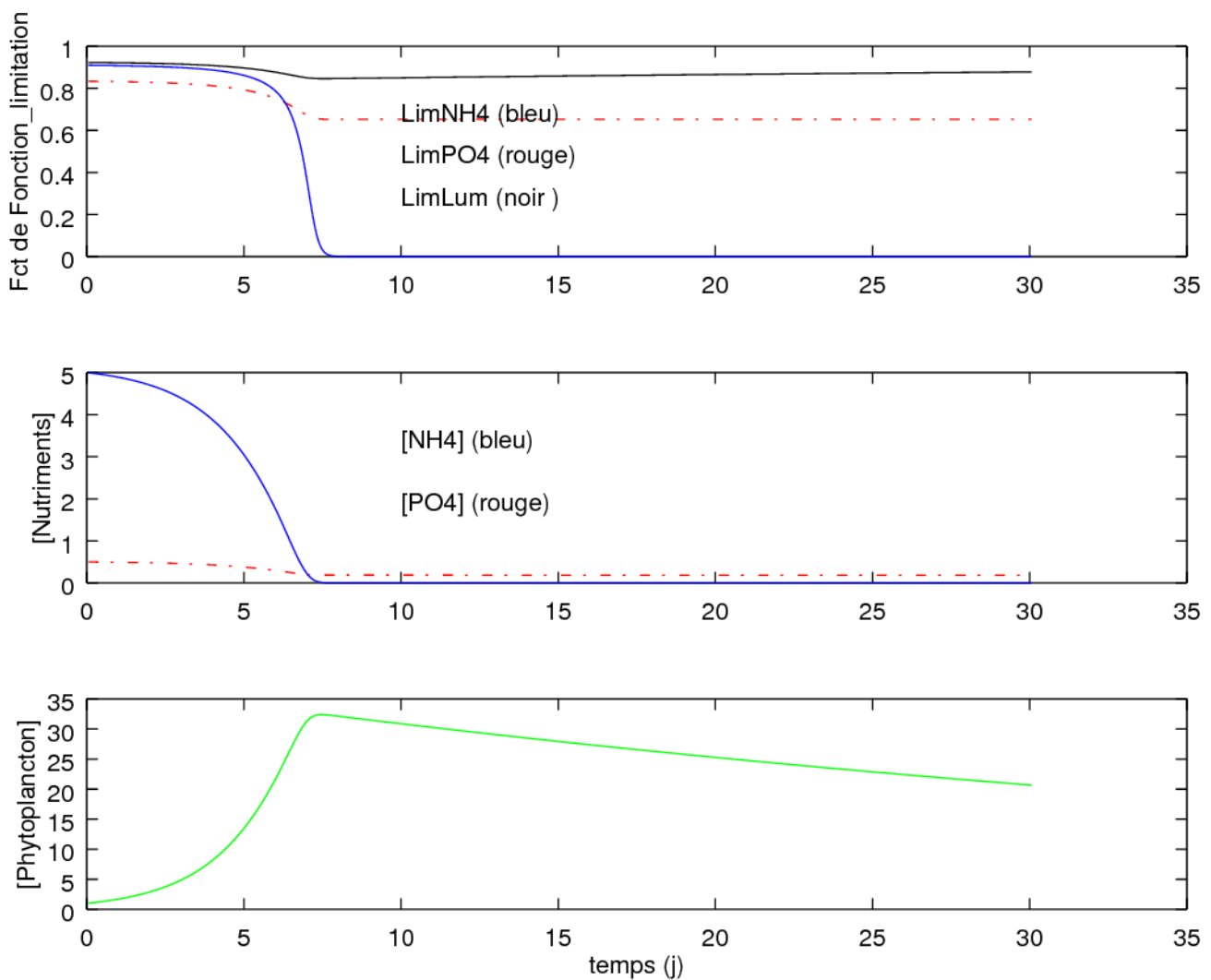


FIGURE 13 – Graphiques obtenus dans le cas d’une eau de température 24°C, pour une fonction bell-shaped

Ici l’écart à la température optimale est approximativement le même (à savoir de 6.3 et 7.7 respectivement). Les valeurs de μ_{max} seront dès lors assez proches, tout comme les valeurs de l_{lum} . Et c’est pourquoi nous pouvons observer des courbes de croissance assez semblables dans les deux cas.

Cette comparaison nous permet de mettre l’accent sur une caractéristique essentielle de la fonction de limitation de type « bell-shaped », qui est que, ce n’est pas la valeur de la température qui joue sur le taux de croissance maximal, mais bien l’écart par rapport à la température optimale. (Cette nuance, mise en évidence ici, sera utile plus tard lorsque nous discuterons l’effet de la fonction de limitation utilisée.)

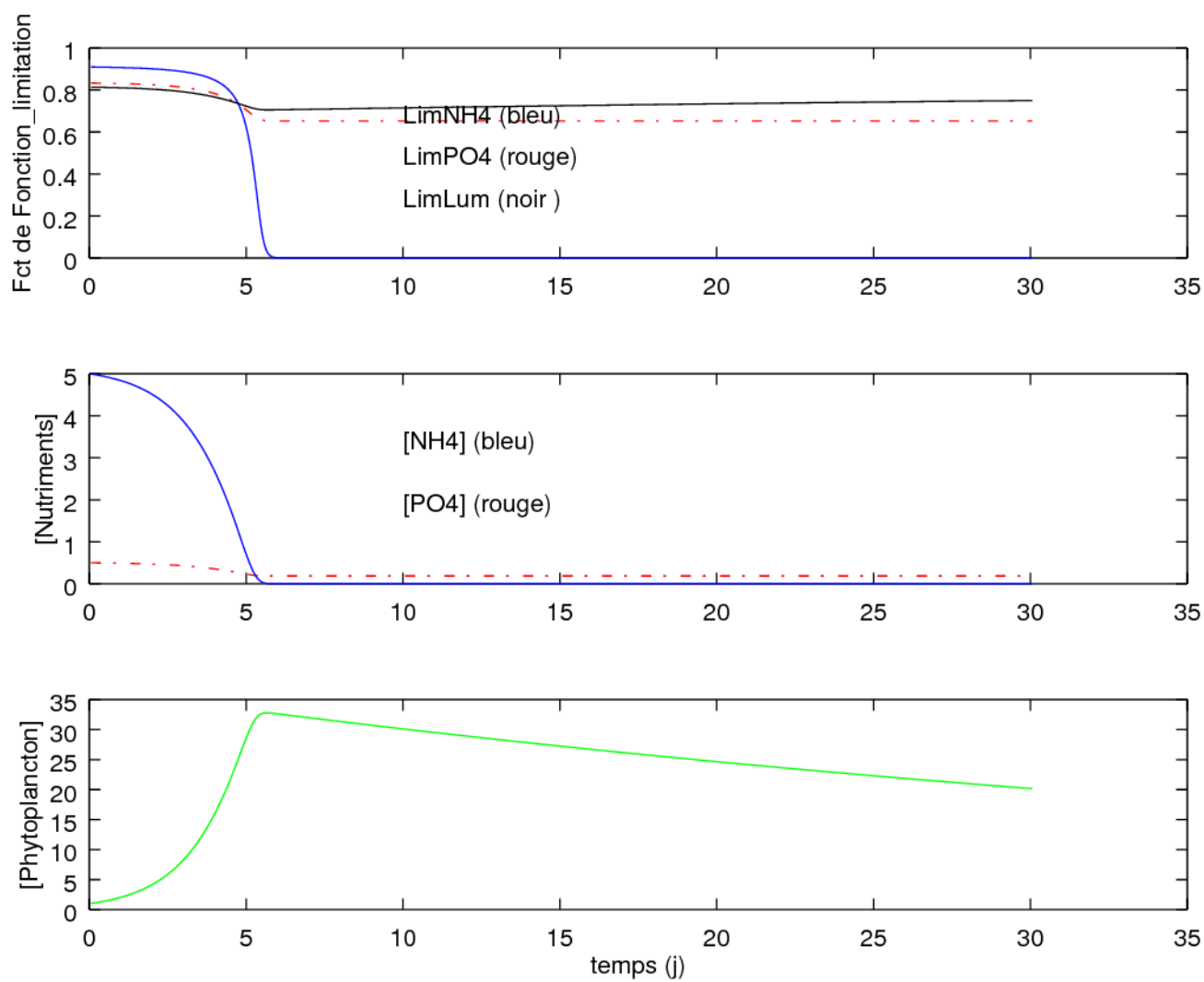


FIGURE 14 – Graphiques obtenus dans le cas d’une eau de température 10°C, pour une fonction Eppley

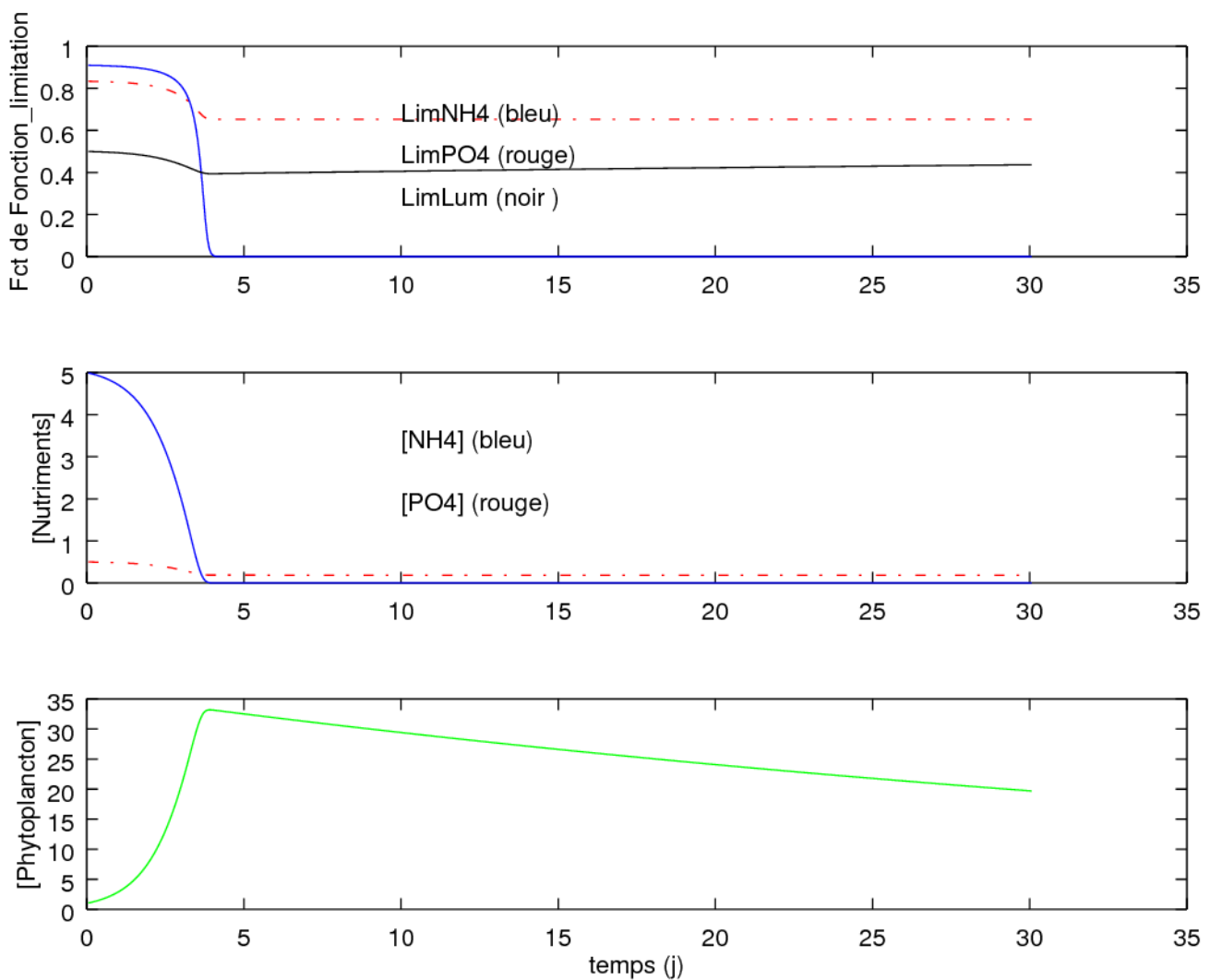


FIGURE 15 – Graphiques obtenus dans le cas d’une eau de température 24°C, pour une fonction Eppley

On observe sur ces figures deux effets majeurs de l’augmentation de température. En effet, lorsque la température augmente, le taux de croissance du phytoplancton est plus élevé et nous pouvons voir sur le dernier graphique de la figure que le pic de concentration est atteint un peu après le jour 5 à 10°C et il est atteint un peu avant le jour 4 à 24°C. Cela est dû à l’augmentation du mumax.

Le deuxième effet que nous pouvons observer, est une augmentation de la limitation par la lumière (diminution de l_{lum}). En effet le l_{lum} varie aux alentours de 0.8 à 10°C et 0.5 à 24°C.

Ici à nouveau, c’est le trade-off entre augmentation du mumax et diminution de l_{lum} par la température, qui sera à l’origine de l’allure des courbes de croissance du phytoplancton.

Nous ne comparerons pas les résultats obtenus pour 1°C - 10°C et 1°C - 24°C, des conclu-

sions identiques en découleraient. A savoir que, lorsque la température augmente, le μ_{\max} augmente, la l_{lum} diminue, mais l'effet principal est une augmentation de la vitesse de croissance de la population.

Lorsque nous utilisons la fonction de limitation de type Eppley, ce n'est plus l'écart à une température optimale qui importe mais bien la valeur de la température. Plus la valeur de la température sera élevée et plus vite la population croîtra.

2 Effet de la température et de la disponibilité en lumière

Nous avons la relation suivante :

$$\mu = \mu_{max}(T) \cdot fn[PAR] \cdot fn_{lim}[nutriments]$$

Avec la fonction de limitation due à la lumière étant décrite par :

$$\left[1 - e^{-\frac{\alpha \cdot PAR_z}{\mu_{max}}}\right]$$

Avec

$$PAR_z = PAR_0 \cdot e^{-k_e \cdot z}$$

Le coefficient d'extinction verticale k_e peut être décrit de deux manières différentes, selon si les eaux sont considérées comme étant claires, ou turbides.

k_e pour des eaux claires :

$$k_e = 0.06 + 0.02 \cdot Chla$$

k_e pour des eaux turbides :

$$k_e = 0.35 + 0.02 \cdot Chla$$

Dans les deux cas, nous avons

$$Chla = PHY \cdot \frac{Chla}{C}$$

Plusieurs simulations seront effectuées avec différentes combinaisons de PAR_0 et de température.

Latitude	PAR_0 ($\mu mole\ quanta\ m^{-2}s^{-1}$)	Température (°C)
Tempéré		
Hiver	7	5
Printemps	23	10
Été	50	18
Polaire	50	1
Tropical	100	24

Pour tous les tests qui suivent, nous avons utilisé la fonction de température de type *belle-shaped*.

2.1 Test 1 : Simulations avec les 5 combinaisons, dans le cas d'une eau claire

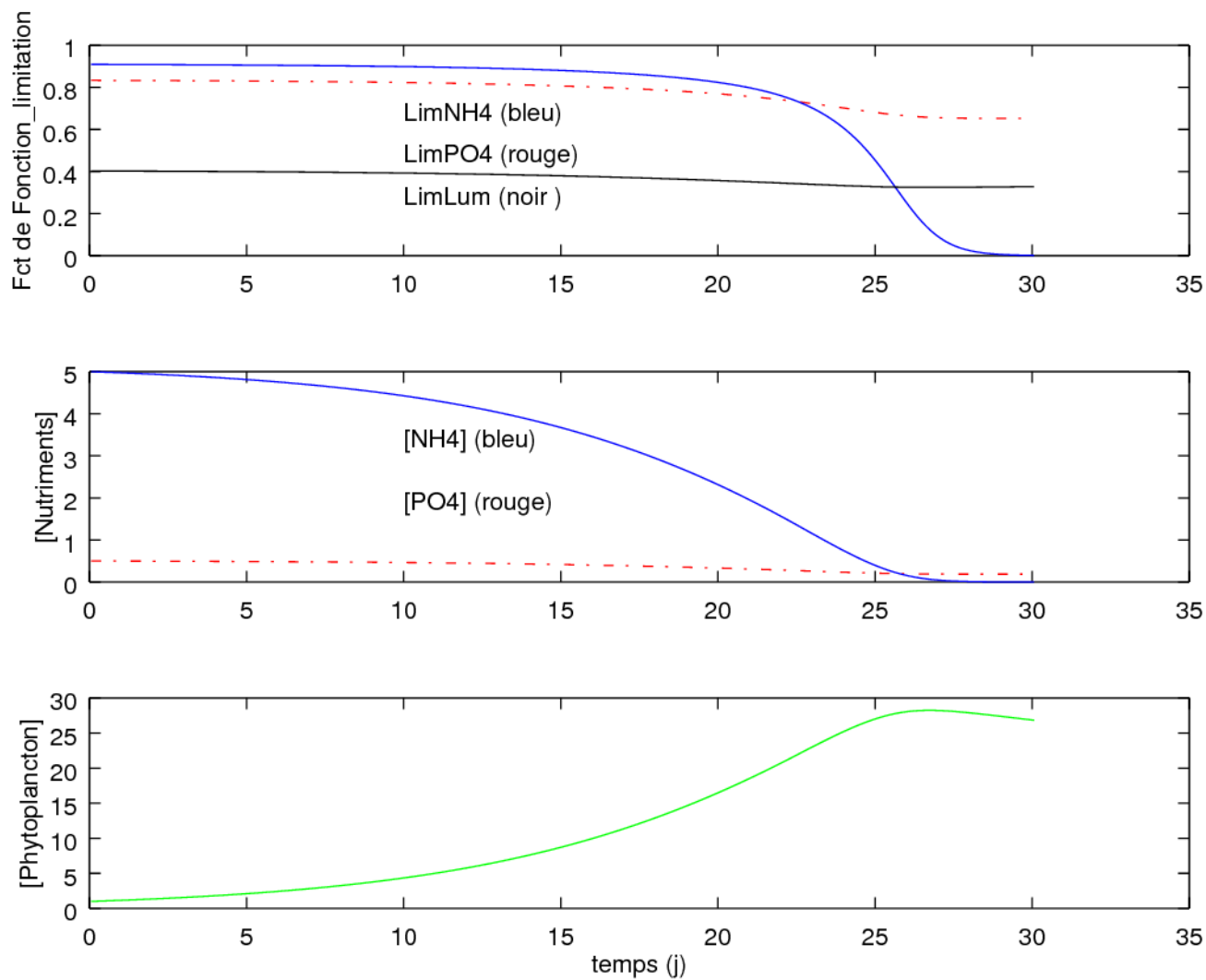


FIGURE 16 – Graphiques obtenus dans le cas d'une eau à 5°C, avec un PAR0 de 7

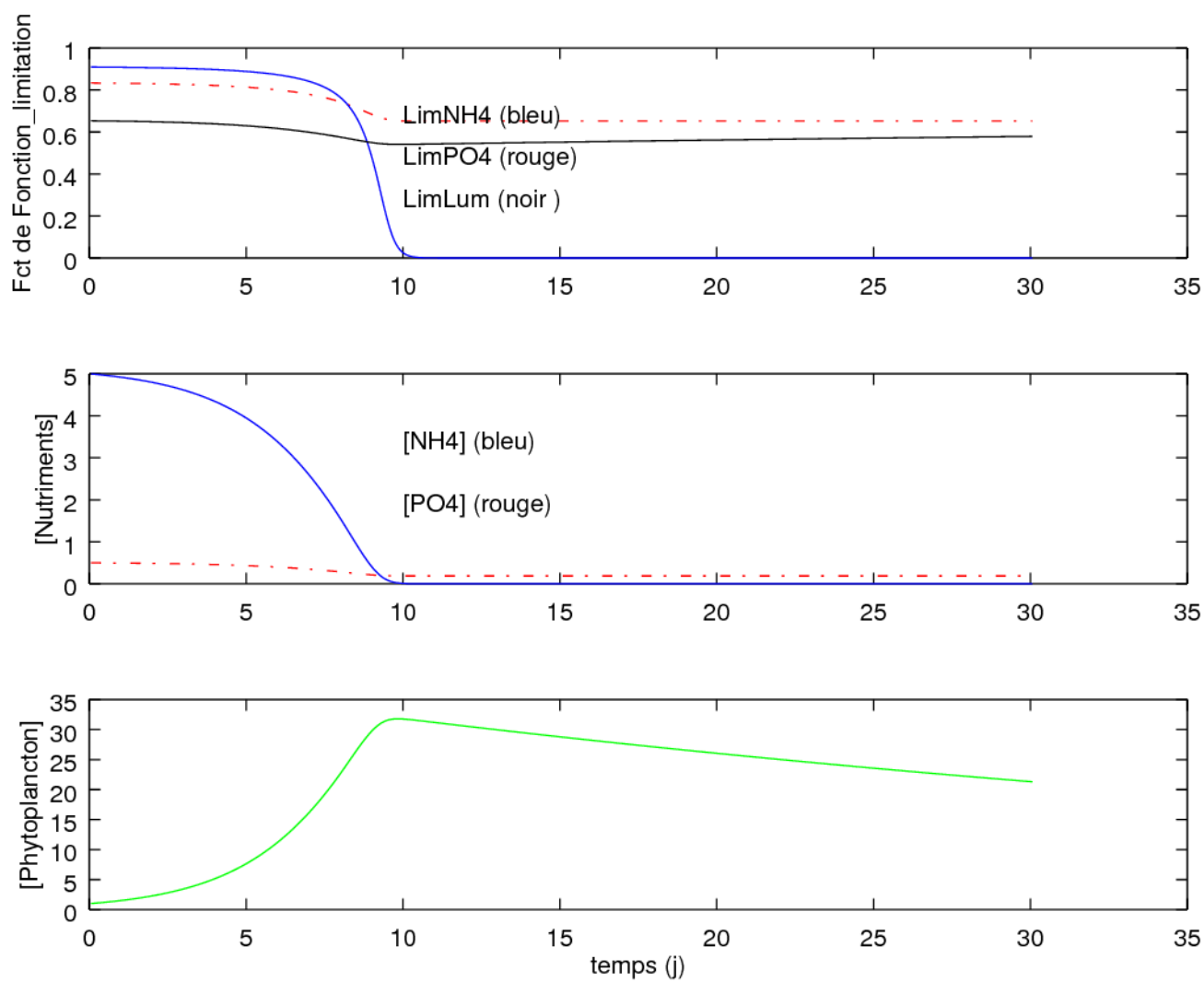


FIGURE 17 – Graphiques obtenus dans le cas d’une eau à 10°C, avec un PAR0 de 23

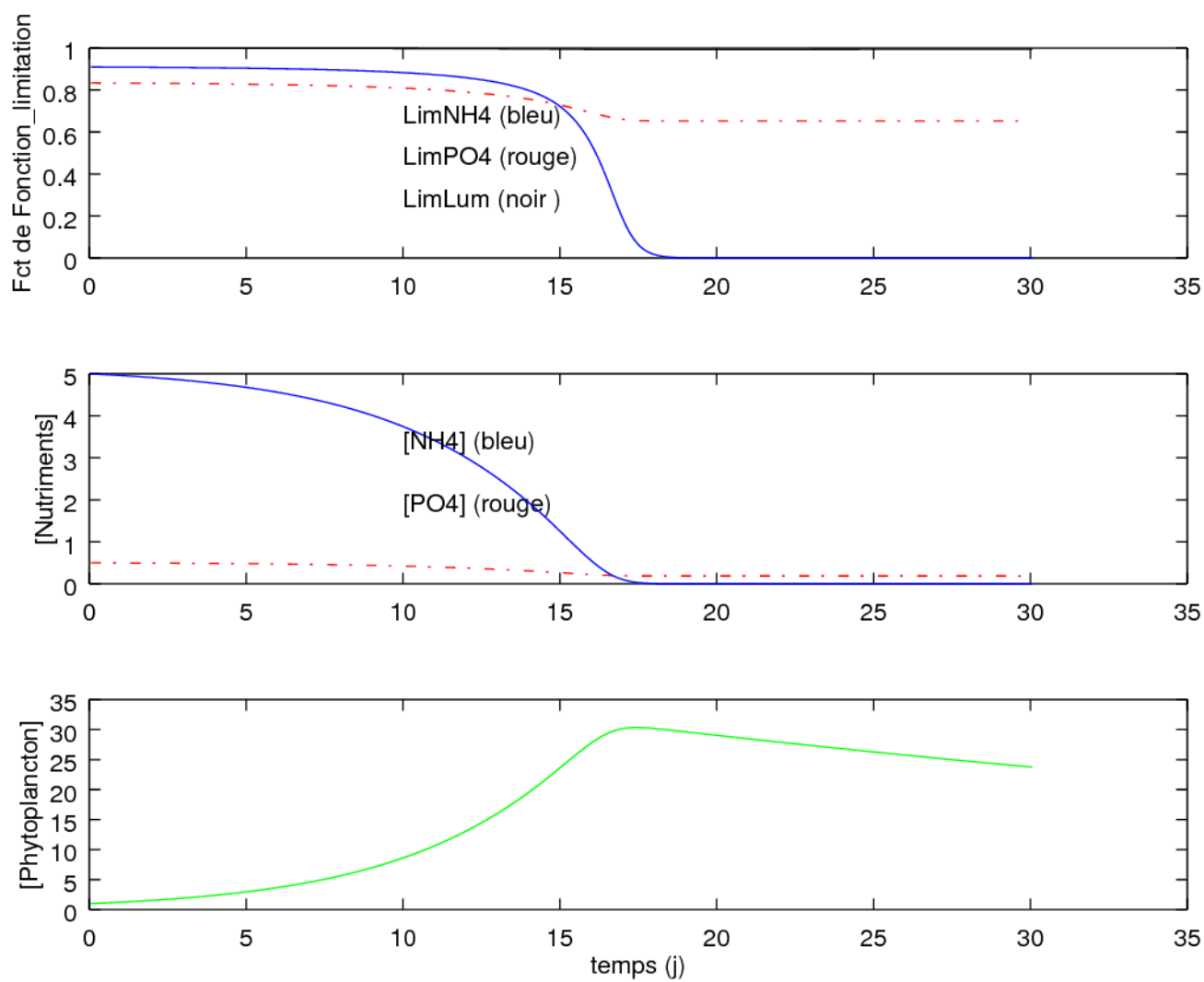


FIGURE 18 – Graphiques obtenus dans le cas d'une eau à 1°C, avec un PAR0 de 50

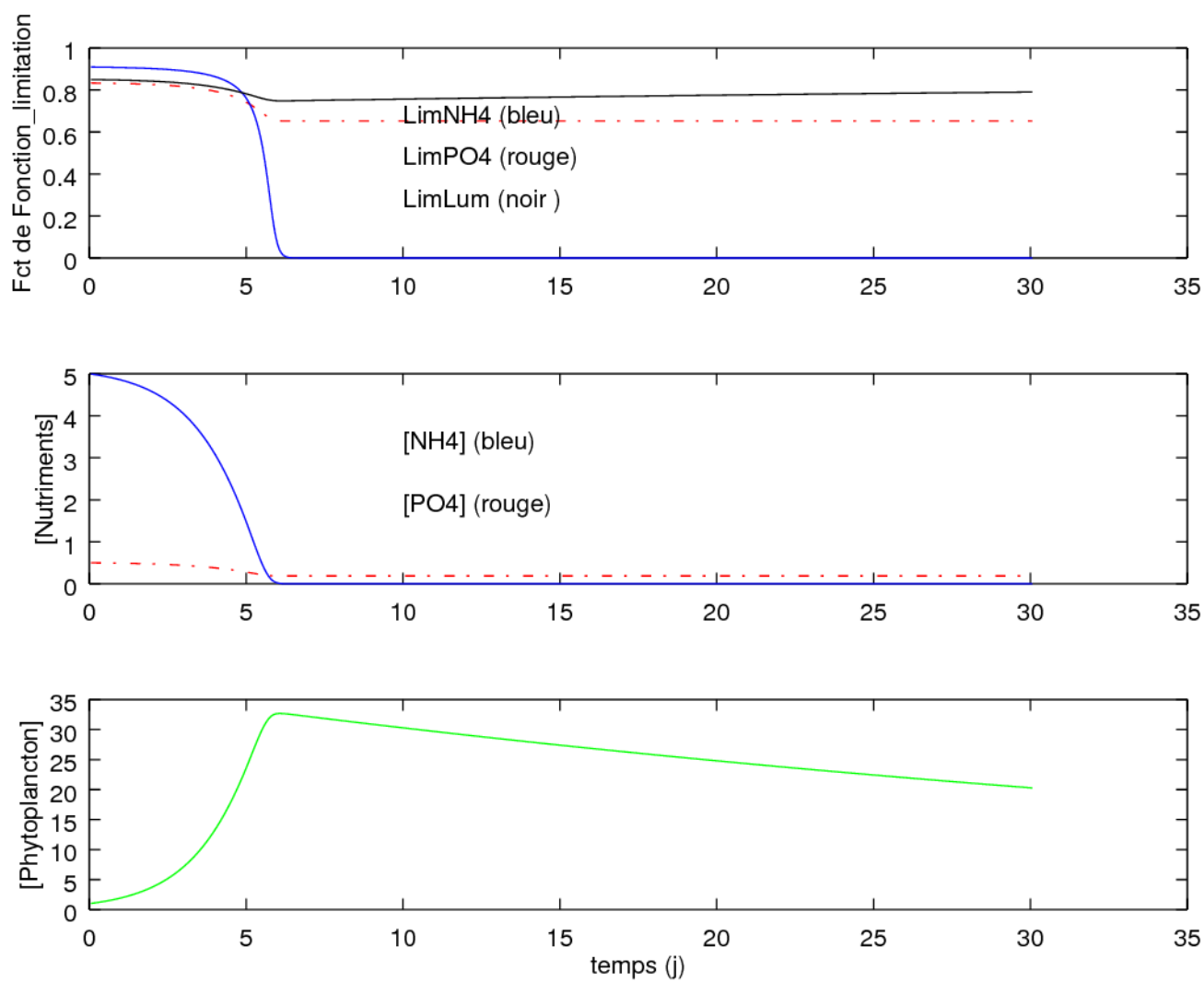


FIGURE 19 – Graphiques obtenus dans le cas d’une eau à 18°C, avec un PAR0 de 50

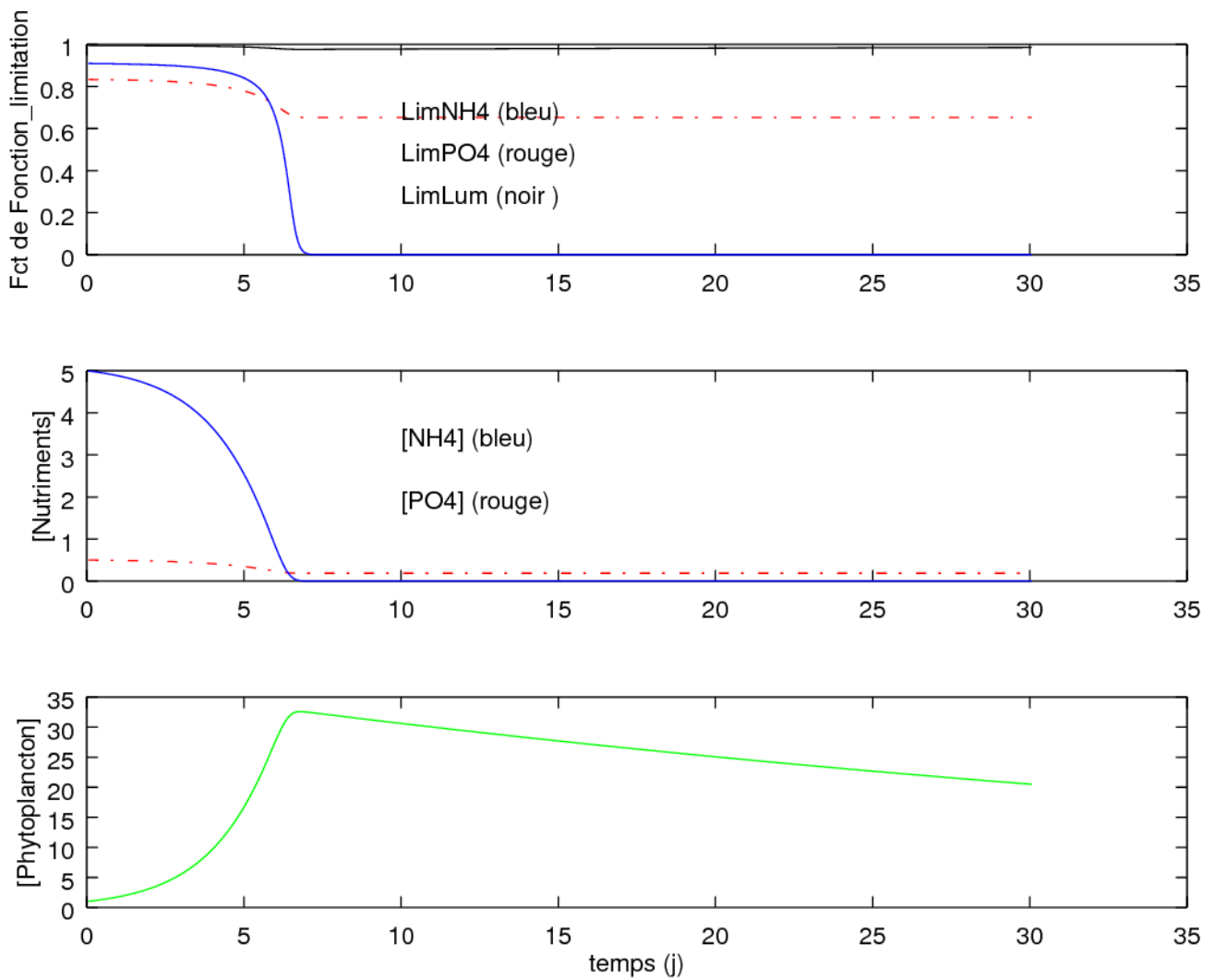


FIGURE 20 – Graphiques obtenus dans le cas d’une eau à 24°C, avec un PAR0 de 100

Comme cela à été démontré plus haut, alors que la valeur de mumax est obtenu en comparant la température considérée à la température optimale pour la fonction de limitation de type bell-shaped selon la relation (2.1), la valeur de mumax dépend directement de la valeur de la température considérée lorsque nous utilisons la fonction de limitation de type Eppley.

Dans la fonction de limitation de type bell-shaped, la valeur de mumax sera similaire aux faibles et hautes températures, alors que dans le cas d’Eppley le mumax est relativement beaucoup plus élevé aux hautes températures qu’elle ne l’est aux faibles températures.

Découle de cette variation de mumax, des variations correspondantes des paramètres suivants : llum, dPHYTO et dNUT, comme nous avons pu l’observer plus haut.

2.2 Test 2 : Simulations de printemps dans le cas d'une eau claire et turbide

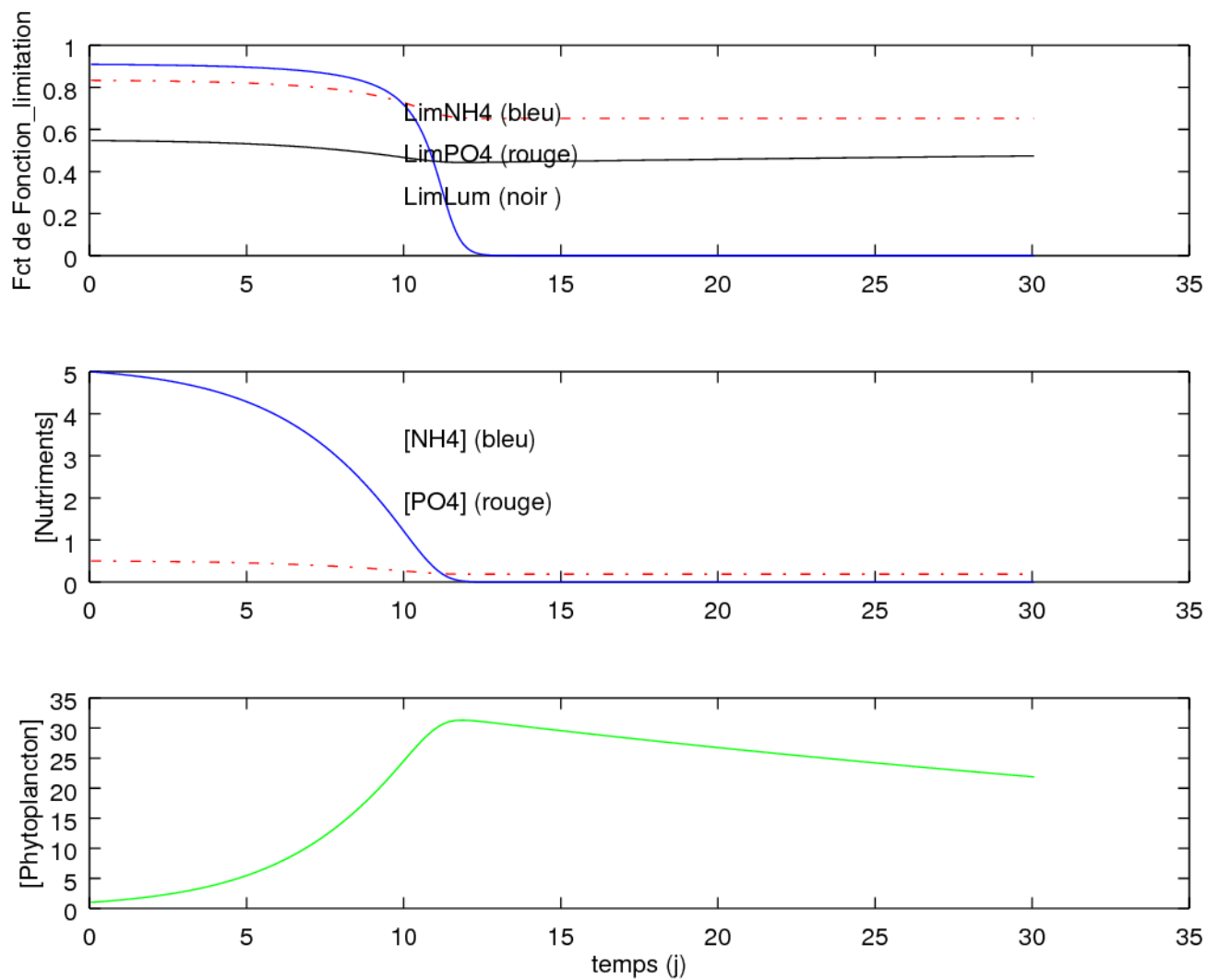


FIGURE 21 – Graphiques obtenus dans le cas d'une eau turbide, au printemps, à des latitudes tempérées

Nous pouvons constater que bien que la valeur maximale du phytoplancton est égale à celle dans le cas d'une eau claire, ce maximum est atteint plus tard (environ 3 jours plus tard). En effet, nous avons ici modifié le coefficient d'extinction verticale de la lumière k_e qui possède désormais une valeur plus grande que dans le cas d'une eau claire. Cette augmentation du coefficient entraîne une diminution du PAR_z , et donc une diminution de la valeur de la fonction de limitation par la lumière (voir les équations et les graphiques). Ainsi, selon l'équation du taux de croissance du phytoplancton

$$\mu = \mu_{max}(T) \cdot fn[PAR] \cdot fn_{lim}[nutriments]$$

nous pouvons constater que celui-ci est inférieur dans le cas d'une eau turbide, par rapport à une eau claire, ce qui explique le décalage du maximum de concentration de la population phytoplanctonique. De plus, puisque la population possède un taux de croissance plus faible, les nutriments sont aussi consommés moins rapidement.

2.3 Test 3 : Effet du self-shading

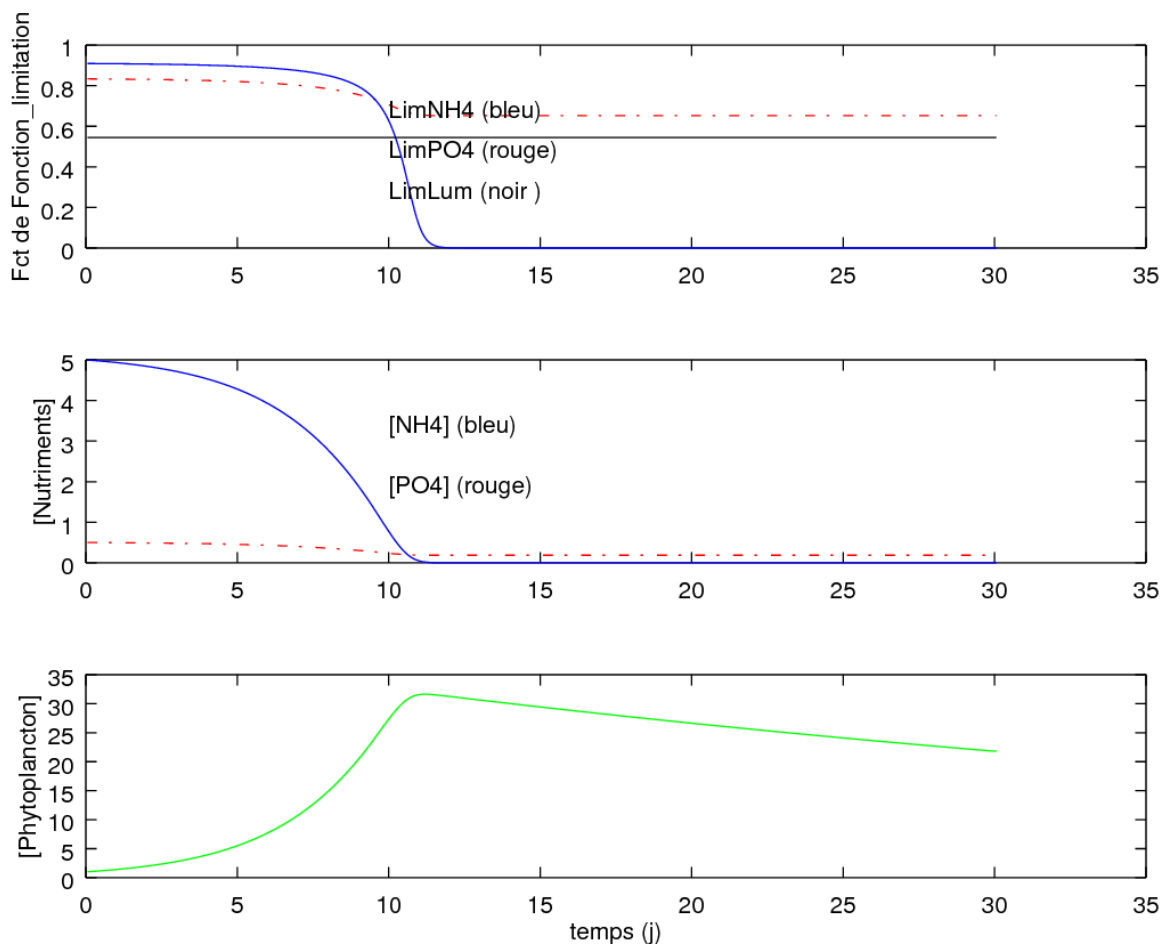


FIGURE 22 – Graphiques obtenus dans le cas d'une eau turbide sans self-shading, au printemps, à des latitudes tempérées

Lors de cette simulation, nous avons supprimé la composante proportionnelle à *Chla* dans l'expression du coefficient verticale de la lumière. Ainsi, la fonction de limitation devient une fonction constante, car le PAR_z l'est aussi (voir le premier graphe de la figure 10). Les fonctions de limitation par la lumière sont donc dans un premier temps très semblables, dans le cas d'une eau turbide avec et sans self-shading, mais cette fonction finit par décroître dans le cas de l'eau avec self-shading, et devient donc inférieure à la fonction de limitation dans le cas sans self-shading. Ainsi, la population phytoplanctonique croît plus rapidement si il n'y a pas de self-shading (car le taux de croissance est constant et supérieur au cas avec self-shading), et donc les nutriments sont consommés plus rapidement.

Conclusion

Selon la fonction de limitation choisie, l'effet d'une augmentation de la température sur la croissance du phytoplancton sera tout à fait différent. En effet, dans le cas d'une fonction de limitation de type « bell-shaped », la valeur du μ_{max} sera la même aux basses et aux hautes températures, de part et d'autre de la température optimale. Et dans le cas d'une fonction de limitation de type « Eppley » la valeur de μ_{max} sera toujours plus élevée aux hautes températures. L'effet d'une augmentation du μ_{max} sera d'augmenter la vitesse de croissance du phytoplancton, et donc d'accélérer la consommation des nutriments, mais aussi d'augmenter la limitation par la lumière, responsable du trade-off sur la vitesse de croissance.

TP3 : Compétition Diatomées (DA) et
Nanoflagellés (NF) en fonction de la
disponibilité en nutriments (NH_4 , PO_4 ,
 SiO), de la lumière et de la mortalité.

21 NOVEMBRE 2016

Introduction

L'objectif de ces travaux pratiques est d'étudier la croissance de deux espèces différentes de phytoplancton (Nanoflagellés et Diatomées) qui sont en compétitions pour deux ressources (NH_4 et PO_4). En plus de ces deux nutriments, les Diatomées ont aussi besoin de SiO pour leur croissance et leur maintien.

Le TP consistera donc à simuler une première croissance phytoplanctonique (référence), dont on fera varier certains paramètres un par un ensuite, afin de pouvoir comparer les résultats à la référence.

Les variables d'état utilisées sont le PO_4 , le NH_4 , le SiO , la concentration de Diatomées et la concentration de Nanoflagellés.

Les équations d'état sont donc :

$$\frac{dDA}{dt} = \mu_{max,DA} \cdot \lim_{Nut,DA} \cdot \lim_{Lum,DA} \cdot DA - mm_{DA} \cdot DA \text{ (en } C)$$

$$\frac{dNF}{dt} = \mu_{max,NF} \cdot \lim_{Nut,NF} \cdot \lim_{Lum,NF} \cdot NF - mm_{NF} \cdot NF \text{ (en } C)$$

$$\frac{dPO_4}{dt} = -(\mu_{max,DA} \cdot \lim_{Nut,DA} \cdot \lim_{Lum,DA} \cdot DA + \mu_{max,NF} \cdot \lim_{Nut,NF} \cdot \lim_{Lum,NF} \cdot NF) \cdot PC \text{ (en } P)$$

$$\frac{dNH_4}{dt} = -(\mu_{max,DA} \cdot \lim_{Nut,DA} \cdot \lim_{Lum,DA} \cdot DA + \mu_{max,NF} \cdot \lim_{Nut,NF} \cdot \lim_{Lum,NF} \cdot NF) \cdot NC \text{ (en } N)$$

$$\frac{dSiO_4}{dt} = -\mu_{max,DA} \cdot \lim_{Nut,DA} \cdot \lim_{Lum,DA} \cdot DA \cdot SiC \text{ (en } Si)$$

Les constantes utilisées sont basées sur le rapport de Redfield :

$$P : C = 1/106$$

$$N : C = 16/106$$

$$Si : C = 16/106$$

1 Simulation de référence

Les conditions initiales et les paramètres initiaux utilisés pour cette simulation sont les suivants :

Paramètres	DA	NF
knh	0.8	0.5
kpo	0.3	0.1
ksi	0.8	
μ_{max0}	1	1.5
α	0.06	0.03
mm	0.1	0.15

Variables	Référence
PO_4	0.5
NH_4	5
SiO	5
DA	1
NF	1

Les résultats graphiques se trouvent ci-dessous :

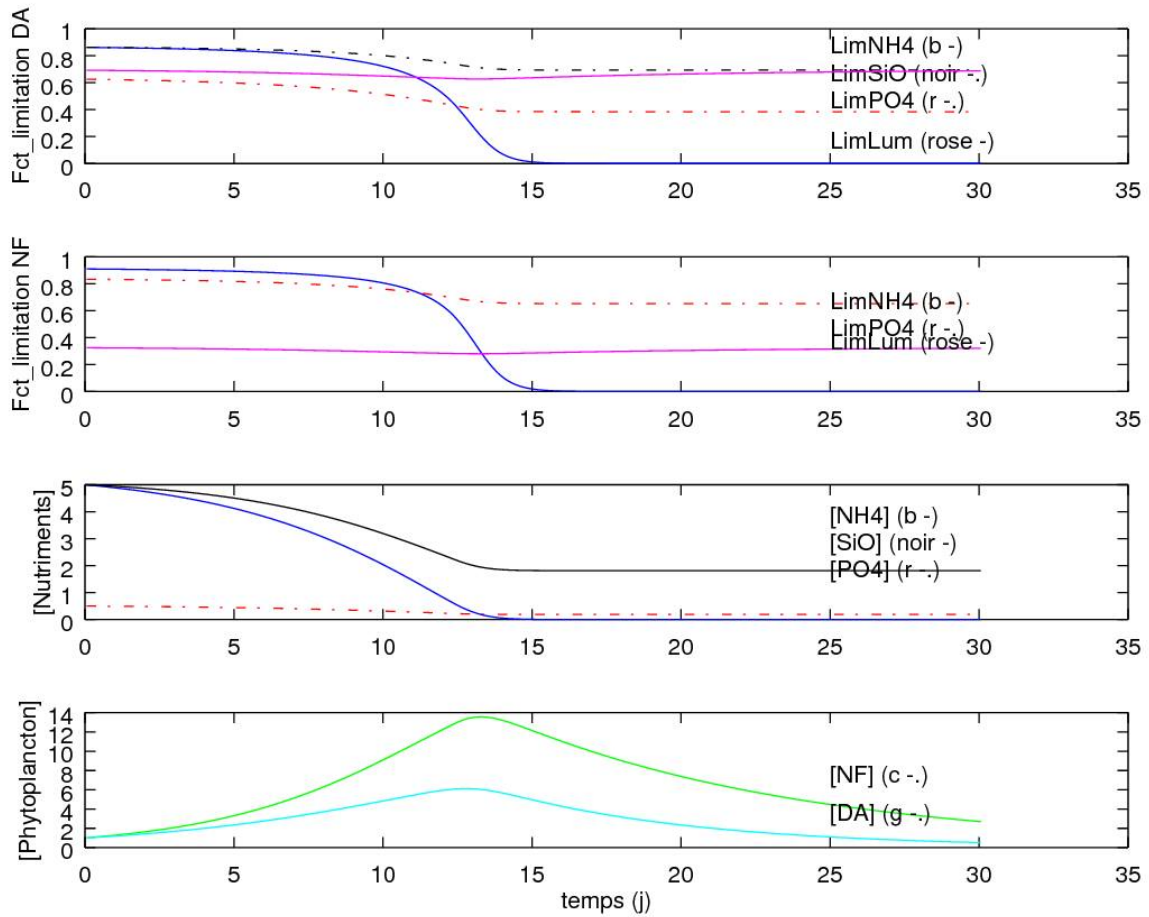


FIGURE 23 – Graphiques obtenus pour la simulation de référence

Lors de celle simulation de référence, nous pourrions penser que la concentration maximale de NF devrait être supérieure à celle de DA, car nous avons fait comme hypothèses que $\mu_{max,NF} > \mu_{max,DA}$, et que les NF ont une plus grande affinité pour les nutriments que DA. Ainsi, de part la valeur plus faible des constantes de demi saturation pour l’N et le P pour les organismes NF, $\lim_{Nut,NF}(NH_4, PO_4) > \lim_{Nut,DA}(NH_4, PO_4)$, car les concentrations en nutriments sont les mêmes pour les deux espèces.

Cependant, nous pouvons constater sur le graphique 4 que la concentration maximale de DA est plus grande que celle de NF. En effet, la croissance des deux espèces dépendent aussi d’autres paramètres, tels que la lumière et la mortalité. La dépendance en la lumière est plus importante pour les NF que pour les DA : le rapport $\frac{\alpha}{\mu_{max}}$ pour les NF est de 0.03, tandis qu’il est de 0.06 pour les DA, ce que nous pouvons observer sur les graphiques des fonctions de limitation (la limitation par la lumière est beaucoup plus importante pour les NF que pour les DA). De plus, le taux de mortalité est plus important pour les NF que pour les DA. Ces deux facteurs expliquent donc que la concentration maximale en DA est de 14, et est de 6 pour les NF.

De 0 à 13 jours, les deux espèces ont une évolution positive (croissance de la population), puis une évolution négative après ces 13 jours. En effet, bien que la concentration initiale en PO_4 soit inférieure à celle du NH_4 (0.5 contre 5), le phytoplancton consomme 16 fois plus de NH_4 que de PO_4 à chaque pas de temps (du aux rapports de Redfield). C’est pourquoi, la concentration en NH_4 devient nulle avant celle du PO_4 . A partir du moment où la concentration en PO_4 devient nulle (13 jours), les populations de phytoplancton décroissent car le terme $\lim_{Nut}=0$ et donc, l’évolution des deux populations n’est plus due qu’à la mortalité (car le terme croissance tombe dans les équations). Pour ce qui est de la silice, le rapport stoechiométrique $Si : C$ est égal à $NH_4 : C$. Cependant, seuls les DA consomment du SiO , ce qui fait que la diminution de la concentration en silice est moins importante que celle du PO_4 , et donc que la silice n’est jamais le nutriments limitant pour les DA.

Au niveau des fonctions de limitation, on constate que les DA sont toujours limités par les nutriments. En effet, les constantes de demi-saturation des DA pour les deux nutriments sont supérieures à celles des NF, ce qui fait que les DA sont moins compétitifs que les NF. Pour les deux espèces, il y aura d’abord une limitation par le PO_4 , puis par le NH_4 . Cependant, le shift des limitations ne se fait pas au même moment : il a lieu plus tôt pour les NF (11 jours) que pour les DA (13 jours). Ceci s’explique par les rapports des constantes de demi-saturation : les besoins relatifs en ces deux nutriments pour les deux espèces sont différents (les NF ont proportionnellement besoin de plus de PO_4 que de NH_4 , que les DA). En effet, $\frac{k_{po}}{k_{nh}}(DA) = 0.375$, tandis que $\frac{k_{po}}{k_{nh}}(NF) = 0.2$.

2 Analyses de sensibilité

2.1 Changements de paramètres et de conditions initiales

Variables	Test 1	Test 2
PO_4	1	0.5
NH_4	10	5
SiO	5	5
DA	1	1
NF	1	2

Paramètres	Test 3		Test 4		Test 5	
	DA	NF	DA	NF	DA	NF
knh	0.8	0.5	0.8	0.5	0.8	0.5
kpo	0.3	0.1	0.3	0.1	0.3	0.1
ksi	0.8		0.8		0.8	
μ_{max0}	1	1.5	1.5	1.5	1	1.5
α	0.06	0.06	0.03	0.03	0.06	0.03
mm	0.1	0.15	0.15	0.15	0.2	0.15

2.2 Test de sensibilité n°1 : Eutrophisation

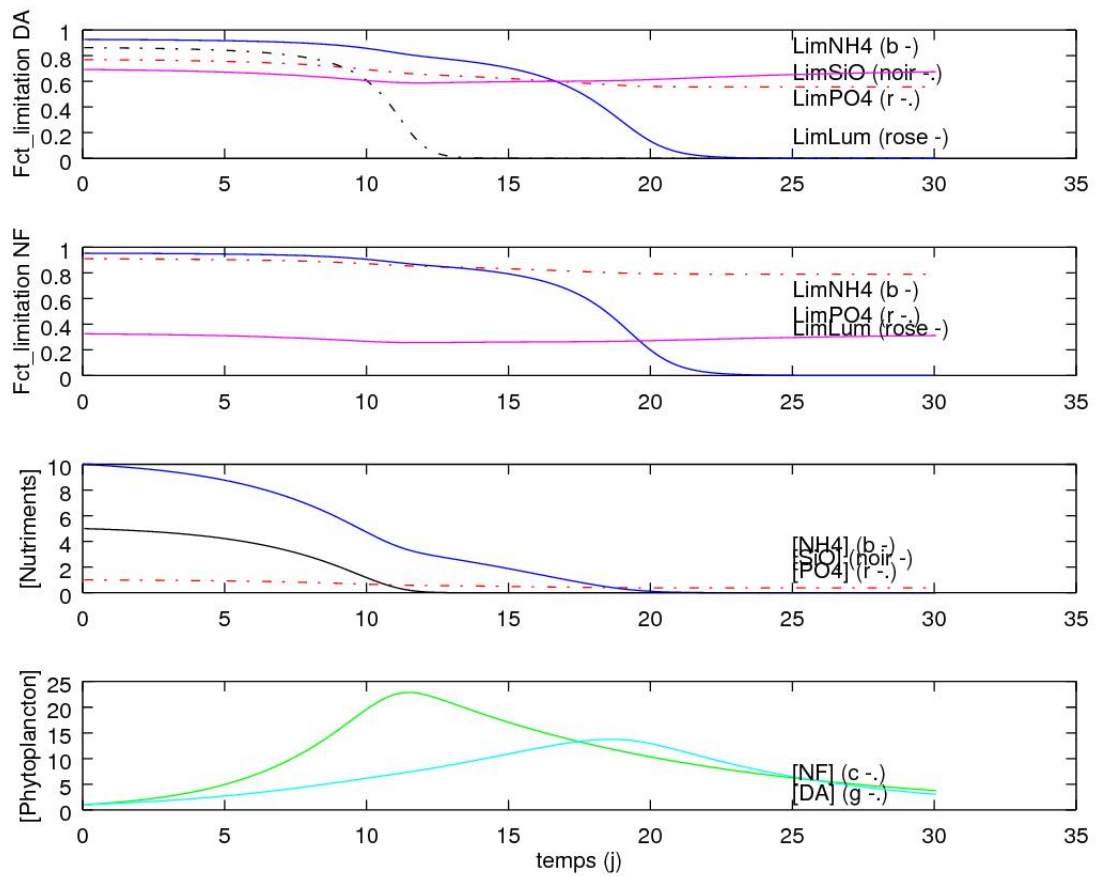


FIGURE 24 – Graphiques obtenus pour la simulation d'eutrophisation

Lors de ce premier test, nous pouvons constater que les maximums des concentrations des deux espèces phytoplanctoniques ne sont plus atteints en même temps (plus tôt pour les DA que pour les NF), et que ces concentrations sont plus importantes que pendant la simulation de référence. Cette augmentation des concentrations maximales s'explique par le fait qu'on a doublé les concentrations initiales de NH_4 et PO_4 .

Pour ce qui est des fonctions de limitation, pour les deux espèces, nous pouvons observer une augmentation de la valeur des fonctions de limitation. Pour les DA, cette augmentation fait que PO_4 reste le réactif limitant au début, mais le shift de nutriment limitant (après 10 jours) se fait entre le PO_4 et le SiO , et non plus entre le PO_4 et le NH_4 . Ainsi, bien que la diminution du NH_4 est plus rapide que la diminution du SiO , le SiO atteint une valeur nulle avant le NH_4 . Ainsi, lorsque $[SiO]=0$, la concentration en DA décroît (seul le terme mortalité joue dans l'équation, car $lim_{Nut}=0$ pour DA). Ainsi, lorsque la concentration en SiO est nulle, la consommation des nutriments n'est plus due qu'aux NF. C'est pourquoi, la diminution du PO_4 et du NH_4 est moins rapide lorsque seuls les NF consomment ces nutriments.

2.3 Test de sensibilité n°2 : Phyto. été

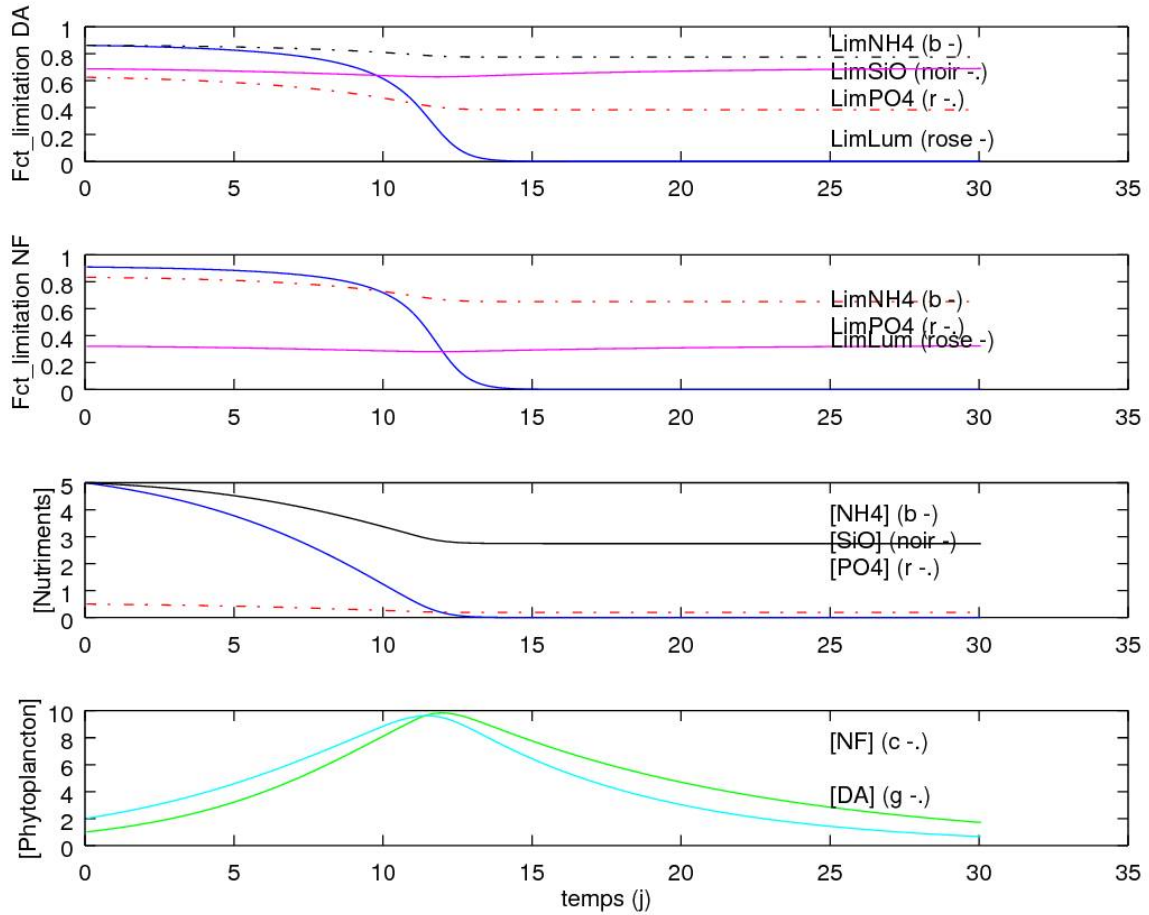


FIGURE 25 – Output, solution des équations d'état pour les nutriments, la lumière, leurs fonctions de limitation et l'évolution de la population de 2 espèces de Phytoplancton (diatomées et nanoflagellés) au cours du temps en résultant, pour le test de sensibilité 2 consistant à multiplier par 2 la [NF] initiale à 2 mmolC/m³

Dans le test de sensibilité n°3 on fait tourner le programme en changeant la valeur initiale d'une variable d'état, la concentration en biomasse des nanoflagellés [NF] dont on multiplie la concentration initiale par 2, donc [NF]=2mmolC/m³.

Les pics de biomasses des deux espèces arrivent plus ou moins au même moment à plus ou moins 12 jours un peu plus tôt que dans la simulation de référence. Comme dans la référence, la somme des concentrations [NF] et [DA] s'élève à toujours à plus ou moins 20mmolC/m³ car la disponibilité en nutriments et les rapports de 2 espèces à la lumière restent inchangés. Néanmoins dans ce cas-ci, la biomasse maximale atteinte est plus ou moins la même pour les 2 espèces (DA et NF) et s'élèvera à 10 mmolC/m³. De plus, si on compare indépendamment les courbes de biomasse des NF pour cette simulation avec la simulation de référence, et qu'on fait de même pour les diatomées, on constate que les tendances pour les courbes de biomasse obtenues pour le 2ème test de sensibilité sont opposées pour les 2 espèces phytoplanctoniques.

En effet, le fait de multiplier par 2 la concentration initiale en NF permet de soutenir une croissance plus élevée pour cette espèce et ce car la concentration $[NF]$ intervient dans l'équation d'état qui donne l'évolution de la population de nanoflagellés au cours du temps. Dès lors en augmentant de la sorte la concentration initiale $[NF]$, on modifie directement le terme de croissance de l'équation et on aura un taux de croissance plus rapide par pas de temps. Cela permettra d'atteindre un pic de biomasse maximale plus important (10 mmolC/m³ contre 6 mmolC/m³ dans la référence). Dans un même temps ces nouveaux organismes NF consomment une partie des nutriments initialement disponibles pour l'autre espèce car ils sont plus efficaces dans l'assimilation des nutriments essentiels que les diatomées. Cela se reflète à travers les valeurs plus faibles des constantes de demi-saturation pour l'azote et le phosphore pour les nanoflagellés ($k_{nh}=0,5$ contre $k_{nh}=0,8$ pour les DA ; $k_{po}=0,2$ contre $k_{po}=0,3$ pour les DA).

Les diatomées ayant moins de nutriments pour croître, leur biomasse maximale atteinte sera plus faible que dans le cas de référence. On arrive à une $[DA]=10\text{mmolC/m}^3$ contre $[DA]=14\text{mmolC/m}^3$ dans le cas de référence.

De plus, le phosphate et l'ammonium étant consommés par plus d'organismes dès le départ, on constate aussi dans le graphe donnant l'évolution de la concentration en nutriments au cours du temps, que les courbes de ces 2 nutriments décroissent un peu plus vite. La silice, au contraire, sera consommée à une plus faible vitesse car le taux de croissance des diatomées a été réduit dans cette simulation et se retrouvera à une concentration constante plus élevée ($[SiO]=3\text{mmolSi/m}^3$ contre $[SiO]=2\text{mmolSi/m}^3$ dans le cas de référence) quand la croissance du phytoplancton s'arrête.

Les shifts de limitation entre PO_4 et NH_4 pour les DA et entre la lumière et NH_4 pour les NF auront lieu un peu plus tôt dans la simulation.

Enfin, les concentrations $[NF]$ et $[DA]$ interviennent dans le terme de mortalité de la fonction d'état donnant l'évolution au cours du temps de la population des nanoflagellés et des diatomées. Or comme on atteint la même biomasse maximale au moment du pic, La différence entre les 2 courbes d'évolution de la population de ces 2 espèces à partir de ce moment-là est uniquement déterminée par les taux de mortalité différents. Ainsi la décroissance légèrement plus rapide pour les NF est due à un taux de mortalité plus élevé pour cette espèce ($0,15j^{-1}$ contre $0,1j^{-1}$ pour les DA). Cela nous permet d'étudier l'influence des taux de mortalité différents, ce que la simulation de référence ne permettait pas car la différence des taux de mortalité était compensée par la biomasse plus importante de diatomées au moment du pic.

2.4 Test de sensibilité n°3 : Adaptation à la lumière

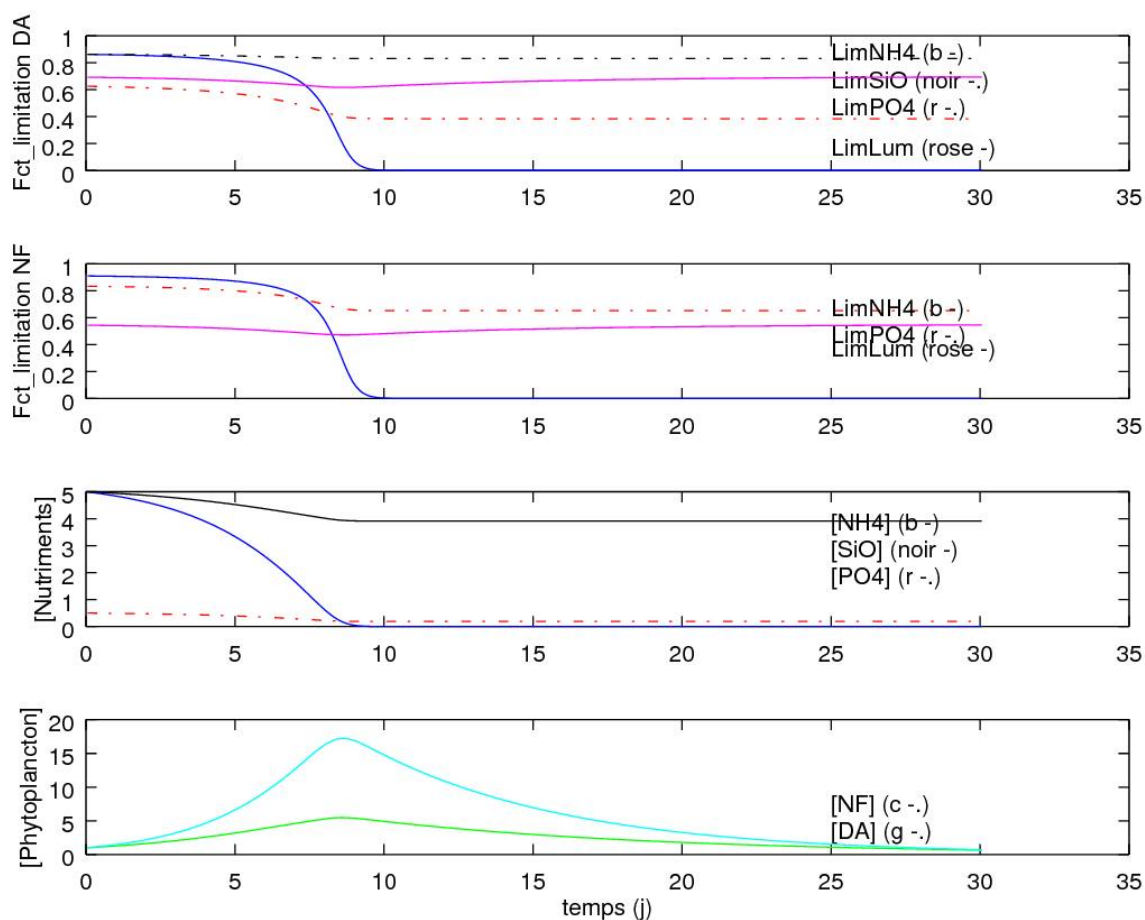


FIGURE 26 – Output, solution des équations d'état pour les nutriments, la lumière, leurs fonctions de limitation et l'évolution de la population de 2 espèces de Phytoplancton (diatomées et nanoflagellés) au cours du temps en résultant, pour le test de sensibilité 3 consistant à égaliser les coefficients ? d'adaptation à la lumière à 0,06 j⁻¹

Dans le test de sensibilité n°4 on fait tourner le programme en égalisant le paramètre ? d'adaptation à la lumière pour les deux espèces ce qui aura une influence sur leur croissance et leurs rapports de compétition.

L'analyse du graphe donnant l'évolution de la biomasse phytoplanctonique au cours du temps nous permet de constater que d'une part, les deux pics de biomasse maximale (pour les DA et pour les NF) surviennent beaucoup plus tôt que dans la simulation de référence (au alentours de 8 jours contre 13 pour la réf.) et que d'autre part, le rapport de dominance entre les 2 espèces est inversé dans ce cas-ci. En effet la biomasse des NF atteint un pic à 17mmolC/m³ nettement supérieur au pic de la simulation de référence de 6mmolC/m³ alors que la biomasse en diatomées atteindra elle une valeur maximum de 6 mmolC/m³ nettement inférieure à ce qu'on obtenait précédemment pour la référence (14 mmolC/m³). La somme des biomasses maximales des 2 espèces reste elle plus ou moins inchangée. Le coefficient d'adaptation à la lumière intervient dans l'exponentielle négative de la fonction donnant le coefficient de limitation par la lumière l_{lum} pour les

nanoflagellés reprise dans la figure 12 ci-dessus. Même si le coefficient de tolérance à la lumière ? est le même pour les 2 espèces, les valeurs de taux de croissance maximale μ_{max} diffèrent pour les 2 espèces. Or c'est le ratio μ_{max} qu'on retrouve dans l'exponentielle négative de la fonction du coefficient de limitation par la lumière $llum$. Pour les nanoflagellés on aura un rapport $\mu_{max} = 0,04$ alors que le même ratio donnera $\mu_{max} = 0,06$ pour les diatomées. Dès lors le coefficient de limitation $llum$ des diatomées ($llum_{DA} =$ plus ou moins 0,7) restera supérieur au coefficient de limitation pour les nanoflagellés ($llum_{NA} = 0,55$). Et la croissance des nanoflagellés restera donc plus limitée par la lumière que celle des diatomées. Néanmoins pour les rapports de compétition les nanoflagellés dominent et auront une croissance plus importante que celle des diatomées.

En effet en augmentant le numérateur du ratio de l'exponentielle négative (qui passe de 0,03 à 0,06j-1), on réduit le 2ème terme de la fonction de limitation. Comme on a une soustraction (1-exponentielle négative), la valeur du coefficient $llum$ pour les NF sera plus importante que dans le cas de référence (plus ou moins 0,55 contre plus ou moins 0,35 pour la réf.). Or ce coefficient intervient comme facteur multiplicatif dans le premier terme de croissance de l'équation d'état de l'évolution de la biomasse phytoplanctonique au cours du temps. Si la valeur du coefficient augmente, le frein à la croissance causé par la lumière est réduit et on observera un taux de croissance supérieur (premier terme de l'équation d'état du phytoplancton NF). Ceci couplé au fait que les NF ont un taux de croissance maximale μ_{max} supérieur (μ_{max} des NF=1,5j-1 alors que μ_{max} des DA=1j-1) et une plus grande affinité pour les nutriments, explique pourquoi les nanoflagellés peuvent atteindre un palier de biomasse plus important que les diatomées.

Un taux de croissance de la biomasse plus élevée implique que la vitesse de consommation des nutriments (phosphate, ammonium) soit elle aussi plus élevée. Le stock de nutriments sera donc totalement consommé plus rapidement, aux alentours de 8 jours au lieu de 13 dans le cas de référence et parallèlement le pic de biomasse pour les 2 espèces sera atteint aussi plus rapidement. Comme les nanoflagellés croissent plus vite, Il y a aussi moins de nutriments disponibles pour les diatomées qui verront leur croissance ralentir et consommeront l'acide silicique SiO moins vite. C'est pourquoi la courbe de [SiO] décroît elle au contraire plus lentement et qu'on arrive à une valeur constante supérieure (de 4mmolSi/m³ contre plus ou moins 2mmolSi/m³ dans le cas de référence) quand la croissance s'arrête faute d'N dans l'environnement.

2.5 Test de sensibilité n°4 : Affinité pour les nutriments

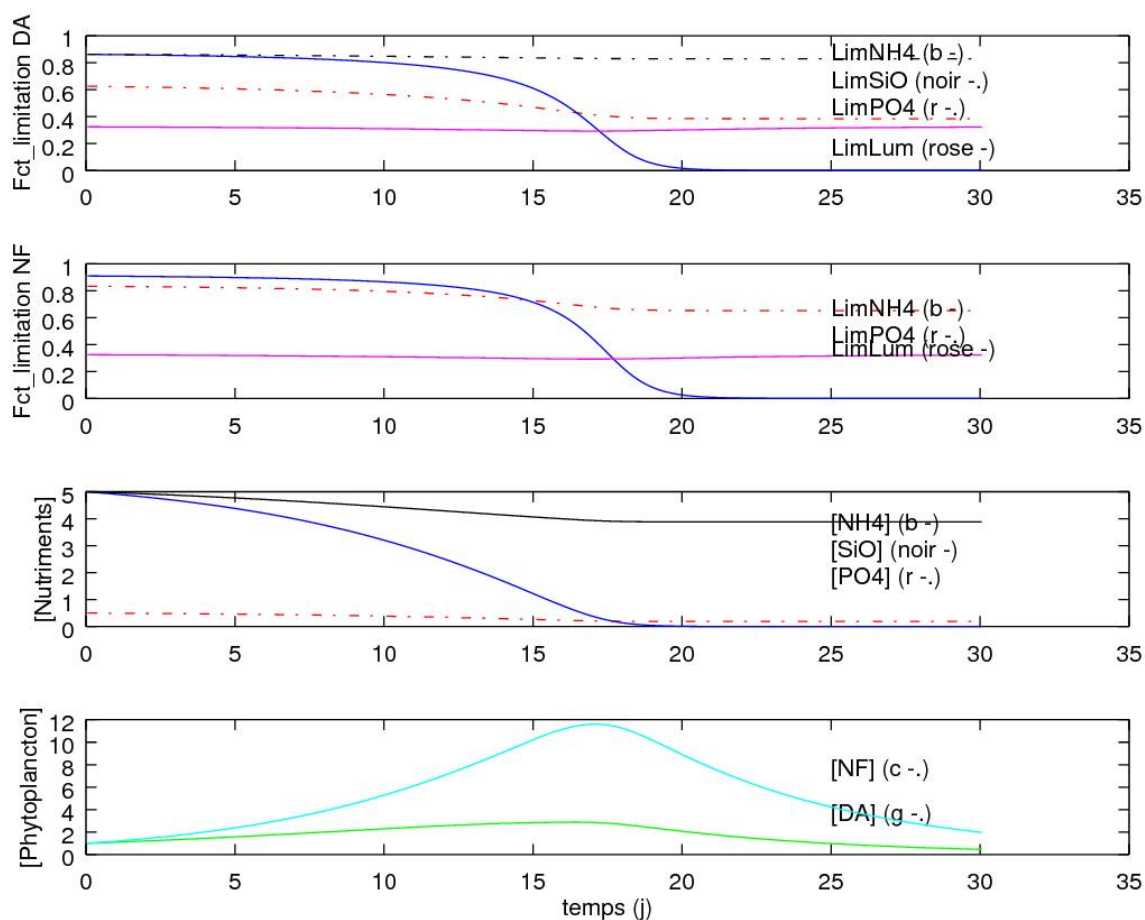


FIGURE 27 – Graphiques obtenus pour la simulation de référence

Lors de ce test nous avons égalé le taux de croissance maximum (μ_{max}), le coefficient d'adaptation à la lumière (α) et le taux de mortalité (m) des diatomées (DA) à ceux des nanoflagellés (NF). Dans le but de mettre en évidence l'effet de l'affinité aux nutriments sur la croissance phytoplanctonique.

Les diatomées ont donc un taux de croissance maximum plus élevé que dans la référence, mais une moins bonne adaptation à la lumière et un taux de mortalité plus élevé.

La première chose que nous pouvons observer sur cette figure est que le rapport de dominance des espèces est inversé. Les NF sont en grande majorité avec une concentration maximale de 12 mmol/m³ contre 3 mmol/m³ pour les DA.

Nous observons aussi sur le premier graphe de cette figure que μ_{lum} des diatomées est beaucoup plus faible que dans la référence. Si nous ajoutons à cela le fait que la mortalité soit plus élevée, nous comprenons en utilisant l'équation d'état dDA , que la croissance de la population de diatomées sera plus faible à chaque pas de temps que dans la référence. C'est pourquoi le pic de population sera atteint au jour 17 contre le jour 13 dans la

référence. Et c'est pourquoi la consommation des nutriments sera plus lente, l'épuisement total du stock de NH_4 ne surviendra qu'après 17 jours contre 13 dans la référence.

Si nous comparons les deux espèces entre elles, nous remarquons que la seule différence est la INUT , ce qui est dû aux valeurs des constantes de demi-saturation qui sont plus faibles pour les nanoflagellés, ce qui veut dire que les nanoflagellés seront plus adaptés à des faibles concentrations en nutriments, et qu'ils se développeront plus vite que les diatomées à une même concentration en nutriments.

C'est donc bien leur meilleure affinité pour les nutriments, qui permet aux nanoflagellés de dominer lorsque les autres paramètres sont égaux.

2.6 Test de sensibilité n°5 : Mortalité

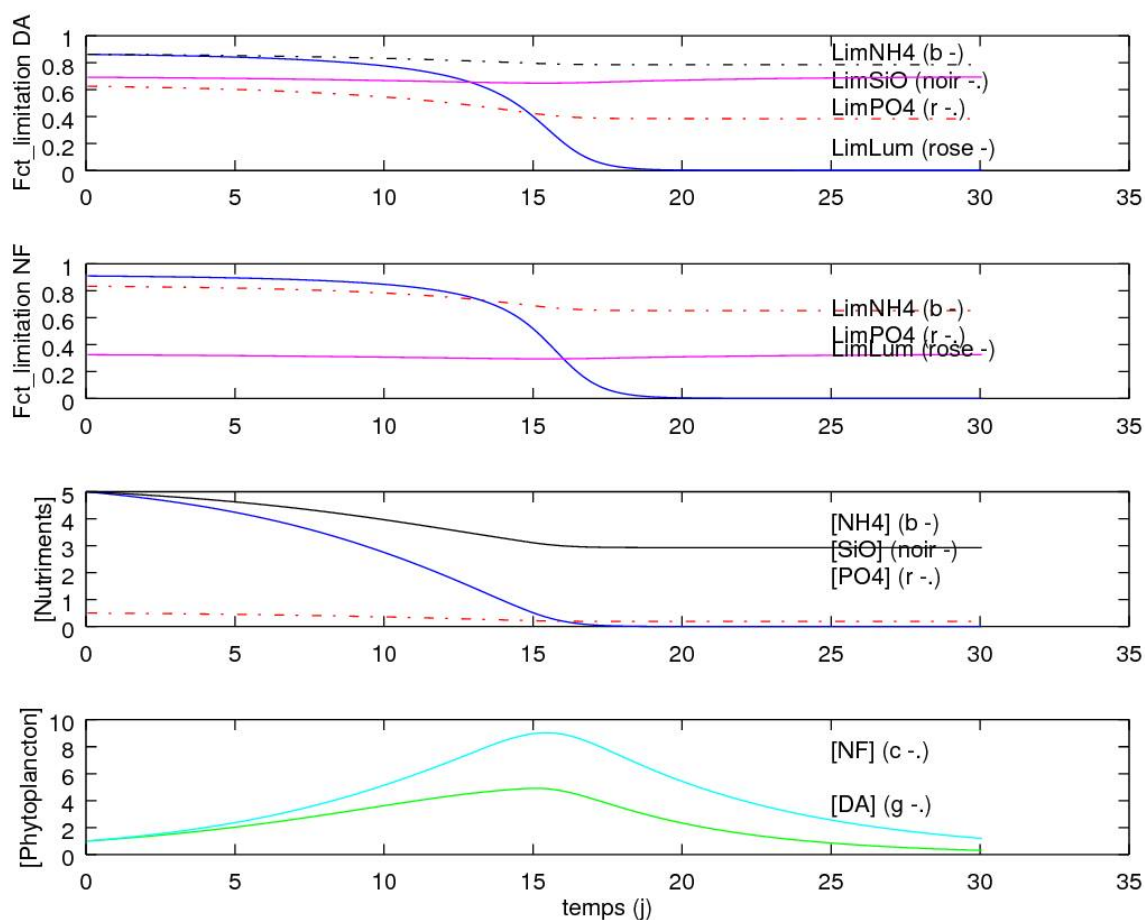


FIGURE 28 – Graphiques obtenus pour la simulation de référence

Lors de ce test, nous avons doublé le taux de mortalité des diatomées de manière à ce qu'il soit plus élevé que celui des nanoflagellés.

Tout d'abord nous observons que le rapport de dominance des espèces est inversé par rapport à la référence, ici ce sont bien les nanoflagellés qui dominent, ils atteignent un pic de croissance de 9mmol/m³ contre 5mmol/m³ pour les diatomées. Cela s'explique grâce aux équations d'état. Puisque le taux de mortalité (mm) est plus élevée pour les DA, dDA sera plus faible à chaque pas de temps. Donc DA, la population de diatomées sera plus faible à chaque pas de temps.

Nous observons aussi que le pic survient un peu plus tard, au jour 15 contre le jour 13 dans la référence, cela s'explique toujours grâce aux équations d'état, par l'augmentation du taux de mortalité.

Ensuite, on voit que les valeurs de llum ne changent pas, par contre les valeurs de lNUT varient plus lentement. Le switch de limitation de PO4 à NH4 survient au jour 15 contre le jour 12 pour les diatomées et survient au jour 13 contre le jour 11 pour les nanoflagellés.

On voit également que le stock de nutriments s'épuise plus lentement, nous sommes à court de NH_4 au bout de 17 jours contre 14 dans la référence.

Ces phénomènes de ralentissement sont dus au fait que, puisque la population de diatomées est plus faible à chaque pas de temps, leur consommation en nutriments est moindre, donc les stocks de nutriments se vident moins vite (voir équation d'état $d\text{PO}_4$, $d\text{NH}_4$). Dès lors, les populations peuvent croître pendant un plus long laps de temps.

Nous pouvons donc conclure que c'est bien l'effet conjoint de son taux de mortalité plus faible et de sa meilleure adaptation à la lumière qui permet à la population de diatomées de dominer dans la situation de référence. Puisque lorsque son adaptation à la lumière est la même que les nanoflagellés (Test 3) ou que son taux mortalité est plus élevée que celui des nanoflagellés (Test 5), le rapport de dominance s'inverse.

Conclusion

Ce module attire notre attention sur le fait que lorsque nous commençons à modéliser plusieurs espèces phytoplanctoniques à la fois et leur compétition, l'accumulation de paramètres intervenant rendent difficile l'anticipation de l'effet que la modification de l'un de ces paramètres aura. On a vu que, modifier un seul des paramètres, pouvait inverser le rapport de dominance des espèces, ou jouer sur la biomasse totale atteinte. Nous concluons donc que chacune des espèces est privilégiée dans certains cas de figure et que c'est l'adaptation de l'espèce à son milieu qui lui permet de dominer.