

Modélisation des effets conjugués azote/lumière/température sur la croissance phytoplanctonique : Modèle BioLov2

C.Pénard L.Pawlowksi, O.Bernard et A.Sciandra

La modélisation de la croissance phytoplanctonique nécessite de comprendre et de mettre en équation les différents facteurs qui l'influencent ou la limitent. Parmi les facteurs principaux limitant la production primaire on trouve la concentration en nutriment, la lumière et la température. Selon Rhee (1981) la température est l'un des facteurs les plus importants qui interagissent avec la limitation en nutriment.

Dans le milieu marin il peut y avoir des variations de température (journalières et annuelles), en fonction des saisons ou bien en fonction de la météorologie (et notamment du vent), ainsi que de la turbulence de l'eau. Dans la mer il existe un gradient de température en fonction de la profondeur qui peut être plus ou moins prononcé. Les organismes marins subiront ces variations selon leur immersion. De manière générale une variation de la température modifie le métabolisme entier de l'organisme.

Un bref rappel des principaux processus métaboliques et cataboliques d'une cellule phytoplanctonique sera fait et sur ces bases, nous écrirons notre modèle. Nous verrons par la même occasion comment réagissent ces processus face à une variation de la température.

Nous aborderons une description du modèle Biolov1, dans lequel nous avons introduit la température, puis nous verrons le modèle prenant en compte la limitation par la température.

Enfin, la validation de notre modèle sera étudiée en partie, et nous exposerons son comportement à travers quelques simulations.

Première partie

Influence de la température, recherches bibliographiques

I) Physiologie et biologie du phytoplancton

I.1) Généralités

La plupart des algues phytoplanctoniques sont des organismes unicellulaires, soit solitaires, soit organisées en groupe.

Dans la cellule, chez les eucaryotes, c'est à dire les organismes ayant un noyau, on distingue diverses structures, où se déroulent les différentes réactions anaboliques (synthèse de molécules organiques) et cataboliques (dégradation de molécules organiques). Parmi ces structures on trouve : les chloroplastes, dans lesquels est effectuée la photosynthèse, les mitochondries dans lesquelles se déroule la respiration. Les réactions d'assimilation de l'azote se déroulent dans le cytosol.

a) La photosynthèse

Le processus de photosynthèse se décompose en deux phases : la première dite "phase claire" est composée de réactions photochimiques qui consistent à capter l'énergie lumineuse grâce à des pigments photosynthétiques, comme la chlorophylle a, b, les caroténoïdes, etc.... Cette énergie est transformée en énergie chimique : on a une modification du potentiel d'oxydoréduction de la chlorophylle du centre de réaction. Par l'intermédiaire de transporteurs d'électrons on a ensuite formation d'ATP (Adénosine Triphosphate) et surtout de NADPH (Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate réduit). L'ensemble de ces réactions est représenté sur le schéma 1. Toutes ces réactions ont lieu dans la membrane du thylacoïde qui fait partie de la structure du chloroplaste. Voir le schéma 2.

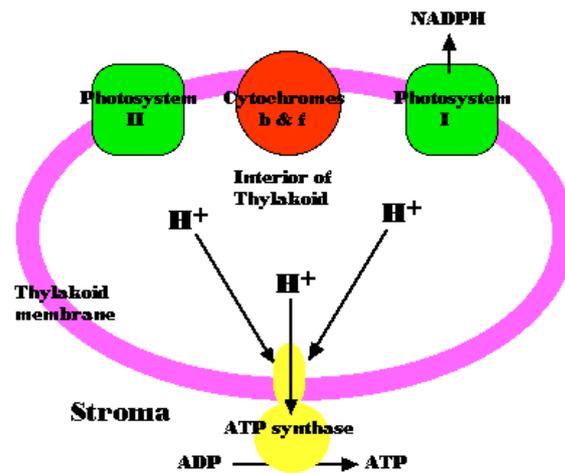


Schéma 1 : représentation de la membrane du thylacoïde et de la chaîne de transport d'électrons.

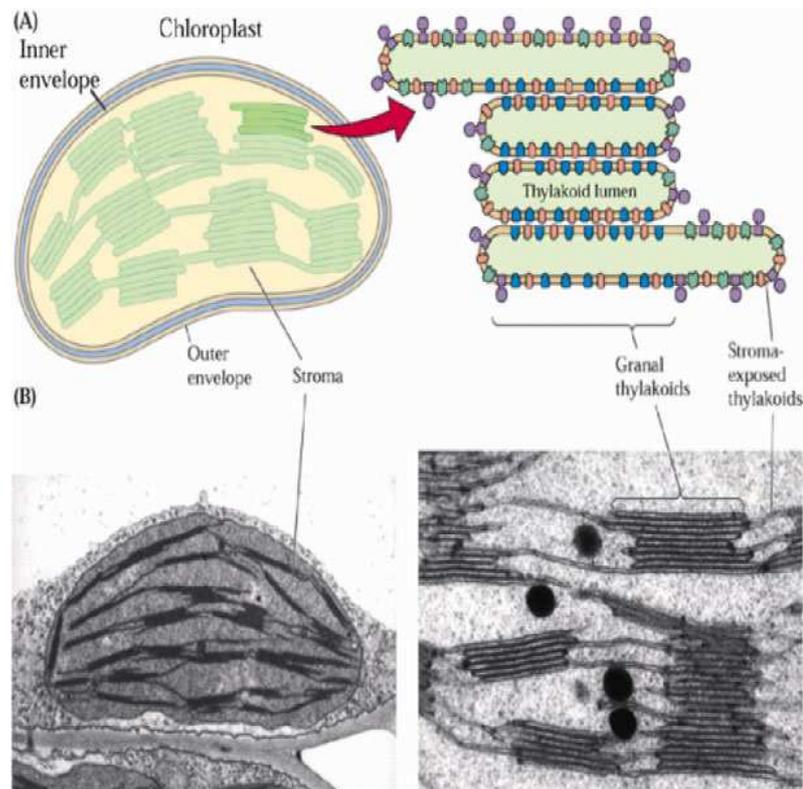


Schéma 2 : description d'un chloroplaste

La deuxième phase est dite "phase sombre", elle est composée de réactions essentiellement chimiques, dans lesquelles interviennent de nombreuses enzymes dont la plus importante est la RUBISCO (Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase). Cette enzyme catalyse la fixation de CO₂, c'est l'enzyme la plus abondante de la biosphère et aussi la plus importante. A partir de 3 pentoses et de 3 CO₂ la RUBISCO forme 6 trioses. Ces 6 trioses sont phosphorylés grâce à 6 ATP, puis oxydés grâce à 6 NADPH formés lors de la première phase. Un de ces

trioses est ensuite utilisé pour synthétiser du glucose, du saccharose, de l'amidon,... Les 5 autres sont recyclés dans le cycle de Calvin pour reformer les 3 pentoses du départ. Voir schéma 3.

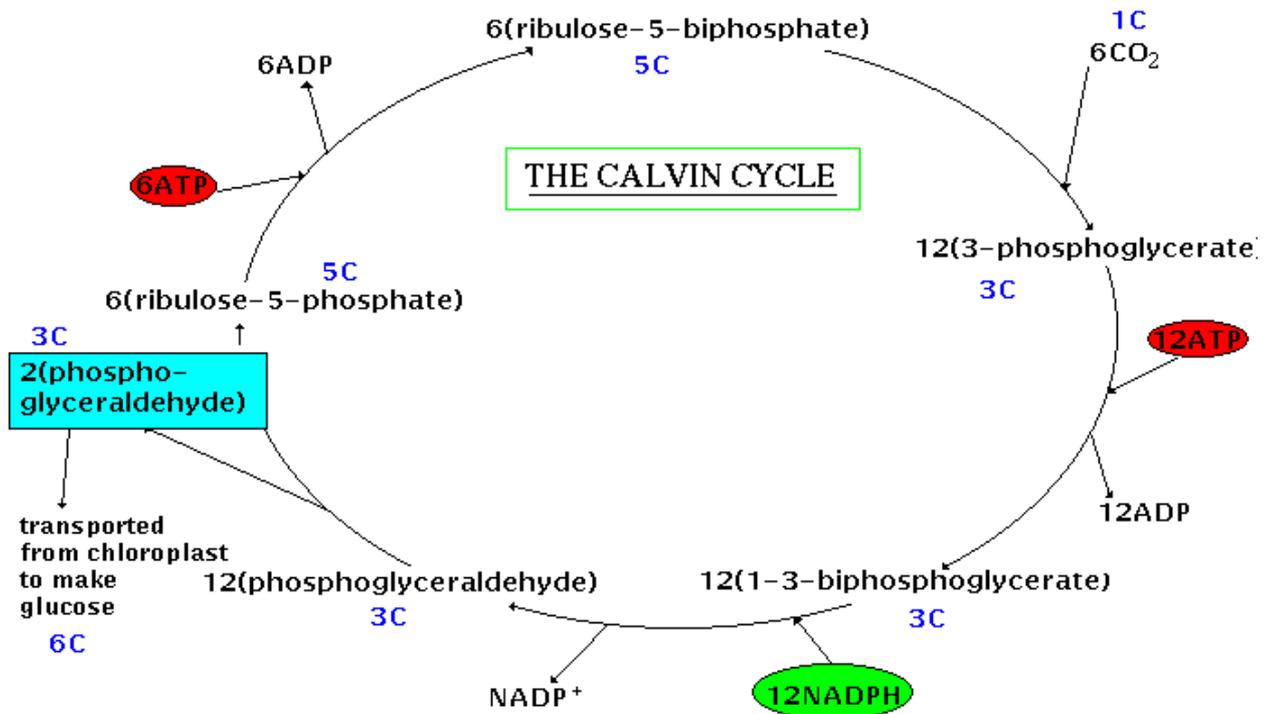


Schéma 3 : le cycle de calvin

En même temps que la photosynthèse, un autre processus a lieu dans le chloroplaste : La photorespiration. Elle est due au fait que la RUBISCO peut aussi fixer de l'O₂. La photorespiration qui conduit à la formation de composés ensuite dégradés, est antagoniste à la photosynthèse et tend à la diminuer. Pour des conditions optimales, la photorespiration est faible. Mais elle dépend du point de compensation en CO₂. Habituellement, cette valeur est bien en dessous de la pression partielle en CO₂ atmosphérique, mais le point de compensation augmente quand la température augmente; De ce fait lorsque la température est trop élevée, la photorespiration devient importante et limite la photosynthèse.

b) La respiration

La production d'énergie sous forme d'ATP dans la cellule est assurée par divers processus dont le plus important et le plus efficace est la respiration. La respiration suit le processus de glycolyse, qui a lieu dans le cytosol. La glycolyse transforme une molécule de glucose en 2 molécules de pyruvate en gagnant 2 ATP et 2 NADH (Nicotinamide Adénine dinucléotide réduit). La glycolyse peut être suivie d'un processus anaérobie : la fermentation. Il

existe plusieurs types de fermentations dont la fermentation alcoolique, homolactique,... toutes servent essentiellement à reconstituer le stock de NAD^+ , indispensable pour la glycolyse. Un autre processus peut suivre la glycolyse : c'est la respiration, elle a lieu dans la mitochondrie. Voir schéma 4. Les molécules de pyruvate sont amenées dans la mitochondrie, organe dans lequel se déroulent toutes les réactions chimiques de la respiration, et sont intégrées dans le cycle de Krebs, ou cycle de l'acide citrique. Voir le schéma 5. Ce cycle récupère l'énergie du pyruvate et forme des transporteurs d'électrons comme le FADH_2 (Flavine Adénine Dinucléotide réduit), NADH , et du CO_2 qui est rejeté hors de la cellule.

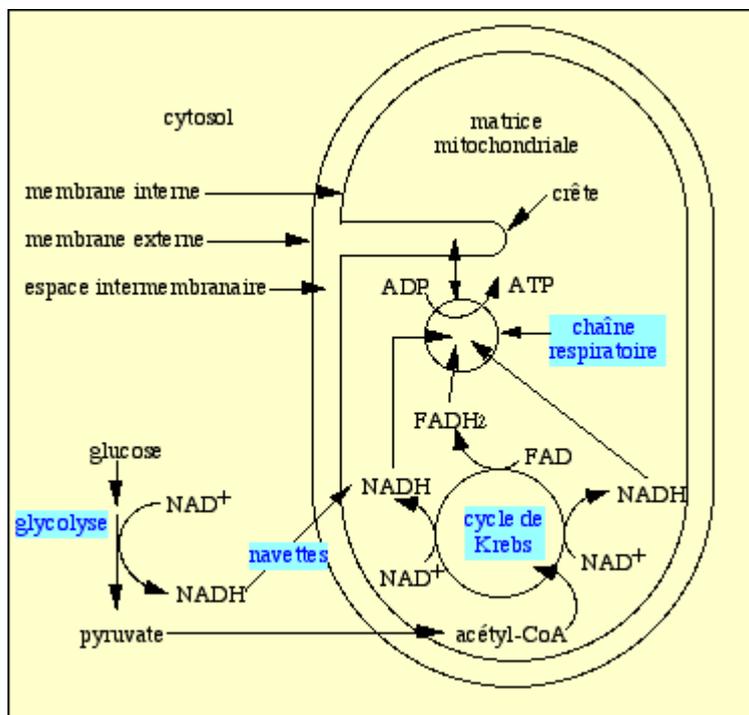


Schéma 4 : description de la mitochondrie

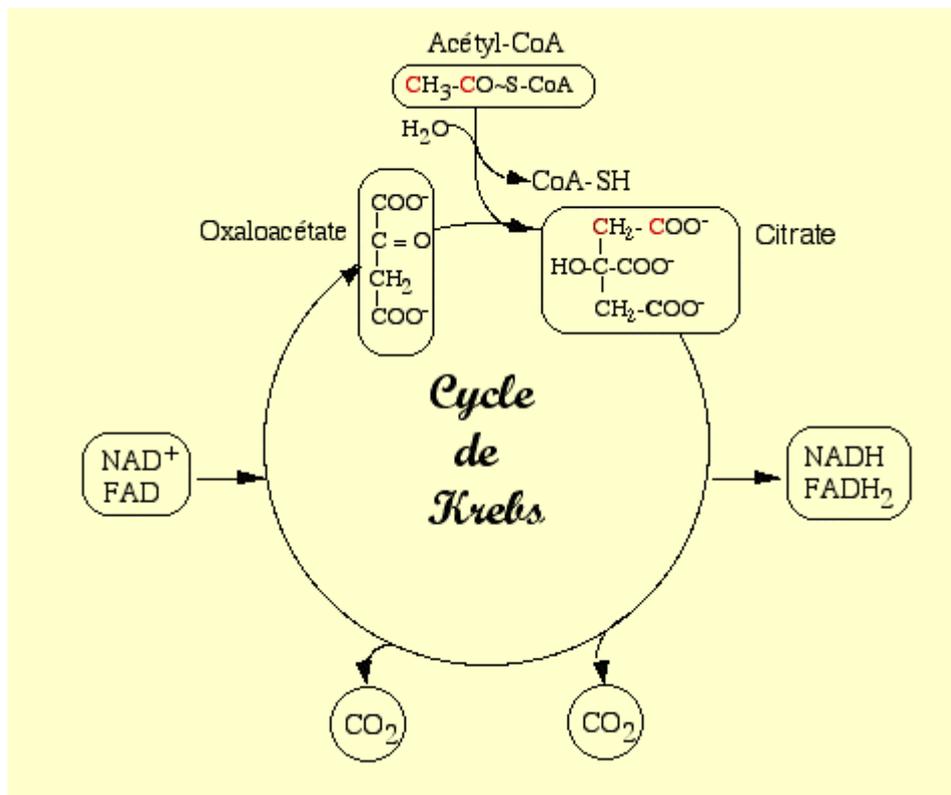


Schéma 5 : Le cycle de Krebs

Les transporteurs d'électrons produits lors de la glycolyse et dans le cycle de Krebs (FADH₂, NADH) vont être utilisés lors de la phosphorylation oxydative. Celle-ci permet la synthèse d'ATP. En fait, pendant le cycle de Krebs, l'énergie est emmagasinée dans NADH et FADH₂ et c'est cette énergie qui va être utilisée pour transférer des protons H⁺ dans l'espace intermembranaire de la mitochondrie. Le gradient de protons ainsi créé, va servir à l'ATPsynthétase à réaliser la réaction suivante : $ADP + P_i \rightleftharpoons ATP$

Une molécule de glucose produit 38 ATP.

c) Le métabolisme de l'azote

L'azote est un élément indispensable à la cellule. Il entre dans la fabrication de nombreuses molécules dont les acides aminés. L'incorporation de l'azote dans le réseau trophique se fait par les organismes autotrophes, le plus souvent sous forme de nitrate, mais aussi sous forme de nitrite, ammoniac, ammonium d'azote organique ou même sous forme d'azote gazeux. L'incorporation et l'assimilation de l'azote dans la cellule coûtent de l'énergie et nécessitent des processus particuliers. Les nitrates, une fois incorporés, sont réduits en nitrite par la nitrate réductase, les nitrites sont ensuite réduits en ammonium par la nitrite réductase.

L'ammonium étant utilisé pour la fabrication des molécules organiques. Le schéma 6 regroupe les divers processus d'absorption et d'assimilation de l'azote.

I.2) Variations avec la température, variations macroscopiques : taux de croissance et quotas

a) La photosynthèse

Tous les processus que nous avons détaillés sont influencés par la température. Globalement, on observe une augmentation de l'activité avec la température jusqu'à un optimum puis une diminution rapide provoquée par la dénaturation des molécules.

La photosynthèse augmente progressivement avec la température suivant un $Q_{10} \simeq 2$ jusqu'à une température optimale. (Rappelons qu'un $Q_{10}=a$ signifie que notre quantité est multipliée par a lorsque la température augmente de 10°C). Elle diminue ensuite rapidement (Davison (1991)). Une faible température limite le transport des électrons et diminue la capacité de l'algue à utiliser l'énergie lumineuse qui se trouve en excès. Cet excès de lumière provoque une photoinhibition, d'où la diminution de la concentration en chlorophylle a .

La réponse de la photosynthèse à haute température est affectée par la photorespiration (Davison (1991)). Etant donné que la RUBISCO fixe préférentiellement l' O_2 quand la température est élevée, la photorespiration diminue l'efficacité de la photosynthèse. C'est pourquoi on assiste à un plafonnement de la photosynthèse, puis à une chute, accélérée par la dénaturation des protéines.

Le quota chlorophyllien révèle de nombreuses informations car il est simple à mesurer et il a souvent été étudié dans la littérature. Son évolution donne des indications précieuses sur la manière d'écrire et d'ajuster le modèle.

Il est apparu que les évolutions des quotas en azote chlorophyllien et non chlorophyllien sont différentes selon le type d'expérience menée. Les résultats sont différents que l'on soit en chémostat, en système fermé en croissance non limité ou bien à l'équilibre.

Les quotas minimaux sont obtenus quand le taux de dilution est égal à zéro. Nous allons rencontrer le quota en azote chlorophyllien, noté $Q_L = \frac{[Chl_a]}{[C]}$, qui doit être croissant en fonction de la température Geider(1987), dans la gamme de température qui ne dénature pas les protéines.

R.J. Geider (1987) a beaucoup étudié l'influence de la température sur le phytoplancton notamment l'évolution du rapport : $\alpha = Q_L^{-1}$, qui est la concentration en carbone divisée par la concentration en chlorophylle. Il explique que ce rapport évolue, lorsque les conditions nutritives sont suffisantes, de la façon suivante en fonction de la lumière :

$\alpha = \alpha_0 + \varepsilon \times I$ Où α_0 est le taux de croissance en l'absence de lumière, I est la quantité de lumière et ε est le coefficient d'influence de la lumière sur le taux de croissance.

En faisant varier la température, il a remarqué que α_0 variait linéairement et que ε variait exponentiellement. Il en a déduit l'équation suivante :

$$\alpha(T) = (a - b \cdot T) + c \cdot I \cdot e^{-dT}$$

a, b et c sont des constantes.

Globalement, on peut dire que le quota chlorophyllien Q_L croît au fur et à mesure que la température augmente. (Geider (1987))

b) La respiration

L'influence de la température sur la respiration est moins traitée par la littérature. La respiration fait intervenir des processus enzymatiques dans le cycle de Krebs et des transporteurs d'électrons qui sont influencés par la température. La respiration est donc logiquement liée à la température.

c) Le métabolisme de l'azote

Le métabolisme de l'azote est aussi affecté par la température. Cette variation est certainement due à une modification de l'activité de la nitrate réductase quand la température varie (Berges et al (2002)). En effet la réduction du nitrate en nitrite par la nitrate réductase est une phase critique selon Lomas & Glibert (2000). D'après les résultats de Berges et al, le rapport de la concentration en azote sur la concentration en carbone dans la cellule : le quota en azote total, noté $Q = \frac{[N]}{[C]}$, diminue avec la température.

En fait, l'activité de la nitrate réductase augmente jusqu'à une température optimale qui est faible ($\approx 17^\circ\text{C}$ pour *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophycée) Berges et al (2002)) puis elle diminue. Une hypothèse faite par Berges et al (2002) est que, lorsque la température augmente, l'activité de l'enzyme qui dégrade normalement la nitrate réductase augmente. Une augmentation de la température aurait donc pour conséquence la diminution de la concentration

en nitrate réductase, d'où une baisse de l'activité de la réduction de nitrate à partir d'une certaine température. Mais ce n'est qu'une hypothèse : la modification de l'activité de la nitrate réductase par la température est peut-être due à un changement de la constante de Michaelis de l'enzyme.

Rhee et al (1981) ont étudié l'influence de la température et de la limitation en nutriments. En conditions nutritives suffisantes, le quota en azote total Q augmente lorsque la température diminue. Selon Rhee (1981), la cellule a besoin de plus de nutriments à faible température d'après l'évolution du quota Q . Une hypothèse qui serait à confirmer est qu'à haute température on ait une augmentation du quota Q avec la température. Puisque les protéines sont dénaturées, la cellule augmenterait la quantité d'azote pour contrer la diminution du nombre d'enzymes.

II) Prise en compte de la température dans les modèles

Dans la littérature de nombreuses recherches ont été faites sur l'influence de la température sur le phytoplancton.

Diverses formulations générales du taux de croissance du phytoplancton en fonction de la température ont été établies :

_modèle de Hinshelwood (1946)

$$\mu = A_1 \cdot e^{-\frac{B_1}{T}} - A_2 \cdot e^{-\frac{B_2}{T}}$$

Où μ est le taux de croissance, A_1 , A_2 , B_1 , B_2 sont des constantes sans signification biologique.

_modèle de Ratkowsky (1983)

$$\mu = \left(b \cdot (T - T_{\min}) \cdot \left(1 - e^{c \cdot (T - T_{\max})} \right) \right)^2$$

Où T_{\min} et T_{\max} sont les températures minimale et maximale de croissance de l'organisme, b et c sont des constantes.

_modèle de Zwietering (1991)

$$\mu = \left(b \cdot (T - T_{\min}) \right)^2 \cdot \left(1 - e^{c \cdot (T - T_{\max})} \right)$$

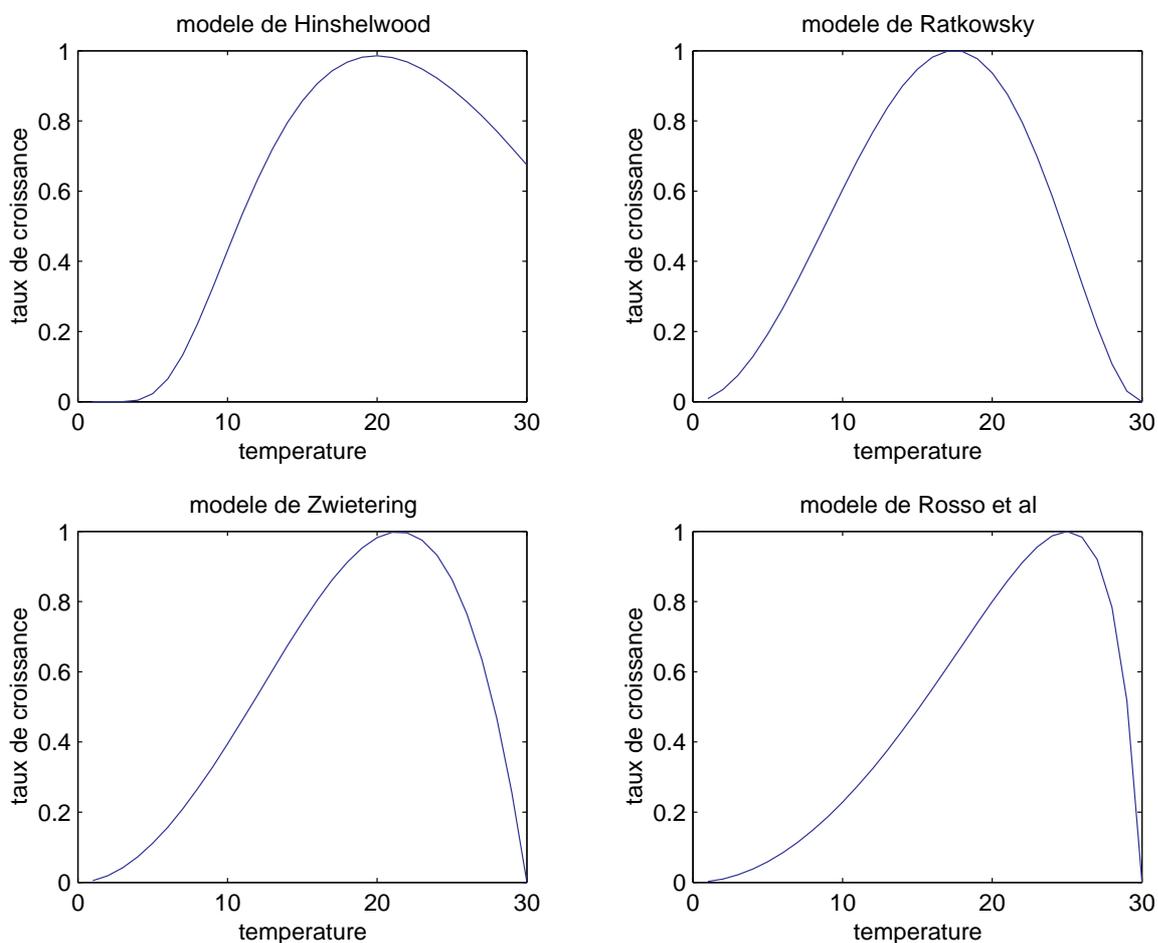
ce modèle dérive du modèle de Ratkowsky

_modèle de température cardinale Rosso et al (1992)

$$\mu = \frac{\mu_{opt} \cdot (T - T_{max}) \cdot (T - T_{min})^2}{(T_{opt} - T_{min}) \cdot ((T_{opt} - T_{min}) \cdot (T - T_{opt}) - (T_{opt} - T_{max}) \cdot (T_{opt} + T_{min} - 2 \cdot T))}$$

Où T_{opt} est la température optimale de croissance, T_{min} et T_{max} sont les températures maximale et minimale de croissance du phytoplancton. Ici l'intérêt est que toutes les constantes ont une signification

biologique



Graphique 1 : représentation des différents modèles

Geider (1998) a écrit un modèle de croissance du phytoplancton, prenant en compte une limitation par la température, par la lumière. Ce modèle comporte 3 variables d'états : le carbone organique, l'azote organique et la chlorophylle. La limitation par la température est modélisée par la multiplication des processus par une fonction de cette forme :

$$T_{fonction} = e^{A_E \left(\frac{1}{T} - \frac{1}{T_{ref}} \right)}$$

L'inconvénient de cette formulation est que les paramètres n'ont pas de signification biologique. De plus son modèle comporte trop de paramètres, il est trop compliqué. Les paramètres seront difficilement estimés.

Tous ces modèles sont assez généraux et décrivent bien l'évolution du taux de croissance en fonction de la température. Notre objectif est d'écrire un modèle prenant en compte la limitation par la température de la croissance phytoplanctonique dans le but de le coupler avec le modèle prenant en compte la limitation par la lumière écrit par Eveillard (2000) et amélioré par Pawlowski (2001).

Pour cela on doit décrire l'influence de la température sur le métabolisme de l'azote et du carbone, c'est à dire sur les processus de photosynthèse, de respiration, de synthèse et de dégradation des pigments et sur l'assimilation de l'azote.

Deuxième partie

Modèles

I) Description du modèle BioLov1

Le modèle élaboré par Pawlowski (2001) basé sur celui de Eveillard (2000) a pour but de représenter la limitation par la lumière de la croissance du phytoplancton. Il est décomposé en quatre compartiments. Les trois premiers sont l'azote inorganique à l'extérieur de la cellule, l'azote organique non chlorophyllien et l'azote organique chlorophyllien. Ils sont liés par les processus d'assimilation de l'azote, de synthèse et de dégradation des pigments. Le dernier compartiment représente l'évolution du carbone organique dans le chémostat. Cette évolution est représentée par la fixation du carbone inorganique grâce au processus de photosynthèse (d'où une augmentation de la quantité de carbone organique) et par la dégradation de ce carbone organique par le processus de respiration. L'idée principale pour écrire ce modèle est que la lumière influence la synthèse de pigment : plus il y a de lumière, moins il y a de pigments chlorophylliens. De plus, la photosynthèse est proportionnelle à la quantité de pigments. Les hypothèses sur lesquelles ce modèle est basé sont :

-Le milieu est supposé homogène.

-La photosynthèse permet la transformation du carbone inorganique en carbone organique particulaire. Ce flux dépend de l'intensité lumineuse et de la concentration en chlorophylle qui agit comme catalyseur de la réaction.

-L'assimilation du nitrate est uniquement contrôlée par sa concentration dans le milieu.

-Le taux de synthèse de chlorophylle est décroissant avec l'intensité lumineuse et proportionnel à la quantité d'azote, suivant la photoadaptation.

-La respiration est proportionnelle à la concentration en carbone particulaire.

-Il existe une dégradation constante de la chlorophylle.

-La synthèse des pigments est pénalisée lors d'une carence en azote.

Le modèle comporte 4 variables d'états. C représente la concentration de carbone particulaire dans le chimostat. S représente la concentration en azote à l'extérieur de la cellule. L'azote interne est divisé en deux parties : N l'azote particulaire non chlorophyllien et L l'azote particulaire chlorophyllien. La somme $N+L$ représentent l'azote particulaire total. De plus, notons que L représente à un facteur près la concentration en chlorophylle dans le milieu.

Voici le modèle :

$$\begin{cases} \dot{S} = d \cdot (S_{in} - S) - \rho_m \cdot \frac{S}{S + k_s} \cdot C \\ \dot{N} = -d \cdot N + \rho_m \cdot \frac{S}{S + k_s} \cdot C - a' \cdot k' \cdot N \cdot \frac{L}{C} + \beta \cdot L \\ \dot{L} = -d \cdot L + a' \cdot k' \cdot N \cdot \frac{L}{C} - \beta \cdot L \\ \dot{C} = -d \cdot C + a' \cdot L - \lambda \cdot C \end{cases} \quad (1)$$

d est le taux de dilution, S_{in} est la concentration en azote apportée par l'eau de renouvellement, ρ_m le taux d'absorption maximal, k_s le coefficient de demi-saturation de l'absorption, a' le taux de photosynthèse, k' le taux de synthèse de la chlorophylle, β le taux de dégradation de la chlorophylle et λ le taux de respiration.

II) Présentation du modèle prenant en compte la limitation par la température

Le modèle prenant en compte la limitation par la température écrit précédemment a pour base le modèle de Pawlowski. La lumière sera considérée comme constante car seule l'influence de la température est étudiée.

Globalement, le modèle est basé sur les mêmes hypothèses que pour le modèle prenant en compte la lumière, mais des hypothèses spécifiques à l'interaction de la température doivent être posées :

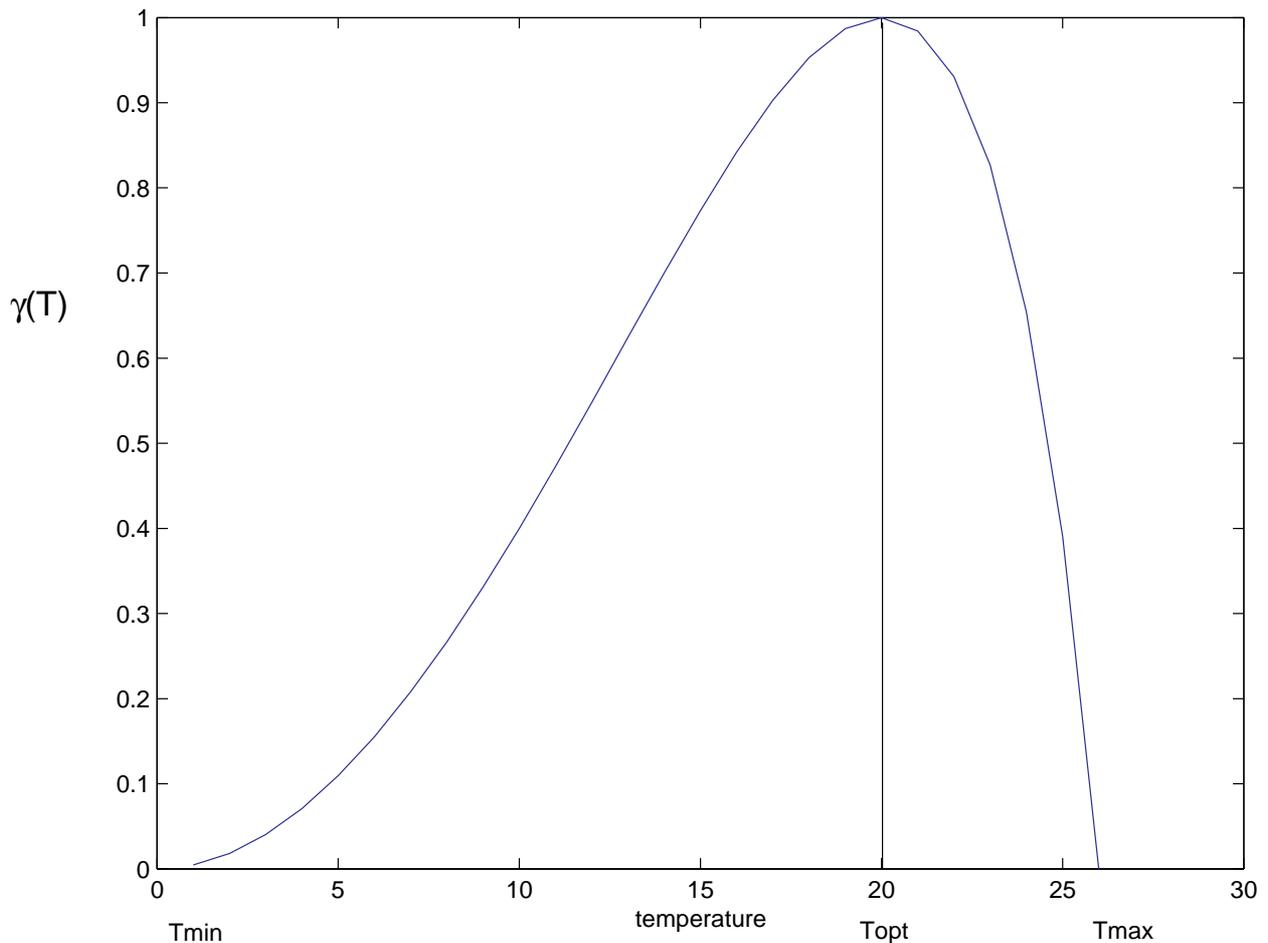
-L'influence de la température est modélisée par le même type d'équation représentée en (2), cette équation étant tirée de la littérature, notamment Rosso et al (1993).

-Tous les processus métaboliques sont influencés par la température.

-Comme il est expliqué dans la première partie de ce rapport, il existe un processus antagoniste à la photosynthèse : la photorespiration. Ce processus augmentant avec la température, il réduit la photosynthèse. On suppose donc que la photosynthèse et la respiration n'évoluent pas exactement de la même façon en fonction de la température. C'est pourquoi la température optimale de la photosynthèse est inférieure à celle de la respiration et des autres processus.

-Seul le coefficient d'absorption maximal est influencé par la température dans l'absorption des nitrates.

$$\gamma(T) = \max \left(0, \frac{(T - T_{\max}) \cdot (T - T_{\min})^2}{(T_{opt} - T_{\min}) \cdot ((T_{opt} - T_{\min}) \cdot (T - T_{opt}) - (T_{opt} - T_{\max}) \cdot (T_{opt} + T_{\min} - 2 \cdot T))} \right) \quad (2)$$



Graphique 2 : représentation de la fonction $\gamma(T)$ en fonction de la température.

Il en résulte d'après ce qui est écrit ci-dessus que les processus de base s'écrivent en fonction de la température de la manière suivante :

pour la respiration : $\lambda(T) = \lambda_m \cdot \gamma(T)$

pour la photosynthèse : $a'(T) = a'_m \cdot \gamma'(T)$

pour la dégradation des pigments : $\beta(T) = \beta_m \cdot \gamma(T)$

pour la synthèse des pigments : $a' \cdot k'(T) = a'_m \cdot k'_m \cdot \gamma''(T)$

pour l'assimilation d'azote : $\rho_m(T) = \rho_m \cdot \gamma(T)$

Où λ_m , β_m , k'_m et a'_m sont les valeurs maximales des coefficients de, respectivement : la respiration, la dégradation des pigments, la synthèse des pigments et la photosynthèse. Comme précisé plus haut, la différence entre $\gamma(T)$ et $\gamma'(T)$ réside dans le fait qu'il n'y a pas la même température optimale, celle de la photosynthèse T'_{opt} est plus petite que celle de la respiration

T_{opt} . La synthèse de pigment a été mise sous la forme d'un gamma principalement pour des raisons mathématiques et notamment, pour respecter l'évolution des quotas en fonction de la température. Ce gamma a une température optimale : T_{opt}'' différente des autres fonctions gamma. Mais tous les paramètres ont une signification biologique.

D'après les hypothèses émises et sur la base du modèle de Pawlowski, on peut écrire le système d'équations suivant :

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{S} = \underbrace{d \cdot (S_{in} - S)}_{dilution} - \underbrace{\rho_m \cdot \frac{S}{S + k_s} \cdot \gamma(T) \cdot C}_{assimilation} \\ \dot{N} = \underbrace{-d \cdot N}_{dilution} + \underbrace{\rho_m \cdot \frac{S}{S + k_s} \cdot \gamma(T) \cdot C}_{assimilation} - \underbrace{a'_m \cdot k'_m \cdot \gamma''(T) \cdot N \cdot \frac{L}{C}}_{synthèse pigmentaire} + \underbrace{\beta_m \cdot \gamma(T) \cdot L}_{dégradation pigmentaire} \\ \dot{L} = \underbrace{-d \cdot L}_{dilution} + \underbrace{a'_m \cdot k'_m \cdot \gamma''(T) \cdot N \cdot \frac{L}{C}}_{synthèse pigmentaire} - \underbrace{\beta_m \cdot \gamma(T) \cdot L}_{dégradation pigmentaire} \\ \dot{C} = \underbrace{-d \cdot C}_{dilution} + \underbrace{a'_m \cdot \gamma'(T) \cdot L}_{photosynthèse} - \underbrace{\lambda_m \cdot \gamma(T) \cdot C}_{respiration} \end{array} \right. \quad (3)$$

Où S, N, L, C, S_{in} , ρ_m , k_s et d ont la même signification que pour le modèle (1) et

$$\varphi(I) = \frac{I}{ki + I} \quad \psi(I) = \frac{kc}{kc + I} \quad a' = \alpha \cdot \varphi(I) \quad k' = kl \cdot \psi(I)$$

Troisième partie

Validation

I) Brève estimation des paramètres, explication sur la solution utilisée

Notre modèle souffre d'un gros handicap : il manque de données pour pouvoir estimer correctement ses paramètres. Nous avons les paramètres estimés du modèle de Pawlowski, mais il y en a d'autres inconnus comme les températures minimale, maximale, optimales et de référence et k'_m .

Pour estimer les températures minimale, maximale et optimales, on se réfère à une publication qui donne des indications sur ces paramètres pour une espèce voisine de *Rhodomonas salina* (Cryptophycée), (algue utilisée pour estimer les paramètres du modèle de Pawlowski). Cette algue est *Cryptomonas ovata* (cryptophycée). Cette étude a donné : $T_{\min} \simeq 0^\circ$, $T_{\max} \simeq 26^\circ$, $T_{\text{opt}} \simeq 23^\circ$ (Cloern, 1977). Valeurs utilisées pour notre modèle, avec en plus $T'_{\text{opt}} \simeq 19^\circ$.

Les paramètres λ_m , β_m , ρ_m et a'_m sont les valeurs maximales, et donc correspondent à la température optimale. Or on possède les valeurs de ces paramètres pour le modèle de Pawlowski dont l'estimation a été faite à 18°C . Ces valeurs sont donc, a priori, égales à celle de notre modèle pour une température de 18°C . L'estimation de ces 4 paramètres se fera ainsi : $\lambda_m = \frac{\lambda_{18}}{\gamma(18)}$,

$$\beta_m = \frac{\beta_{18}}{\gamma(18)}, \rho_m = \frac{\rho_{18}}{\gamma(18)} \text{ et } a'_m = \frac{a'_{18}}{\gamma(18)}.$$

L'estimation de k'_m et de T_{ref} est plus difficile. On a pour cela regardé le comportement de la synthèse de pigment dans le modèle de Pawlowski. En effectuant des simulations, on a pu ajuster les valeurs de ces deux paramètres : $T''_{\text{opt}} = 21^\circ\text{C}$ et $k'_m = k'_{18}$.

Les valeurs des différents paramètres estimés sont résumées dans le tableau 1.

T_{\max}	26°C
------------	--------------------

T_{\min}	0°C
T_{opt}	23°C
T'_{opt}	19°C
T_{ref}	15°C
P_m	0.6833 $\mu\text{mol N} \cdot \mu\text{mol C}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$
k_s	0.43 $\mu\text{mol N}$
β_m	0.4714 j^{-1}
λ_m	0.0738 j^{-1}
a'_m	3.2438 j^{-1}
k'_m	3.3457

Tableau 1 : paramètres estimés

Il est clair que l'estimation des paramètres de notre modèle, du fait de l'absence de données, relève d'une démarche heuristique.

II) Calcul du taux de croissance et des quotas, comparaisons

Pour vérifier le comportement général du modèle, on va calculer le taux de croissance et les quotas, puis les comparer avec les données de la littérature.

Ce modèle ne fait pas apparaître explicitement le taux de croissance, contrairement à de nombreux modèles empiriques. On peut l'exprimer ainsi :

$$\mu = a'(T) \cdot \frac{L}{C} - \lambda(T) = a'(T) \cdot Q_L - \lambda(T) \quad (4)$$

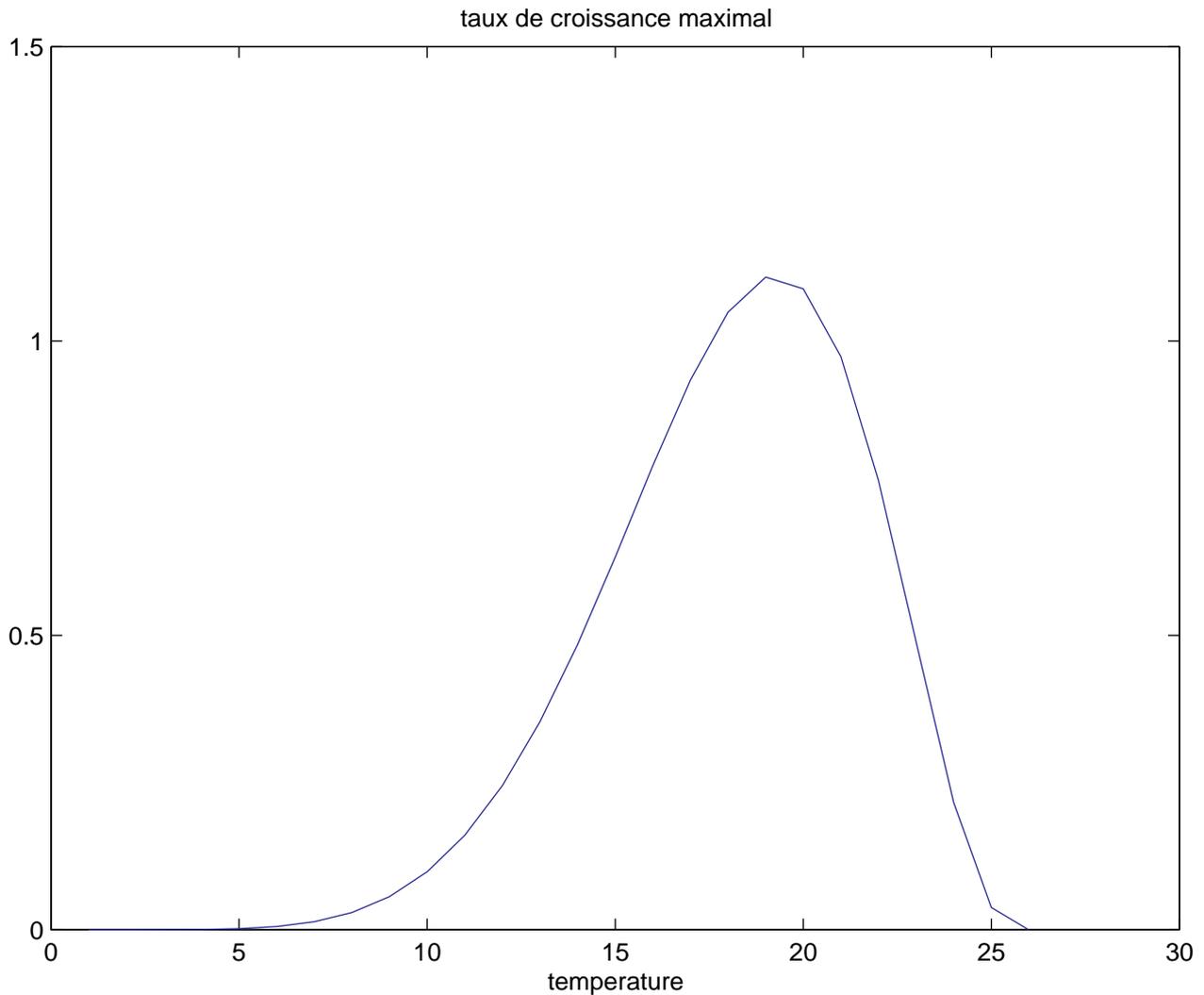
Le quota en azote chlorophyllien en phase de croissance non limitée (Q'_L) est obtenu en calculant l'équilibre du système d'équation ci-dessous (5). Celui ci correspond au modèle écrit sous forme de quotas, en simplifiant le modèle quand on n'a pas de limitation par l'azote, c'est à dire quand $S \gg k_s$, et qui représente l'évolution des quotas au cours du temps :

$$\begin{cases} \dot{Q}_L = Q_L \cdot (-a'(T) \cdot Q_L + a'(T) \cdot k'(T) \cdot Q_N - \beta(T) + \lambda(T)) \\ \dot{Q}_N = \rho_m(T) + \beta(T) \cdot Q_L + Q_N \cdot (-a'(T) \cdot k'(T) \cdot Q_L - a'(T) \cdot Q_L + \lambda) \end{cases} \quad (5)$$

La valeur de Q_L à l'équilibre peut s'exprimer ainsi : (Sassi (2002))

$$Q'_L = \frac{\left(-\lambda(T) \cdot k'(T) + 2 \cdot \beta(T) \cdot k'(T) + \beta(T) + \sqrt{(\lambda(T) \cdot k'(T) + \beta(T))^2 + 4 \cdot a'(T) \cdot \rho_m(T) \cdot (k'(T) + 4 \cdot k'(T)^2)} \right)}{2 \cdot a'(T) \cdot (1 + k'(T))}$$

Grâce aux paramètres estimés au tableau 1, nous allons obtenir l'évolution de Q'_L en fonction de la température et donc celle du taux de croissance maximal de notre modèle. (Graphique 3). Nous pouvons noter que la forme du taux de croissance ressemble à celle de l'équation (2), cette forme est celle que nous rencontrons dans toutes les expériences menées sur la température. Notre modèle représente donc correctement le taux de croissance, ce qui est une condition indispensable de validation.



Graphique 3 : taux de croissance en fonction de la température

A l'équilibre nous avons les relations suivantes :

Avec $\dot{C} = 0$, nous avons le quota chlorophyllien

$$Q_L^* = \frac{L^*}{C^*} = \frac{d + \lambda(T)}{a'(T)} \quad (6)$$

Avec $\dot{L} = 0$, nous avons le quota d'azote non chlorophyllien

$$Q_N^* = \frac{N^*}{C^*} = \frac{d + \beta(T)}{a'(T) \cdot k'(T)} \quad (7)$$

Le quota en azote intracellulaire total

$$Q^* = Q_L^* + Q_N^* = \frac{d \cdot (1 + k'(T)) + \lambda(T) \cdot k'(T) + \beta(T)}{a'(T) \cdot k'(T)} \quad (8)$$

Ces trois équations sont tracées sur le graphique 4, avec $d=0$. Nous remarquons que le quota chlorophyllien à l'équilibre est croissant.

Ceci peut être démontré mathématiquement :

Lorsque $d=0$, on a :

$$Q_{Ld=0}^* = \frac{\lambda(T)}{a'(T)} = \frac{\lambda_m \cdot \gamma(T)}{a'_m \cdot \gamma'(T)}$$

Ce qui revient à étudier le sens de variation du rapport de $\gamma(T)$ sur $\gamma'(T)$.

D'après la forme de $\gamma(T)$, les numérateurs se simplifient car ils ne dépendent pas de T_{opt} , seule valeur différente entre les deux équations. On doit donc étudier le sens de variation de cette équation :

$$\frac{(T'_{opt} - T_{min}) \cdot ((T'_{opt} - T_{min}) \cdot (T - T'_{opt}) - (T'_{opt} - T_{max}) \cdot (T'_{opt} + T_{min} - 2 \cdot T))}{(T_{opt} - T_{min}) \cdot ((T_{opt} - T_{min}) \cdot (T - T_{opt}) - (T_{opt} - T_{max}) \cdot (T_{opt} + T_{min} - 2 \cdot T))} \quad (1)$$

L'équation (1) est de la forme $\frac{a' \cdot T + b'}{a \cdot T + b}$ (2), avec :

$$\begin{aligned} a' &= (T'_{opt} - T_{min}) \cdot (T'_{opt} - T_{min} + 2 \cdot (T'_{opt} - T_{max})) \\ b' &= -(T'_{opt} - T_{min}) \cdot (T'_{opt} \cdot (T'_{opt} - T_{min}) + (T'_{opt} - T_{max}) \cdot (T'_{opt} + T_{min})) \\ a &= (T_{opt} - T_{min}) \cdot (T_{opt} - T_{min} + 2 \cdot (T_{opt} - T_{max})) \\ b &= -(T_{opt} - T_{min}) \cdot (T_{opt} \cdot (T_{opt} - T_{min}) + (T_{opt} - T_{max}) \cdot (T_{opt} + T_{min})) \end{aligned} \quad (3)$$

La dérivée de l'équation (2) vaut :

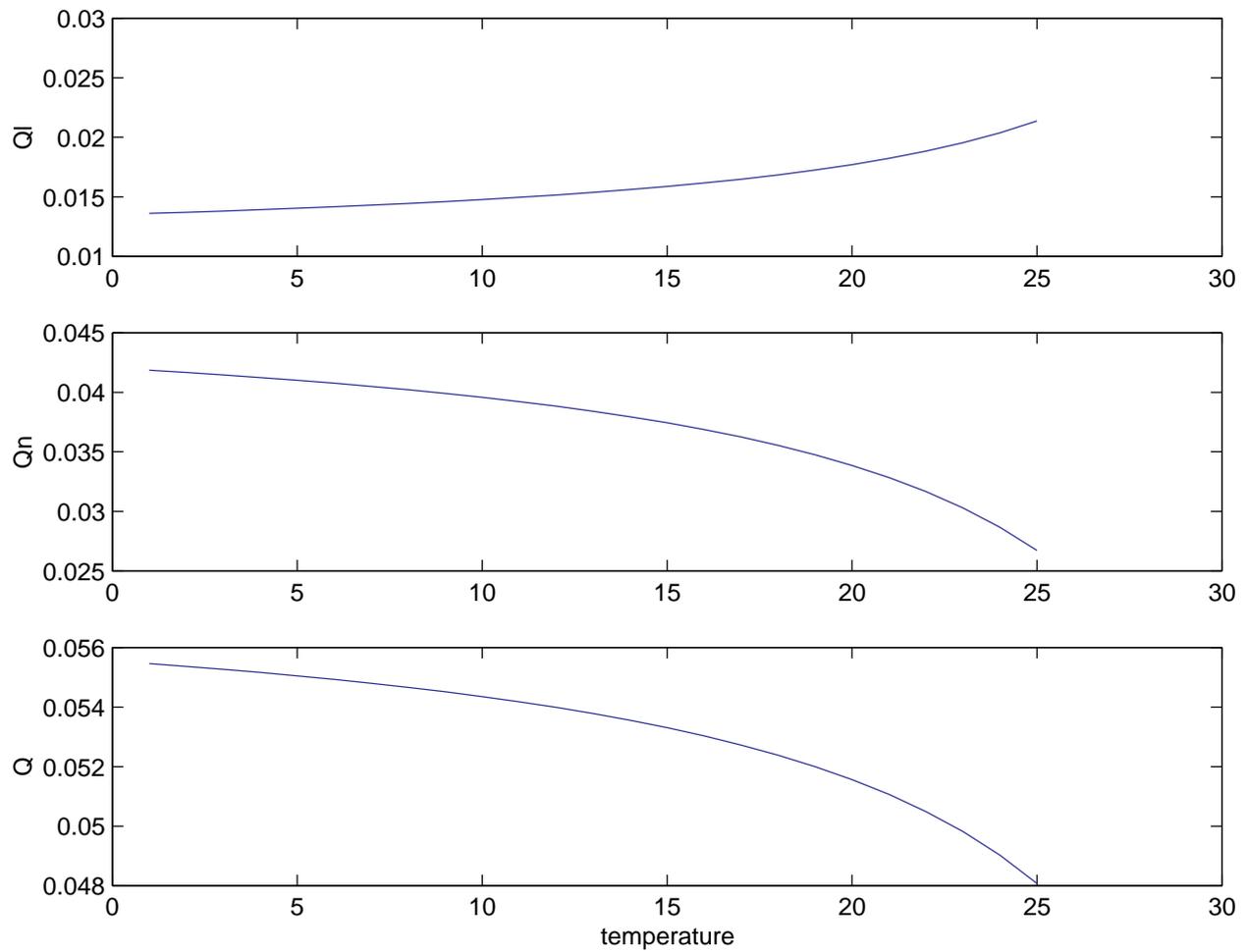
$$\frac{a' \cdot (a \cdot T + b) - a \cdot (a' \cdot T + b')}{(a \cdot T + b)^2} \quad (4)$$

Si l'on veut que Q_L^* soit croissant il faut que $a' \cdot (a \cdot T + b) - a \cdot (a' \cdot T + b') > 0$. Et donc que $a' \cdot b > a \cdot b'$ (5).

D'après les valeurs : $T_{min} = 0$, $T_{max} = 26$, $T_{opt} = 23$ et $T'_{opt} = 18$, les équations (3) donnent : $a' = 95$, $a = 391$, $b' = -4332$ et $b = -10580$. L'inégalité (5) est respectée, donc Q_L^* est bien croissant en fonction de la température quand le taux de dilution est égal à 0.

C'est ce que nous attendions, d'après la littérature. C'est un comportement observé lors des expériences. Le quota en azote total diminue avec la température jusqu'à un minimum, puis augmente fortement. Le fait que le quota en azote total diminue avec la température au début est en accord avec les observations de la littérature, mais cette augmentation à la fin n'est pas mentionnée. Cette augmentation du quota vers les hautes températures peut être expliquée par la remarque faite dans la première partie de ce rapport : la cellule aurait besoin d'une plus grande

quantité d'azote intracellulaire pour contrer la diminution du nombre d'enzyme provoquée par la dénaturation des protéines.



Graphique 4 : représentation des différents quotas

	<i>Variations observées expérimentalement</i>	<i>Modèle</i>
μ		
Q_L		
Q		

Tableau 2 : récapitulatif

III) Simulations, analyse des graphiques obtenus, critique de leurs formes

Des simulations ont été effectuées pour vérifier le comportement du modèle. Nous avons utilisé paramètres estimés au I.

La concentration en azote inorganique apporté par l'eau de renouvellement S_{in} vaut : 40 $\mu\text{mol N}$.

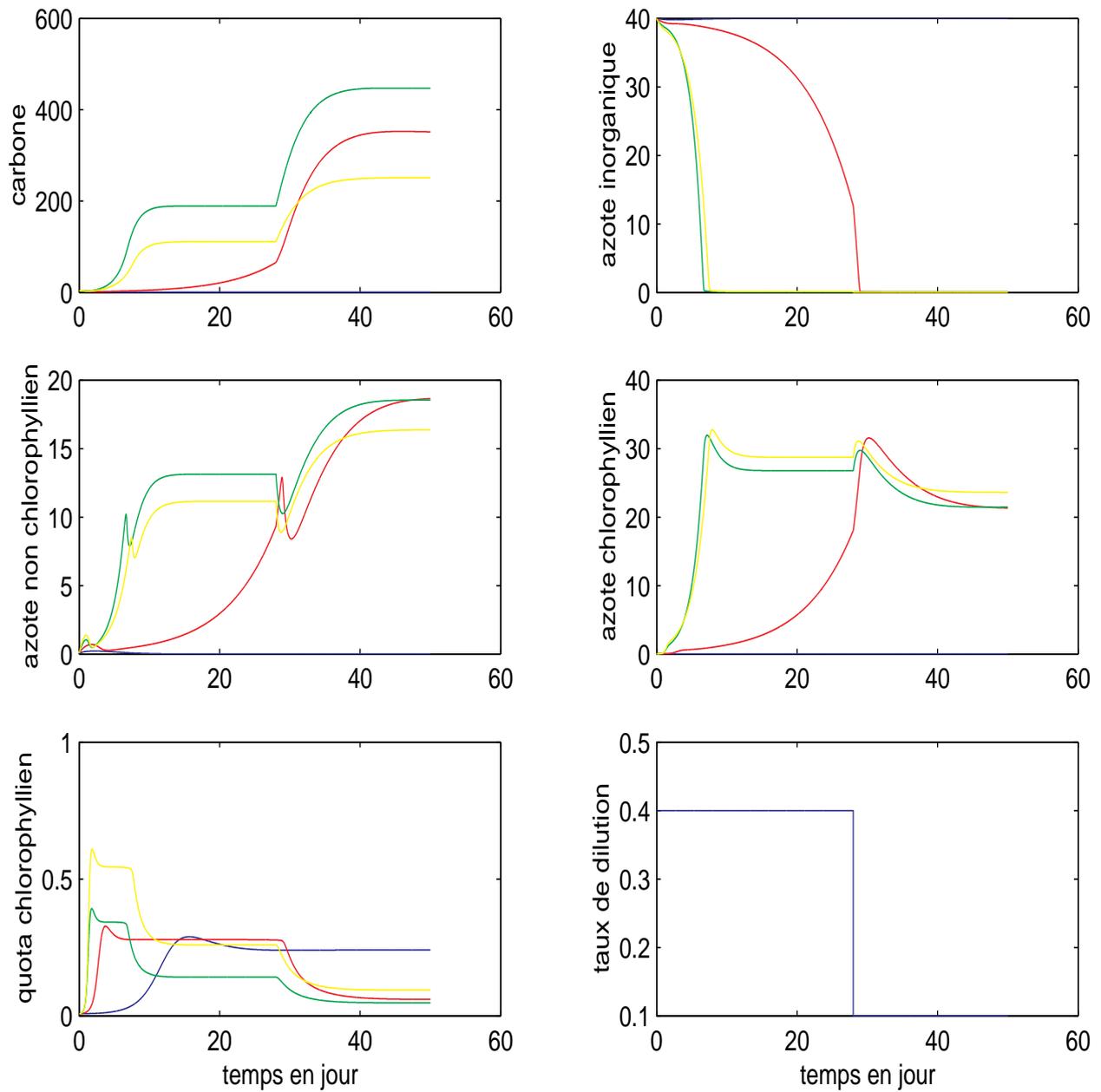
Le taux de dilution est variable selon les simulations.

Voici les conditions initiales utilisées pour toutes les simulations, ces valeurs sont tirés du modèle de Pawlowski :

$$\left\{ \begin{array}{l} S = 40 \mu\text{mol N} \\ N = 1 \mu\text{mol N} \\ L = 0.03 \mu\text{mol N} \\ C = 3.6 \mu\text{mol C} \end{array} \right.$$

Sur le graphique 3 nous trouvons les simulations effectuées pour des températures de 6, 12, 18 et 24°C. La simulation à 18°C est la même que celle effectuée par Pawlowski. Nous avons à peu près les mêmes comportements, les mêmes valeurs, sauf pour la concentration maximale en carbone, où notre modèle sous estime légèrement cette valeur à l'équilibre par rapport à la simulation de Pawlowski.

Les autres simulations donnent à différentes températures, l'évolution des variables du modèle. Nous remarquons que lorsque la température diminue, la concentration en carbone organique diminue. De plus le temps nécessaire au modèle pour atteindre son équilibre augmente quand on diminue la température, jusqu'à obtenir une croissance nulle.



Graphique 4 : simulations à différentes températures. En bleu : 6°C, en rouge : 12°C, en vert : 18°C et en jaune : 24°C.

CONCLUSION

Ce travail a pour but d'écrire un modèle de croissance phytoplanctonique prenant en compte la limitation par la température. L'approche biologique du problème, nous a permis de modéliser chaque processus en fonction de la température séparément. Par la suite la validation partielle du modèle est basée sur les observations et expériences qui ont déjà été faites.

Globalement notre modèle a un comportement qui semble cohérent avec les informations trouvées dans la littérature. Le taux de croissance maximal est correctement modélisé, c'est une condition nécessaire mais non suffisante pour valider le modèle. Ce taux de croissance est l'une des données les plus importantes, il a été beaucoup étudié et on sait bien comment il varie avec la température. L'évolution des quotas en fonction de la température est respectée, les graphiques obtenus sont conformes aux informations que nous trouvons dans la littérature. Le comportement qualitatif du modèle est plutôt bon. Il ne semble pas y avoir de défauts structuraux importants. Mais une étude plus approfondie de celui-ci permettrait peut-être de l'améliorer.

Les simulations obtenues sont conformes avec ce que l'on attendait. On retrouve, à 18°C, les mêmes simulations que le modèle de Pawlowski. Malgré le manque de données pour estimer les paramètres, les sorties sont intéressantes.

Il est vrai que l'estimation des paramètres relève plutôt d'une démarche heuristique. Il faudrait récolter des données sur la croissance du phytoplancton sous diverses conditions de température pour faire une estimation plus précise et plus rigoureuse des paramètres de notre modèle. Il serait notamment intéressant d'avoir des données aux basses et hautes températures, peu d'études ont été effectuées dessus. Avec des paramètres rigoureusement estimés et des données il nous serait ainsi possible de tester quantitativement le modèle et peut-être de le valider.

Notre modèle, malgré sa complexité apparente, nous propose une formulation simple de l'interaction de la température sur la croissance du phytoplancton. Après une étude plus approfondie de ce modèle, il sera possible de le coupler avec le modèle prenant en compte la limitation par la lumière, et obtenir ainsi une modélisation de la croissance phytoplanctonique en fonction des trois principaux facteurs limitants : nutriments, lumière et température.

BIBLIOGRAPHIE

Berges J A, Varela D E, Harrison P J (2002) Effect of temperature on growth rate, cell composition and nitrogen metabolism in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae). *Marine ecology progress series* 225 : 139-146

Cloern J E (1977) Effect of light intensity and temperature on *Cryptomonas Ovata* (cryptophyceae) growth and nutrient uptake rates. *Journal of phycology* 13 : 389-395

Davison I R (1991) Environmental effects on algal photosynthesis : temperature. *Journal of phycology* 27 : 2-8

Eveillard D (2000) Modélisation de l'effet de la limitation conjuguée de la lumière et de l'azote sur la croissance autotrophe. *Mémoire de DEA Océanologie biologique et environnement marin, université paris 6* 32p

Geider R J, Macintyre H L, Kana T M (1998) A dynamic regulatory model of phytoplankton acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnol. Oceanogr.* 43(4) : 679-694

Geider R J (1987) Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria : implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytol.* 106 : 1-34

Hinshelwood C N (1946) Influence of temperature on the growth of bacteria. *The chemical kinetics of the bacterial cell* 254-257

Lomas M W, Gilbert P M (2000) Comparisons of nitrate uptake, storage, and reduction in marine diatoms and flagellates. *Journal of phycology* 36 : 903-913

Pawlowski L (2001) Modélisation des effets conjugués de l'azote/lumière sur la croissance phytoplanktonique : étude qualitative et validation. *Mémoire de DEA Océanologie biologique et environnement marin, université paris 6* 31p

Ratkowsky et al (1983) Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *J. bact.* 154 : 1222-1226

Rhee G Y, Gotham I J (1981) The effect of environmental factors on phytoplankton growth : temperature and the interaction of temperature with the nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.* 26(4) : 635-648

Rosso L, Lobry J R, Flandrois J P (1993) An unexpected correlation between cardinal temperature of microbial growth highlighted by a new model. *J. theor. Biol.* 162 : 447-463

Zwietering et al (1991) Modeling of bacterial growth as a function of temperature. *Appl. Envir. Microbiol.* 57 : 1094-1101

