

CROISSANCE ALGALE : VALIDATION D'UN MODELE A STOCK A L'AIDE DE DONNEES EXPERIMENTALES

par L. BRUNEL¹, A. DAUTA¹ et M. M. GUERRI¹

Des expérimentations en batch ont fourni les paramètres nécessaires au calage d'un modèle à stock. Une bonne adéquation existe entre la dynamique de population observée et celle prédite. En retour, le modèle donne des indications sur les stocks internes et sur les différences de comportement de l'algue *Scenedesmus crassus*, vis-à-vis de l'azote et du phosphore.

Algal growth : Validation of a stock model with experimental data.

Batch experiments have provided estimates of the parameters necessary for the calibration of a stock model. The predicted growth rate of a *Scenedesmus crassus* population agrees with the observed dynamics. Furthermore, the model provides indications on the internal quotas, and on different behaviour associated with nitrogen and phosphorus.

1. — INTRODUCTION

En dépit de l'énorme quantité de travaux consacrés à l'écologie du phytoplancton, la relation entre le niveau trophique d'une eau (c'est-à-dire sa teneur en éléments nutritifs) et le développement du phytoplancton restent encore très mal définis. S'il est possible de prévoir maintenant, avec une assez grande certitude, la biomasse estivale du phytoplancton des lacs tempérés en fonction de leur charge en phosphore (Vollenweider 1968, Dillon et Rigler 1974), il est encore difficile de prédire la composition de cette biomasse et la séquence des succession d'espèces. La majorité des modèles de simulation considère le phytoplancton comme une unité homogène dont la croissance est liée aux teneurs en éléments nutritifs, selon une cinétique de type Monod. De nombreuses observations réalisées sur des cultures montrent cependant que le taux de croissance n'est pas directement lié à la vitesse d'assimilation des éléments nutritifs, mais qu'il dépend du stock interne des cellules (Caperon et Meyer 1972, Rhee 1973 et 1974, Droop 1973, Lehman et al. 1974, Cloern 1977, Tilman et Kilham 1976). Il est alors possible d'imaginer que chaque espèce (ou groupe d'espèces) puisse être caractérisée par un ensemble de paramètres spécifiques qui déterminent son comportement dans un milieu de composition variable. La mesure de ces paramètres s'avérant impos-

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, ERA 702 du C.N.R.S., Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex.

sible dans le milieu naturel, il est nécessaire de recourir à des cultures monospécifiques.

Le présent travail a pour but de tester la validité de ces paramètres pour prédire la dynamique d'une population d'algues en culture monospécifique. Il s'appuie sur un modèle de simulation qui reprend, pour une grande part, les formulations de Lehman *et al.* (1975), et sur la détermination expérimentale des paramètres de ce modèle dans des cultures monospécifiques de *Scenedesmus crassus* (Guerrri *et al.* 1981, Dauta *et al.* 1982).

2. — CONSTRUCTION D'UN MODELE

2.1. — Acquisition des données expérimentales

Les constantes spécifiques relatives à *Scenedesmus crassus* ont été déterminées sur des cultures en batch, sur un milieu de culture minéral. La croissance a été étudiée selon des combinaisons de lumière et de température (Guerrri *et al.* 1981), l'assimilation des nutriments concerne l'azote (N—NO₃) et le phosphore (P—PO₄) (Dauta *et al.* 1982).

2.2. — Ecriture du modèle

L'évolution de la population est décrite en utilisant le taux de croissance. Le modèle est construit à partir de la formulation proposée par Lehman *et al.* (1975) : il intègre l'ensemble des processus impliqués dans la dynamique de la population tant sur le plan de l'assimilation que de la croissance. Si on admet que la culture est uniquement contrôlée par un élément nutritif (S_j), le modèle se ramène aux équations suivantes :

$$dN/dt = (\mu - M) \cdot N$$

N = population d'algues

M = mortalité

$$dQ_j/dt = V_j - \mu Q_j$$

μ = taux de croissance

μ max = taux de croissance maximal

$$dS_j/dt = -V_j \cdot N$$

V_j = vitesse d'assimilation

V_{m, j} = vitesse maximale d'assimilation

$$\mu = \mu \text{ max} \cdot (Q_j - Q_{0, j})/Q_j$$

Q_j = quota cellulaire

Q_{m, j} = quota cellulaire maximal

$$V_j = V_{m, j} \cdot (S_j/(S_j + K_j)) \cdot ((Q_{m, j} - Q_j)/(Q_{m, j} - Q_{0, j}))$$

Q_{0, j} = quota cellulaire minimal

K_j = constante de demi-saturation pour le nutriment S_j.

La prise en compte du rôle de la lumière peut être résolue de deux manières différentes.

1^{re} cas. — La lumière (I) n'intervient pas directement dans l'expression de la croissance, qui comporte alors un facteur de réduction lié au carbone (C). A ce moment-là le carbone joue un rôle égal à celui de l'azote (N) et du phosphore (P) sur le taux de croissance, mais son assimilation dépend de la lumière, selon une expression du type courbe de saturation (Lehman *et al.* 1975 ; Jorgensen 1976) :

$$\mu = \mu_{\max} * \text{Red } \Theta * \text{Red C} * \text{Red N} * \text{Red P}$$

(Θ = température).

(Red i représente le taux de réduction de la croissance par la variable i, et le symbole * une combinaison des différents facteurs de réduction, combinaison qui n'est pas obligatoirement une multiplication).

2^e cas. — La lumière intervient directement dans le calcul du taux de croissance :

$$\mu = \mu_{\max} * \text{Red } \Theta * \text{Red I} * \text{Red N} * \text{Red P}.$$

Cette expression relie implicitement la variation du taux de photosynthèse qui apparaîtra à part. Nous avons préféré cette solution, et dans le modèle présenté, le taux de croissance s'écrit sous la forme d'un taux maximal affecté de facteurs de réduction pour des conditions non optimales, de température (Θ), de lumière (I) et de nutriments (N, P). Par ailleurs, le terme relatif à la mortalité (M), a été négligé. Il faut signaler également que le taux de croissance considéré correspond à une photopériode de 15 h/9 h, avec un éclairage de 15 h/jour.

2.3. — Les paramètres

2.3.1. — LUMIÈRE ET TEMPÉRATURE

Le taux de croissance maximal est décrit comme une fonction de la lumière et de la température, selon une équation de type Smith (1936). En conditions nutritionnelles optimales, l'influence de ces deux facteurs obéit à une relation du type :

$$\mu_{\max} \Theta, I = \mu_{\text{opt } \Theta} \cdot a_{\Theta} \cdot I / (1 + (a_{\Theta} \cdot I)^2)^{1/2}$$

(les constantes employées dans l'expression des paramètres sont résumées dans le tableau I).

L'augmentation de la quantité de cellules dans la culture ayant pour effet de réduire la quantité de lumière disponible, nous avons évalué expérimentalement la réduction du taux de croissance par ombre propre :

$$\text{Red (ombre propre)} = 1,067 * 0,683 \text{ (N. } 0,687)$$

(avec N = nombre de cellules exprimé en 10^9 cellules/litre).

TABLEAU 1. — Paramètres du modèle.

Paramètres	Expression - valeurs des constantes	Unités
Taux de croissance	$\mu_{opt\theta} = -0,0026 \cdot \theta^2 + 0,1667 \cdot \theta - 1,079$ (formule comparable à celle proposée par Algrhen, 1978) $a\theta = 0,664 - 0,0117 \cdot \theta$	$\mu_{opt\theta}$ en j-l θ en °C
Quotas	AZOTE QoN = 110 QmN = 380	$\mu\text{-atN}/10^9$ Cell.
	PHOSPHORE QoP = 1,2 Qmp = 8	$\mu\text{-atP}/10^9$ Cell.
Vitesse d'assimilation de l'azote	$V_{mN}, \theta = 1,4286 \cdot \theta + 32,1429$ (pour $15^\circ\text{C} < \theta < 27^\circ\text{C}$) $KN, \theta = 0,199 \cdot \theta^2 - 11,357 \cdot \theta + 86,83$ (pour $15^\circ\text{C} < \theta < 27^\circ\text{C}$)	$\mu\text{-atN}/10^9$ Cell./h $\mu\text{-atN}/\text{litre}$
Vitesse d'assimilation du phosphore	$V_{mP}, \theta = 0,0872 \cdot \theta^2 - 2,541 \cdot \theta + 16,08$ (pour $15^\circ\text{C} < \theta < 31^\circ\text{C}$) $KP, \theta = 0,003 \cdot \theta^2 + 0,0021 \cdot \theta + 0,2927$ (pour $15^\circ\text{C} < \theta < 31^\circ\text{C}$)	$\mu\text{-atP}/10^9$ Cell./h $\mu\text{-atP}/\text{litre}$

2.3.2. — LES NUTRIMENTS : AZOTE ET PHOSPHORE

Le modèle admet que l'effet de chaque élément nutritif (j) obéit à une même loi générale : lorsque la concentration de l'élément j dans le milieu diminue, le déficit affecte le taux de croissance par le biais des stocks cellulaires (Droop 1968, 1973, 1974, 1977 ; Caperon et Meyer 1972 ; Rhee 1973, 1974 ; Lehman et al. 1975 ; Cloern 1977 ; Jorgensen 1976), ce qui s'exprime par :

$$\text{Red } j = (Q_j - Q_0, j) / Q_j.$$

Avec, Q_j = stock en nutriment interne, par unité de population, à l'instant t

et Q_0, j = stock minimal pour lequel la croissance s'annule.

Le stock interne, Q_j , varie en fonction de la vitesse d'assimilation V_j (elle-même fonction de la concentration) et du taux de division (fonction de dilution) :

$$dQ_j/dt = V_j - \mu \cdot Q_j.$$

La vitesse d'assimilation est contrôlée à la fois par la concentration de l'élément dans le milieu de culture (loi de Michaelis-Menten) et par le stock cellulaire interne, les algues carencées en N ou P assimilant cet élément beaucoup plus vite que les algues non carencées (Dauta et al. 1982) :

$$V_j = V_{m, j, \theta} \cdot ((Q_{m, j} - Q_j) / (Q_{m, j} - Q_0, j)) \cdot (S_j / (K_j, \theta + S_j)).$$

Enfin, la teneur en sels nutritifs du milieu (S_j) diminue avec l'assimilation (V_j), proportionnellement à la taille de la population (N) :

$$dS_j/dt = -V_j \cdot N.$$

2.2.3. — LES VARIABLES

Les variables de forçage introduites par le calcul sont l'intensité

lumineuse et la température. Les variables d'état caractéristiques sont :

- la population (N) ;
- les quotas cellulaires en azote (QN) et en phosphore (QP) ;
- les substrats en azote (SN) et en phosphore (SP).

Elles sont calculées par le système après initialisation. Pour effectuer les calculs, on a recours à une approche numérique dite méthode de la tangente : sur un intervalle de temps très court (.25 heure), on assimile les dérivées à des taux.

3. — REPONSES DE LA MODELISATION

3.1. — Evolution de la population

Les figures 1 a à 1 e traitent cinq cas d'évolution de population selon différentes combinaisons de lumière, température, nutriments, stocks internes. Pour chaque cas sont reportés :

- les résultats de la simulation et les points expérimentaux concernant l'évolution de la population et celle des substrats ;
- les variations des stocks internes, simulées par le modèle.

3.1.1. — CULTURES NON LIMITÉES EN NUTRIMENTS (*fig. 1 a et 1 b*)

Dans les deux cas, le modèle prenant en compte l'effet d'ombre propre concorde mieux avec les résultats expérimentaux, et restitue en partie l'amortissement de l'accroissement de la population après deux jours. Toutefois, pour des conditions proches de l'optimum (température = 30 °C, lumière = 8 K Lux), l'adéquation n'est pas parfaite, la population prévue par le modèle étant supérieure à la population observée. En fait, lorsque le taux de croissance et la densité des cellules sont très élevés, la photosynthèse appauvrit considérablement le milieu en dioxyde de carbone, malgré le bullage des cultures. Effectivement, dans le cas d'une culture en batch, le carbone disponible pourrait être pris en compte, jouant le même rôle que le phosphore et l'azote en tant que réducteur possible de la croissance.

3.1.2. — CULTURES LIMITÉES EN NUTRIMENTS (*fig. 1 c, 1 d, 1 e*).

Dans le cas de cultures carencées, et pour de faibles concentrations initiales de cellules, les modélisations, avec ou sans prise en compte de l'effet d'ombre propre, donnent des résultats identiques. Ceci s'explique par la contrainte prépondérante sur le taux de croissance, du facteur de réduction lié au nutriment absent, ou en faible dose. Dans tous les cas, les courbes de simulation sont proches des points expérimentaux. Pour des conditions identiques en lumière et température, les cellules sont beaucoup plus affectées par la carence en

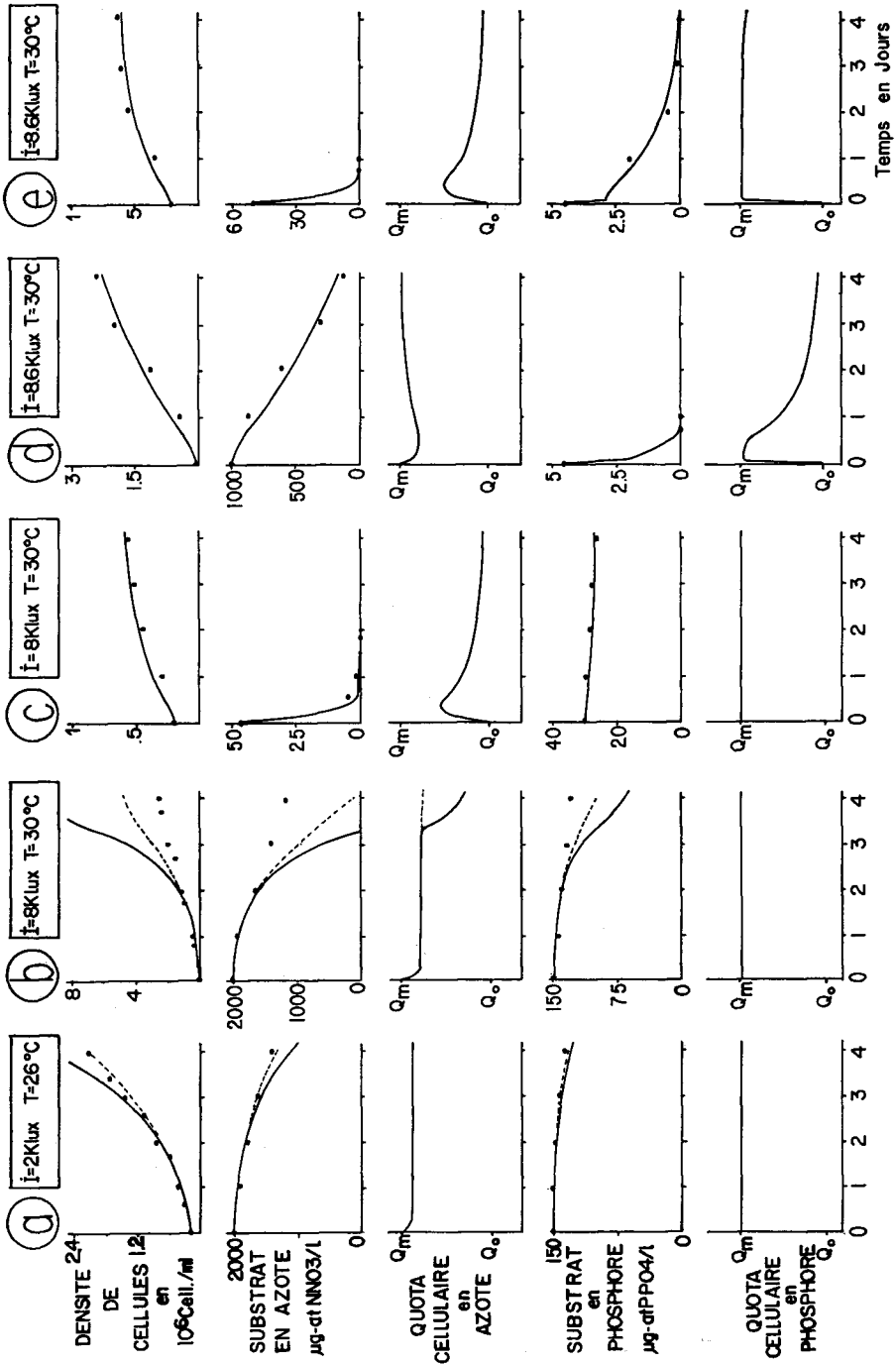


Fig. 1. — Evolution de la population d'algues et des substrats. Simulation des variations de quotas. Points expérimentaux (°) — lb : substrat en excès, forte intensité lumineuse. Simulation sans prise en compte de l'effet d'ombre propre (—) — lc : cas d'une carence en azote. Simulation tenant compte de l'effet d'ombre propre (-----) — ld : cas d'une carence en phosphore. — la : substrats en excès, faible intensité lumineuse.

azote que par celle en phosphore. Ceci se confirme dans le cas d'une culture limitée à la fois en ces deux éléments : les résultats observés et simulés sont les mêmes que pour une culture limitée seulement en azote (*fig. 1 e*).

3.2. — Evolution des substrats et des quotas cellulaires

Si l'on excepte le cas particulier de la figure 1 b, l'évolution des substrats mis à la disposition des algues est bien restituée par le modèle. Compte tenu de ce résultat, il devient intéressant d'observer comment le modèle simule l'évolution des quotas cellulaires.

Dans le cas des cultures non carencées, les quotas restent légèrement inférieurs au Q_m , N et Q_m , P. On peut s'interroger sur ce fait : malgré des concentrations externes importantes, les quotas n'atteignent jamais le quota maximal possible. En réalité, ceci est un artefact inhérent au programme de simulation, qui recalcule les quotas après la division cellulaire ; l'illustration est donnée aux figures 1 a et 1 b, où les écarts entre quota simulé et quota maximal possible (donnée expérimentale) sont proportionnels aux taux de croissance.

Dans le cas des cultures limitées en nutriments, les cellules reforment rapidement leur stock, parfois jusqu'à épuisement du substrat, tandis que la croissance se poursuit à un rythme différent sur les réserves constituées. Il faut souligner le fait que lorsque la croissance est limitée par l'absence d'un nutriment, le stockage du nutriment non limitant tend vers le stock maximal (*fig. 1 c, 1 d*).

4. — DISCUSSION

Les travaux des dix dernières années indiquent qu'il est nécessaire de distinguer l'assimilation des éléments nutritifs, de leurs effets sur la croissance (Caperon et Meyer 1972 ; Rhee 1974 ; Lehman et *al.* 1975 ; Droop 1977). Di Toro (1980), en particulier, montrait qu'il est impossible de négliger le rôle du stockage des éléments nutritifs par les algues pour expliquer l'évolution des populations.

Cependant, il est difficile d'obtenir sur le plan expérimental des explications sur la quantité et l'évolution des éléments nutritifs intracellulaires. Healey et Hendzel (1979) ont montré la variabilité des constituants cellulaires (en particulier les rapports C/N/P et chlorophylle/C). Cependant, dans la composition chimique des cellules, il est techniquement impossible d'isoler la fraction correspondant aux stocks de nutriments, et par conséquent il s'avère difficile d'évaluer l'impact de la dynamique des stocks sur le taux de croissance. La détermination expérimentale des capacités de stockage a ainsi permis

de montrer que les cellules carencées en azote constituaient néanmoins, si possible, un stock maximal en phosphore, et vice-versa. Ce comportement est parfaitement reproduit par le modèle. L'introduction d'une fonction de stockage intracellulaire au sein d'un modèle permet à celui-ci de reproduire des phénomènes tels que la consommation de luxe ou les variations du contenu des algues en N et P. La consommation extrêmement rapide des nutriments, ainsi que les différences existant entre **taux d'assimilation** et de croissance, permettent d'expliquer les décalages observés en milieu naturel entre l'épuisement d'un élément nutritif et l'arrêt du développement du phytoplancton.

Cependant il est utile de rappeler qu'un modèle ne traduit au niveau des concepts que la synthèse des informations introduites. Les simulations doivent être interprétées en tenant compte des modalités de programmation (influence du pas de temps de calcul, analyse des résultats fournis par le modèle en tenant compte de la position du résultat extrait par rapport aux boucles de calcul).

C'est pourquoi dans le travail présenté nous avons mis l'accent sur :

- l'interdépendance des composantes utilisées dans le cadre de la modélisation — problème soulevé par Talling (1979) —, et qui apportent fiabilité et robustesse au modèle construit ;
- le rôle possible du modèle en tant qu'outil de compréhension, à condition que l'interprétation tienne compte de la structure et des modalités de programmation utilisées.

TRAVAUX CITÉS

- AHLGREN (G.). 1978. — Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture. 2. Dependence of growth constants on temperature. *Mitt. Int. Verein. Limnol.*, 21 : 88-102.
- CAPERON (J.) et MEYER (J.). 1972. — Nitrogen limited growth of marine phytoplankton. II. Uptake kinetics and their role in nutrient limited growth of phytoplankton. *Deep Sea Res.*, 19 : 619-632.
- CLOERN (J. E.). 1977. — Effects of light and temperature on *Cryptomonas ovata* (Cryptophyceae) growth and nutrient uptake rates. *J. Phycol.*, 13 : 389-395.
- DAUTA (A.), BRUNEL (L.) et GUERRI (M. M.). 1982. — Détermination expérimentale des paramètres liés à l'assimilation de l'azote et du phosphore par *Scenedesmus crassus*. *Annls Limnol.*, 18, (1) : 33-40.
- DILLON (P. J.) et RIGLER (F. H.). 1974. — The Phosphorus — chlorophyll relationship in Lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (5) : 767-773.
- DI TORO (D. M.). 1980. — Applicability of cellular equilibrium and MONOD theory to phytoplankton growth kinetics. *Ecol. Modell.*, 8 : 201-218.
- DROOP (M. R.). 1968. — Vitamin B12 and marine ecology. IV. The kinetics of uptake growth and inhibition of *Monochrysis lutheri*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 48 : 689-733.

- DROOP (M. R.). 1973. — Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.*, 9, (3) : 264-272.
- DROOP (M. R.). 1973. — The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 54 : 825-855.
- DROOP (M. R.). 1977. — An approach to quantitative nutrition of phytoplankton. *J. Protozool.*, 24, (4) : 528-532.
- GUERRI (M. M.), BRUNEL (L.) et DAUTA (A.). 1981. — Interaction de la lumière et de la température sur le taux de croissance de *Scenedesmus crassus*. *Annls Limnol.*, 17, (2) : 97-104.
- HEALEY (F. P.) et HENDZEL (L. L.). 1979. — Indicators of phosphorus and nitrogen deficiency in five algal cultures. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1364-1369.
- JORGENSEN (S. E.). 1976. — An eutrophication model for a lake. *Ecol. Modell.*, 2 : 147-165.
- LEHMAN (J. T.), BOTKIN (D. B.) et LIKENS (G. E.). 1975. — The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanog.*, 20, (3) : 343-364.
- RHEE (G. Y.). 1973. — A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in *Scenedesmus* sp. *J. Phycol.*, 9 : 495-506.
- RHEE (G. Y.). 1974. — Phosphate under nitrate limitation by *Scenedesmus* sp. and its ecological implications. *J. Phycol.*, 10 : 470-475.
- SMITH (E. L.). 1936. — Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. Nat. Acad. Sc. Wash.*, 22 : 504-511.
- TALLING (J. F.). 1979. — Factor interactions and implications for the prediction of lake metabolism. *Arch. Hydrobiol.*, 13 : 96-109.
- TILMAN (S.) et KILHAM (S. S.). 1976. — Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semi-continuous culture. *Jy. Phycol.*, 12, (4) : 375-383.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1968. — *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication*. Water Management Research OCDE, DAS/CSI/68-27 : pp. 159.