

## Conditions de développement du Phytoplancton. III. Modélisation de cultures d'algues. Une approche des conditions de succession

A. Dauta<sup>1</sup>

Un modèle élaboré à partir des concepts actuels (stockage intra-cellulaire) est basé sur des paramètres (croissance, assimilation, quotas cellulaires) déterminés expérimentalement sur huit espèces du phytoplancton d'eau douce : 1 Diatomée, 1 Cyanophycée, 6 Chlorophycées. Une des particularités réside dans l'expression de la chlorophylle, qui devient une variable reliée à l'état nutritionnel. Les résultats montrent qu'un tel modèle permet de rendre compte, pour une grande part, des phénomènes liés à la croissance de populations mono ou plurispécifiques, en particulier sur les points suivants : a) consommation rapide des nutriments b) consommation de luxe et stockage c) croissance différée par rapport à l'assimilation d) réduction de la croissance par l'ombre propre e) baisse de la teneur en chlorophylle dans le cas des cultures carencées f) succession des espèces sans prise en compte d'effets d'auto et hétéroantagonisme.

### Conditions for phytoplankton development. III Modeling of algal cultures. An approach to the conditions for succession

A model was prepared, starting with actual concepts (intracellular stocks), and was based on parameters (growth, assimilation, cellular quotas) determined experimentally for eight species of freshwater phytoplankton : 1 diatom, 1 Cyanophyceae, 6 Chlorophyceae. One of the peculiarities of the model is due to the expression of chlorophyll, which becomes a variable relying on the nutritional state. The results show that such a model accounts for a large part of the basic phenomenon of growth in single and multi-species populations ; in particular the following points : a) rapid consumption of nutrients, b) luxury consumption and storage, c) differential growth in relation to assimilation, d) reduction in growth by self-shading, e) decline in the chlorophyll level in the case of deficient cultures, f) succession of species without taking into account the effects of auto and heteroantagonism.

## 1. — Introduction

La composition spécifique et la succession saisonnière du phytoplancton sont généralement expliquées par une hypothèse de compétition interspécifique vis à vis des nutriments.

Chu (1942, 1943), suivi par Rhode (1948) fut un des premiers à publier une étude définissant clairement les besoins nutritionnels des algues. De telles investigations se sont brusquement généralisées au cours des dix dernières années. Avec le recul, il apparaît que certaines mesures (Caperon 1967, Dugdale 1967, Droop 1968, Eppley et al. 1969) ont précédé les préoccupations des modélisateurs tandis que les sui-

vantes (à partir de 1972-1975) ont souvent été entreprises pour répondre à la demande des créateurs et des utilisateurs de modèles. La plupart de ces paramètres déterminés en laboratoire ont généralement été testés en premier lieu avec des modèles simples, validés sur les résultats expérimentaux en culture. Ces vérifications permettent de tester simultanément les concepts et les hypothèses de travail (Belyanin et Kovrov 1968, Droop 1973, Tilman et Kilham 1976, Nyholm 1978, Davis et al. 1978, Brunel et al. 1982).

C'est dans cette optique que huit espèces d'algues ont été étudiées. Ces données expérimentales permettent de développer un modèle qui prend en compte la température, l'éclairement et l'ombre propre, les sources en nutriments, les taux d'assimilation et les stocks intracellulaires en nutriments.

<sup>1</sup> Laboratoire d'Hydrobiologie (E.R.A. 702 du C.N.R.S.), Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex.

## 2. — Résultats expérimentaux

### 2.1. — Suivi de cultures

Trois types d'expériences ont été réalisés ou utilisés :

- le suivi de cultures monospécifiques, selon des combinaisons de température, lumière et nutriments.
- l'estimation des inhibitions interspécifiques. Chaque espèce est cultivée dans les filtrats des milieux de culture des sept autres ; le taux de croissance est comparé à celui de cette espèce cultivée dans du milieu neuf.
- le suivi de cultures plurispécifiques ; elles sont obtenues en ensemençant un milieu avec les cultures des huit espèces en phase de croissance exponentielle. Ce mélange est réparti selon des combinaisons Température-Lumière. La culture est suivie sur une période variant entre 5 et 15 jours.

Les données relatives aux taux de croissance (Dauta 1983a) et aux quotas cellulaires en nutriments (Dauta 1983b) sont utilisées comme références.

### 2.2. — Variation du quota en chlorophylle

L'évolution du nombre de cellules et de leur contenu en chlorophylle peut être comparé dans des cultures de *Coelastrum* progressivement limitées en azote (fig. 1a) et en phosphore (fig. 1b).

La baisse du quota en chlorophylle se produit assez brusquement, plus vite dans le cas de l'azote que dans celui du phosphore, et seulement à partir d'un certain seuil, proche du quota minimal en azote (QoN) ou en phosphore (QoP). L'exemple donné est également valable pour les autres espèces (excepté *Anabaena* si limitation en N) : au moment où le taux de croissance s'annule (pour des valeurs proches de QoN ou QoP), la teneur en chlorophylle par cellule est généralement 2 à 6 fois plus basse que dans des cultures en phase exponentielle ( $Q=Q_{max}$ ) et jusqu'à 16 fois inférieure à la teneur normale pour *Dictyosphaerium* (Dauta 1983 b).

La forme de cette variation peut être approchée par une expression hyperbolique (fig. 1c). Le quota

en chlorophylle d'une cellule (QCh) est relié aux réserves intracellulaires d'un nutriment j selon la relation :

$$QCh = QChoj + (Qj - Qoj) * QChmj / (Qj + KChj) \quad (1)$$

Avec QChj : quota minimal en chlorophylle dans le cas d'une carence du nutriment j, Qj et Qoj : respectivement la réserve intracellulaire à l'instant t, et le quota cellulaire minimal.

La constante KChj (Tableau I) est calculée par ajustement, respectivement pour le cas du phosphore (KChp) et pour l'azote (KChN).

La carence en silice (Dauta 1983b) n'entraîne pas de modification notable de la teneur en chlorophylle (Coombs et al. 1976, Werner 1977).

Nutriment considéré	(+ N + P)			PHOSPHORE	
	Qchj	QchN	KChN	QchP	KChP
<i>Scenedesmus crassus</i>	430	30	- 75	70	0,15
<i>Coelastrum microsporium</i>	300	20	- 70	100	3
<i>Dictyosphaerium pulch.</i>	500	30	- 80	80	0,2
<i>Scenedesmus quadric.</i>	950	180	-115	190	1,2
<i>Fragillaria bidens</i>	900	85	-120	265	11,5
<i>Anabaena cylindrica</i>	120	pas de réduction		50	1,4
<i>Pediastrum boryanum</i>	1120	100	-172	300	7
<i>Monoraphidium minutum</i>	114	20	-28	43	16

Tableau I. Paramètres relatifs aux quotas en chlorophylle.

ORIGINE DU MILIEU	ESPECE TESTEE									
	S. c	C. m	D. p	S. q	F. b	A. c	P. b	M. m		
S. c	0	-	0	0	-	+	-	-	-	-
C. m	0	0	0	-	0	+	-	-	-	-
D. p	0	0	0	-	-	0	0	-	-	-
S. q	-	-	0	0	+	+	+	-	-	-
F. b	0	-	0	-	0	+	-	-	-	-
A. c	0	-	-	+	+	0	-	+	-	-
P. b	0	-	0	-	-	+	0	0	-	-
M. m	0	-	-	0	0	+	+	-	0	-

Tableau II. Test d'inhibition interspécifique.

O : pas d'inhibition, ou inhibition non significative. + ou - : inhibition ou stimulation significative (pour nos résultats, jamais supérieures à 20% du taux de croissance de référence).  
S.c : *Scenedesmus crassus* C.m : *Coelastrum microsporium* D.p : *Dictyosphaerium pulchellum* S.q : *Scenedesmus quadricauda* F.b : *Fragillaria bidens* A.c : *Anabaena cylindrica* P.b : *Pediastrum boryanum* M.m : *Monoraphidium minutum*

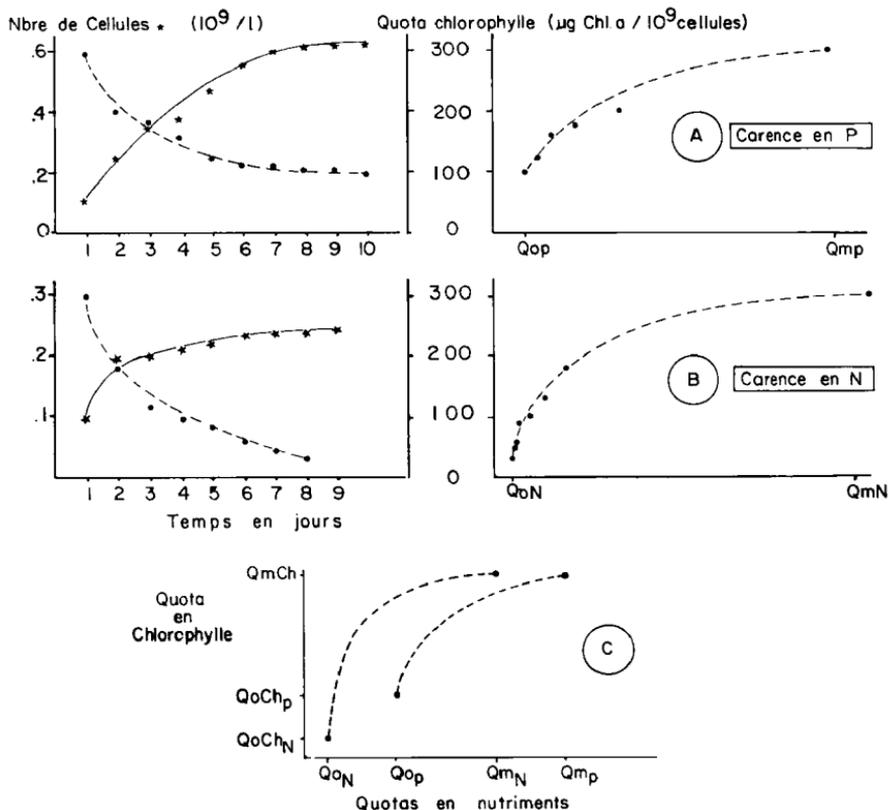


Fig. 1. Variation du quota cellulaire en chlorophylle selon la carence. (cas de *Coelastrum microsporum*). a) Carence en phosphore b) carence en azote c) relation entre réserves cellulaires en nutriments et le quota en chlorophylle : modèle proposé.

### 2.3. — Tests d'inhibition Interspécifique

Le Tableau II reporte les résultats des tests effectués : différence de croissance entre espèce poussant seule, et dans le milieu de culture d'une autre algue.

Certaines espèces paraissent peu sensibles : il s'agit de *Scenedesmus crassus* et de *Dictyosphaerium*. *Anabena* semble insensible aux autres espè-

ces. En aucun cas une baisse ou une augmentation notable du taux de croissance n'est significative.

Ces tests auraient mérité d'être réalisés dans des conditions nutritionnelles variées ; effectués ici dans le cas de cultures exponentielles, ils n'ont pas mis en évidence d'effets stimulants ou inhibiteurs importants et suffisamment nets pour être quantifiés et pris en compte par un modèle.

### 3. — Structure du modèle

#### 3.1. — Ecriture

La formulation adoptée ici combine assimilation, quotas et croissance. La figure 2 donne le schéma général du modèle.

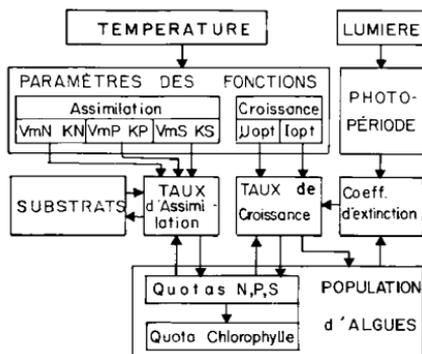


Fig. 2. Schéma du modèle.

##### 3.1.1 — Croissance.

L'évolution de la population est décrite en utilisant le taux de croissance, sous la forme d'un taux maximal affecté de facteurs de réduction pour des conditions non optimales de température (T), lumière (I) et nutriments (N, P, Si) :

$$\mu = \mu_m * RedI * RedT * RedN * RedP * RedSi \quad (2)$$

Dans ce modèle, la lumière intervient directement dans la formulation : le métabolisme du carbone (photosynthèse, respiration) est implicitement pris en compte.

Lumière et température

L'équation de Steele (1962) est utilisée pour exprimer le taux optimal de croissance lié aux conditions lumineuses :

$$\mu(I, T) = \mu_m(T) * a * I * \exp(1 - a * I),$$

et  $a = 1/I_{opt}(T)$  (3)

$\mu_m(T)$  et  $I_{opt}(T)$  sont décrits en fonction de la température selon un polynôme ajusté (Dauta 1983a).

L'atténuation de la lumière incidente (Ii) par l'ombre propre est calculée par une Loi de Beer-Lambert :

$I = I_i * \exp(K * D_{opt})$  où K est une constante liée à la géométrie du système de culture utilisé (Livansky 1979) et  $D_{opt}$  la somme des densités optiques relatives à chaque espèce.

Réduction du taux de croissance par l'état nutritionnel.

$\mu = \mu_m(I, T) * (Q_j - Q_{oj}) / (Q_{mj} - Q_{oj})$  (4) où  $Q_j$ ,  $Q_{oj}$  et  $Q_{mj}$  sont respectivement, pour un nutriment J, le quota à l'instant t, le quota minimal et le quota maximal.

Une loi multiplicative des carences est utilisée, soit :

$$Red = RedN * RedP * RedSi \quad (\text{Droop 1973, Lehman et al. 1975}).$$

##### 3.1.2 — Assimilation et stockage intracellulaire des nutriments.

La vitesse d'assimilation des nutriments est contrôlée à la fois par la concentration de l'élément J ( $S_j$ ) dans le milieu de culture (Loi de Michaelis-Menten) et par le stock intracellulaire  $Q_j$ , soit :

$$V_j = V_{mj} * [S_j / (S_j + K_j)] * [(Q_{mj} - Q_j) / (Q_{mj} - Q_{oj})] \quad (5)$$

$$dS_j = -V_j * N \text{ et } dQ_j = V_j - \mu * Q_j \quad (6)$$

La vitesse maximale d'assimilation ( $V_{mj}$ ) et la constante de demi-saturation ( $K_j$ ) sont décrites pour  $NO_3$ ,  $PP_0_4$  et  $SiO_2$ , en fonction de la température, par un polynôme ajusté (Dauta 1983b).

Pour l'azote, le cas d'*Anabaena* est traité séparément par le modèle. La fixation de l'azote élémentaire  $N_2$  est décrite de façon implicite, et sans doute justement criticable : si la concentration en nitrate s'abaisse au dessous d'une valeur seuil fixé à 0, 2  $\mu g \cdot at \cdot l^{-1}$ , le modèle considère que *Anabaena* utilise  $N_2$  comme substrat, et que son quota cellulaire en azote tend vers le stock maximal. Cette extrapolation est basée, d'une part sur le fait que de très faibles concentrations en azote nitrique inhibent l'induction d'hétérocystes (Horne et al. 1979) et bloquent la formation de nitrogénase (Ogawa et Carr 1969), d'autre part sur le fait que la croissance est

peu affectée par la limitation en azote nitrique ou ammoniacal (Cobb et Myers 1964).

### 3.1.3. — *Teneurs en chlorophylle.*

De notables variations dans la composition des cellules sont enregistrées lors de carences en éléments nutritifs (Rhode 1948, Holmes 1966), produisant des effets plus marqués pour l'azote (Gramms et Boyle 1972, Healey et Hendzel 1975). L'analyse de nos résultats montre que la teneur en chlorophylle (QCh) peut être relié aux réserves en azote (QN) ou phosphore (QP) selon une loi hyperbolique, soit :

QCh = valeur Minimale de l'équation (1) appliquée à N et P (7).

### 3.2. — Variables

Les variables des forçage introduites par le calcul sont l'intensité lumineuse incidente (Ii), le coefficient d'extinction lié au système de culture, et la température.

Les variations d'état caractéristiques sont :

- la population (N), en nombre de cellules. 1-1
- les quotas cellulaires en azote (Qn), en phosphore (Qp) et pour *Fragillaria*, en silice (QSi)
- les quotas en chlorophylle (QCh)
- les substrats en azote (SN), phosphore (SP) et silice (SSi) après initialisation.

Les calculs s'effectuent avec un pas de temps très cours (0, 1 à 1 heure), et les dérivés sont assimilés à des taux.

## 4. — Modélisation

Si la bonne restitution des phénomènes a pu être démontrée pour des valeurs instantanées de croissance (Dauta 1983a) ou d'assimilation (Dauta 1983b), il est indispensable de tester la validité du modèle proposé dans le cas de prédictions à long terme. De cette façon, les divers cas étudiés sont englobés : carence progressive, ajout de nutriments, ombre propre. L'évolution prédite de plusieurs populations

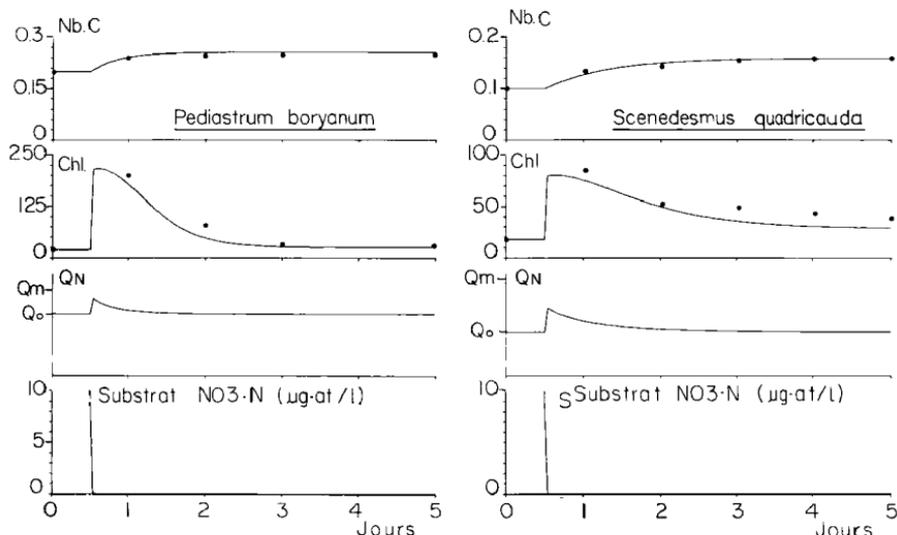


Fig. 3. Cultures monospécifiques. Carence et ajout d'azote. Cas de *Pediastrum boryanum* et de *Scenedesmus quadricauda*.

• : points mesurés — : simulation.

Nb.c : nombre de cellules en  $10^9 \cdot l^{-1}$ . Chl : chlorophylle en  $\mu g \cdot l^{-1}$ .

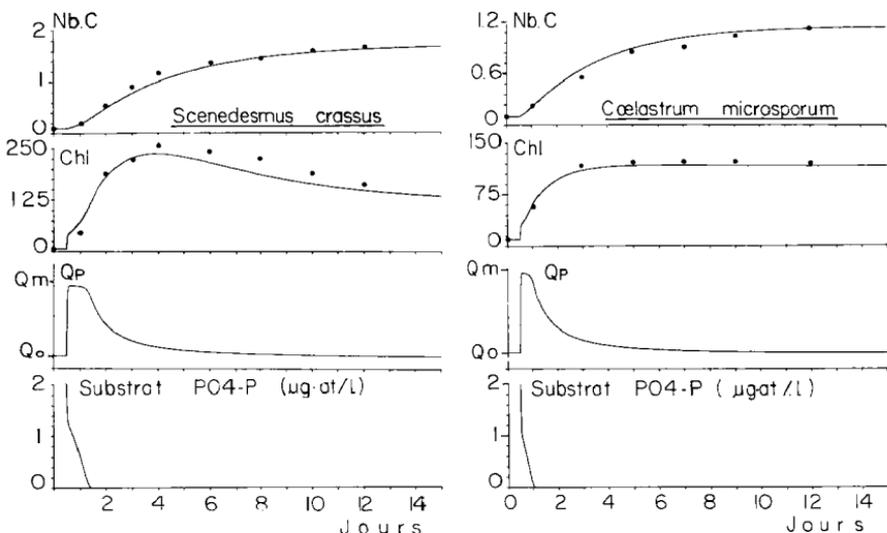


Fig. 4. Cultures monospécifiques. Carence et ajout de phosphore. Cas de *Scenedesmus crassus* et de *Coelastrum microsporium*.

• : points mesurés — : simulation.

Nb.c : nombre de cellules en  $10^9 \cdot l^{-1}$ . Chl. chlorophylle en  $\mu g \cdot l^{-1}$ .

est alors comparée aux résultats expérimentaux recueillis sur des cultures en batch, mono ou plurispécifiques.

#### 4.1. — Cultures monospécifiques limitées en nutriments

Les résultats de la modélisation sont comparés aux observations expérimentales (fig. 3 et 4).

Les points correspondants aux quotas extrêmes en chlorophylle sont bien restitués : en réalité, il ne peut en être autrement puisque ce sont les valeurs expérimentales introduites dans l'équation (1). Seules les valeurs intermédiaires sont intéressantes : le modèle restitue assez bien la baisse de chlorophylle d'une culture carencée vieillissante et un reverdissement si l'on rajoute le nutriment absent. Si la pré-

diction de ce dernier phénomène est relativement bonne quant à la valeur atteinte, la rapidité de reconstitution du stock de chlorophylle par cellule est nettement surévaluée (en 2 heures dans le cas du modèle, contre 12 à 24 heures dans la réalité).

L'évolution de la population après l'ajout est bien simulée et le découplage entre l'assimilation et la croissance est bien restitué.

#### 4.2. — Cultures plurispécifiques

##### 4.2.1. — Conditions non limitantes en nutriments

Pour des conditions non limitantes en nutriments, il est possible de calculer et de comparer les taux de croissance instantanés des espèces, et ce pour la plage de température 7-35° C et une gamme de lumière de 0 à 750  $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ . Ainsi pour chaque

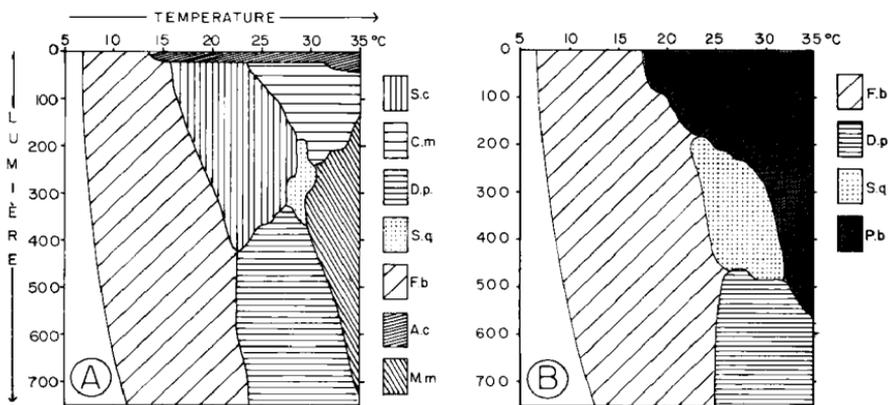


Fig. 5. Taux de croissance, combinaisons lumière - température. A) Taux de croissance instantané S.c : *Scenedesmus crassus* D.p : *Dictyosphaerium pulchellum* F.b : *Fragillaria bidens* P.b : *Pediastrum boryanum*. B) Taux d'accroissement de biomasse C.m : *Coelastrum microsporium* S.q : *Scenedesmus quadricauda* A.c : *Anabaena cylindrica* M.m : *Monoraphidium minutum*

combinaison Température-Intensité lumineuse, il est possible de déterminer l'espèce qui possède le taux de croissance le plus élevé (fig. 5a).

De 7 à 15° C, quelque soit la lumière, le taux de croissance de *Fragillaria* est supérieur à toutes les autres espèces. Le domaine des faibles lumières est favorable à *Anabaena*. A partir de 15° C, la Diatomée cède peu à peu et d'abord aux faibles lumières. Au delà de 22° C, cinq des six espèces de Chlorophycées étudiées arrivent à se distinguer : chacune devenant la plus compétitive dans une plage de Température-Lumière parfaitement délimitée. Seul *Pediastrum boryanum* n'apparaît pas, son taux de croissance maximal (= 1,25) le plaçant toujours en retrait. Cependant, l'expression de cette croissance peut être pondérée par le biovolume (B) respectif de chaque espèce ( $\mu \cdot B$ ), et exprime alors un accroissement de biomasse ; ce mode d'expression du taux de croissance avantage alors les espèces ayant des cellules de forte taille (fig. 5b) telle *Fragillaria* ou *Pediastrum* au dépens d'espèces ayant un fort taux de croissance mais de petites cellules (*Monoraphidium*).

Les figures 6a et 6b retracent la dynamique de populations plurispécifiques non limitées en nutriments et pour quatre températures.

On peut noter qu'il existe des écarts, de faible amplitude, au niveau des paramètres globaux (Densité de cellules, chlorophylle) lorsque les cultures vieillissent : la population mesurée est toujours un peu inférieure à celle prédite. La composition qualitative de la population n'est pas toujours très précisément simulée, mais les grandes tendances sont respectées : si *Fragillaria* est l'espèce la plus efficace aux faibles températures (15° C), elle est fortement concurrencée au dessus de 20° C lorsque la lumière disponible baisse.

Le rôle de la lumière de la lumière paraît effectivement prépondérant. Il est bien illustré par l'évolution des taux de croissance dans le temps, quelle que soit la température, des conditions initiales de fort éclairage (intensité lumineuse élevée et supérieure ou égale à 500  $\mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) favorisent la croissance de l'espèce la moins sensible. C'est seulement lorsque celle-ci, par son développement, aura atténué la lumière, que les autres espèces vont commencer à croître. L'élévation du taux de croissance d'*Anabaena* se produisant en dernier lieu.

L'intensité lumineuse ou bien la concentration de cellules au départ revêtent alors une grande importance. De même, l'utilisation d'un système de culture différent (variation du coefficient d'extinction

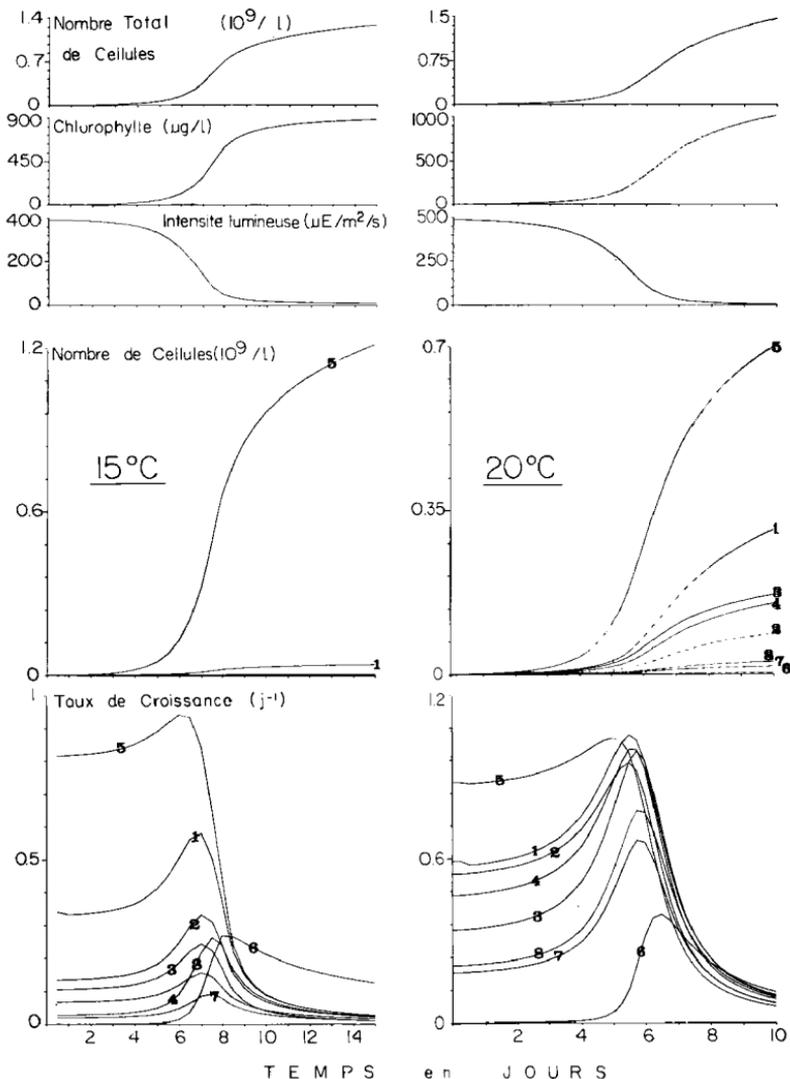


Fig. 6 a. Cultures plurispécifiques. Nutriments en excès.

Nombre initial de cellules/espèce =  $10^5$ ,  $l^{-1}$ .

1 : *Scenedesmus crassus* 2 : *Coelastrum microsporium* 3 : *Dictyosphaerium pulchellum* 4 : *Scenedesmus quadricauda* 5 : *Fragillaria bidens* 6 : *Anabaena cylindrica* 7 : *Pediastrum boryanum* 8 : *Monoraphidium minutum*

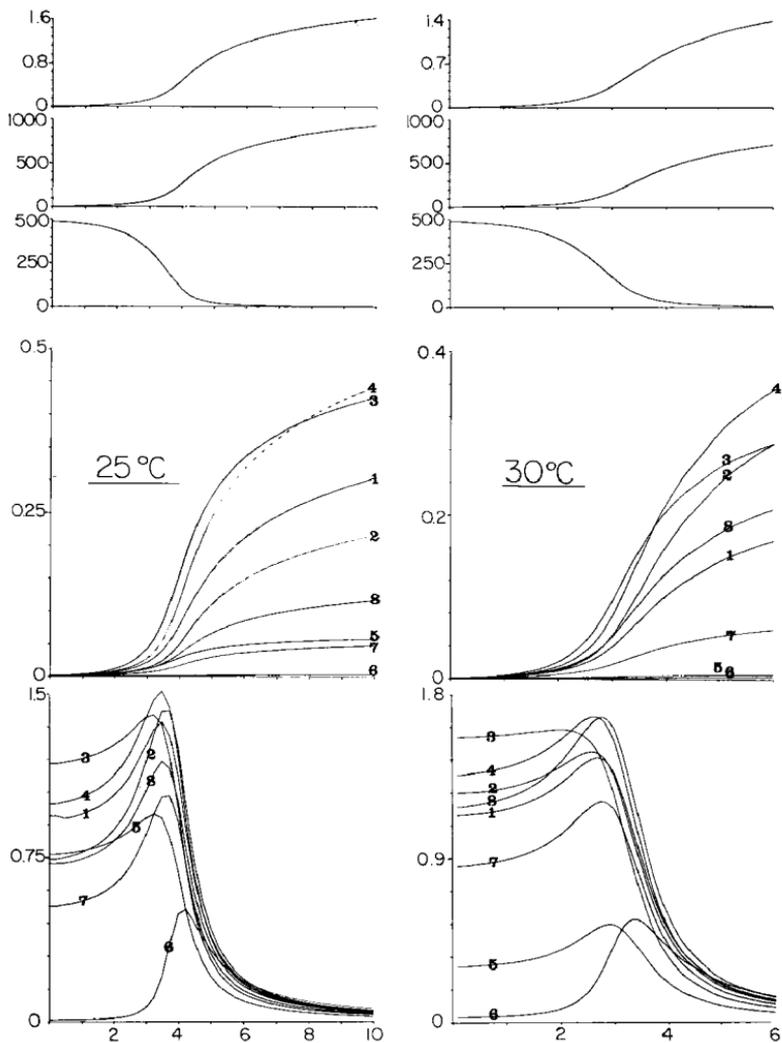


Fig. 6 b. Cultures plurispécifiques. Nutriments en excès.

Nombre initial de cellules/espèce =  $10^5 \cdot l^{-1}$ .

1 : *Scenedesmus crassus* 2 : *Coelastrum microsporium* 3 : *Dictyosphaerium pulchellum* 4 : *Scenedesmus quadricauda* 5 : *Fragillaria bidens* 6 : *Anabaena cylindrica* 7 : *Pediastrum boryanum* 8 : *Monoraphidium minutum*

de la lumière) conduirait à une autre composition qualitative de la population.

#### 4.2.2. — Conditions limitantes en nutriments.

Deux cas ont été simulés sur une population plurispécifique carencée soit en azote (fig. 7), soit en phosphore (fig. 8) et perturbée par un ajout de l'élément absent.

Tandis que l'on assiste à une consommation extrêmement rapide du nutriment rajouté et à une augmentation de la biomasse dans les jours suivants, il apparaît que la réponse de chaque espèce est une fonction complexe des capacités d'assimilation et de stockage. Cependant, cette réponse (traduite par une augmentation du nombre de cellules) peut être immédiate ou bien différée dans le temps en fonction des conditions climatiques (Lumière, Tempéra-

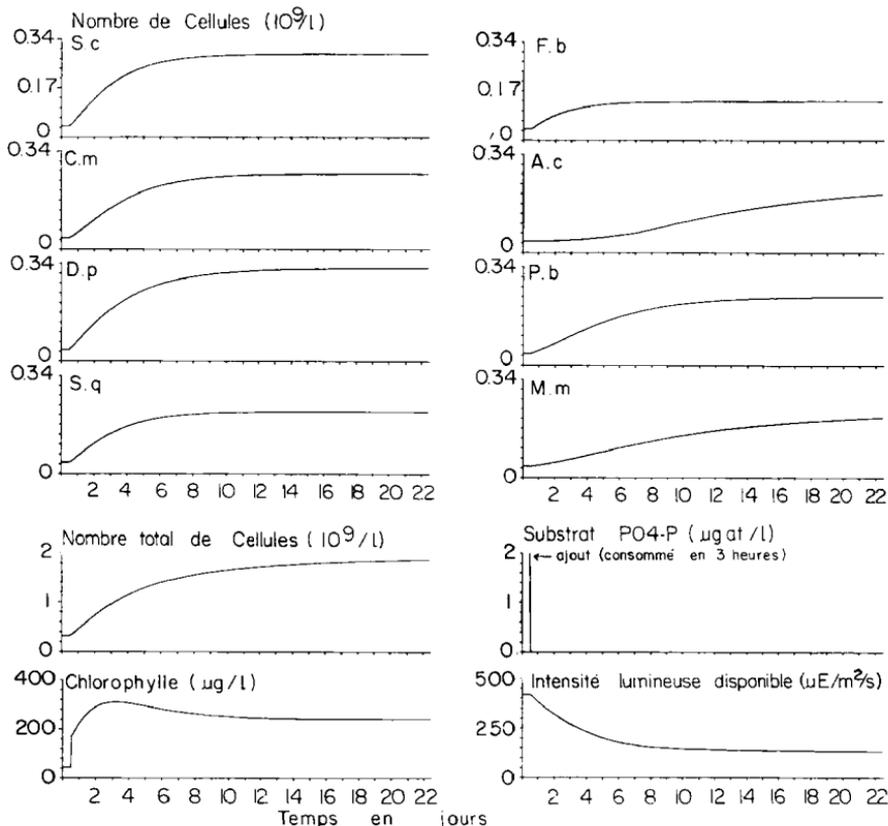


Fig. 7. Culture plurispécifique. Carence et ajout d'azote. Simulation.

S.c : *Scenedesmus crassus* C.m : *Coelastrum microsporium* D.p : *Dictyosphaerium pulchellum* S.q : *Scenedesmus quadricauda* F.b : *Fragillaria bidens* A.c : *Anabaena cylindrica* P.b : *Pediastrum boryanum* M.m : *Monoraphidium minutum*

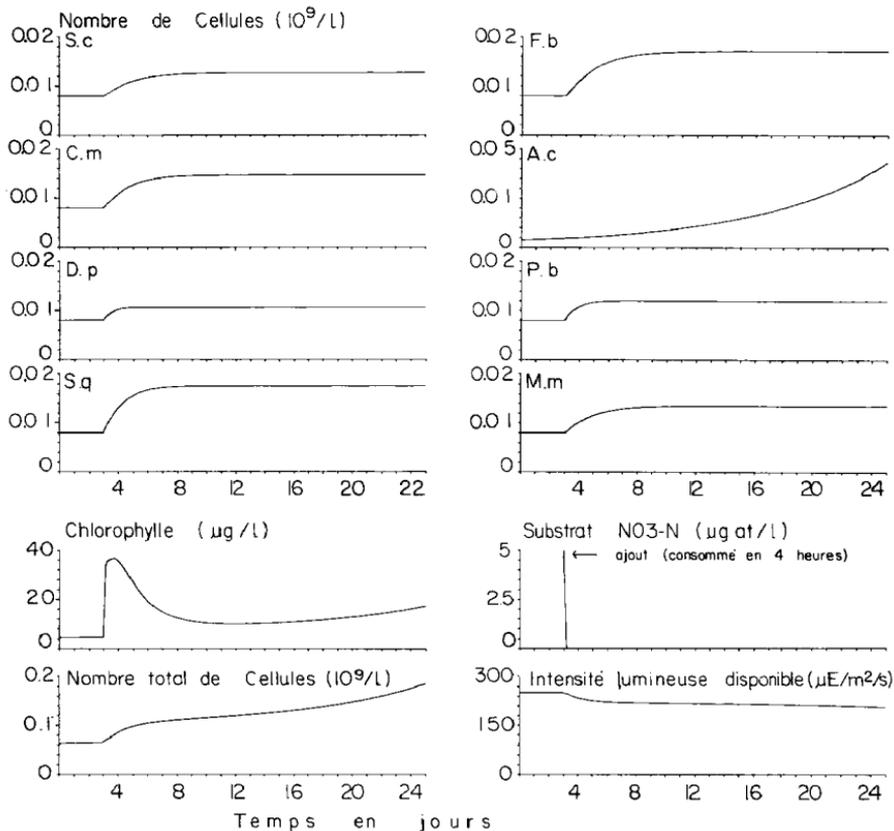


Fig. 8. Culture plurispécifique. Carence et ajout de phosphore. Simulation.

S.c : *Scenedesmus crassus* C.m : *Coelastrum microsporum* D.p : *Dictyosphaerium pulchellum* S.q : *Scenedesmus quadricauda* F.b : *Fragillaria bidens* A.c : *Anabaena cylindrica* P.b : *Pediastrum boryanum* M.m : *Monoraphidium minutum*

ture) : ce phénomène est très net dans le cas de l'ajout en phosphore, pour *Anabaena*, *Pediastrum* et *Monoraphidium* (fig. 8b).

## 5. — Discussion

La compétition entre espèces a souvent été abordée et étudiée à travers les effets d'auto et hétéro antagonisme (Tassigny et Lefevre 1971, Keating 1978), la production d'inhibiteurs de croissance (Harris 1971), les effets algostatiques (Gravila 1972). Cependant, même si ces interactions ont un effet significatif, leurs formulations en termes quantitatifs dans un modèle dynamique restent encore à établir. Les études en ce domaine sont rares et revêtent plutôt un caractère qualitatif ou descriptif, comme par exemple :

- l'effet bactérien de *Chlorella* et *Scenedesmus* (Dor 1976)
- interaction entre *Microcystis* et *Chlorella* (Lam et Silvester 1979), ou entre *Scenedesmus* et *Oscillatoria* (Mur et al. 1978). Ces derniers adoptent d'ailleurs une démarche voisine de celle présentée ici, en considérant la compétition par rapport à l'utilisation de la lumière.

Le modèle utilisé ici est axé principalement sur la dépendance de la croissance vis à vis de la lumière, de la température, de l'assimilation des nutriments et réserves intracellulaires : ces divers processus se traduisent par une compétition interspécifique.

Une approche similaire a été développée par Tilman et Kilham (1976), Jones et al. (1978) et Mickelson et al. (1979), qui comparent les résultats de cultures en batch ou semi-continues avec un modèle de compétition basé sur les nutriments.

Les modèles traitant de cultures monospécifiques sont plus nombreux, par exemple pour *Scenedesmus* et *Chlorella* (Azad et Borhardt 1970), *Selenastrum* (Toerien et Huang, 1973 a et b), *Oscillatoria* (Grenney et al. 1973), *Cryptomonas* (Cloern 1977), *Oscillatoria* (Ahlgren 1978), *Skeletonema* (Davis et al. 1978), *Nostoc* et *Selenastrum* (Brown et Harris 1978), *Monochrysis* (Burmester 1979).

Certains aspects de la croissance en culture ou de l'assimilation des nutriments sont parfois pris en compte : Falkowsky (1977) utilise une constante d'affinité lumineuse pour le taux de consommation des nitrates. L'importance de la turbulence en culture

(Krueger et Eloff 1978), de la carence en carbone (Claesson et Forsberg 1978, Marvan et Pribil 1978) et les phénomènes d'ombre propre (Myers 1953, Marvan et Pribil 1978) sont rarement intégrés aux formulations.

- Il est évident que des expressions telles la réduction du taux de croissance, ou la loi de Michaelis-Menten pour l'assimilation, ne constituent que des approches imparfaites (Brown et al. 1978). Il apparaît également que les paramètres employés dans les formulations ne sont pas exempts d'incertitude :
- selon le système utilisé pour leur détermination, batch ou chémostat (Zevenboom et Mur 1979)
  - selon le protocole adopté, Zevenboom et Mur (1978) font par exemple une distinction entre jeûne et carence.
  - au niveau de la calibration (Lederman et al. 1976)

Pour certains processus, une tendance générale peut être dégagée : par exemple, le lien entre le taux d'assimilation et le rapport surface/volume d'une cellule, ou entre les possibilités de stockage et le bio-volume. Il n'en est pas de même pour d'autres paramètres : Burmaster (1979) montre que la conception d'un taux de croissance instantané relié au quota est déficiente : lors d'un ajout en nutriment, le modèle prédit une reprise de la croissance en avance sur les observations. Ce même type de remarque peut être fait sur les résultats présentés ici, au sujet de la modélisation du quota en chlorophylle. La forme de stockage, inorganique ou organique (Goldman et Peavey 1979) et les cinétiques d'incorporation de ces pools à la matière organique vivante sont encore mal évaluées : Davis et al. (1978) utilisent une vitesse d'assimilation liée au substrat et une vitesse d'utilisation liée au stock interne de silice. Les modèles à plusieurs compartiments internes (Cloern 1976, Davis et al. 1978) sont certainement plus performants dans ce cas ; cependant, la mise en oeuvre de tels modèles suppose l'introduction de nouveaux paramètres difficiles à évaluer.

Le modèle présenté n'apporte en ces domaines que peu d'innovations, si ce n'est une inféodation de tous les paramètres à la température, et une expression de la teneur en chlorophylle, qui n'est plus considérée comme une constante mais qui devient une variable reliée à l'état nutritionnel. Tett et al. (1975) avaient également utilisé une formulation un peu analogue pour décrire le quotient chlorophylle/carbone.

La bonne adéquation des résultats de la simulation avec les données expérimentales est enregistrée pour les phénomènes suivants :

- consommation rapide des nutriments
- consommation de luxe et stockage
- croissance différée par rapport à l'assimilation
- réduction de la croissance par l'ombre propre
- baisse de la teneur en chlorophylle dans le cas de limitation sévère en nutriment
- succession des espèces sans prise en compte des effets d'auto et hétéroantagonismes.

Yoder (1979) arrive à des résultats similaires, et montre en effet qu'un modèle prenant seulement en compte la lumière et la température, et basé sur des paramètres établis expérimentalement, est souvent suffisant pour expliquer les dynamiques observées dans ses expériences de cultures en dialyse.

Ces résultats montrent qu'un tel modèle -basé sur les concepts actuels et grâce à une formulation synthétique- permet de rendre compte pour une grande part des cinétiques d'assimilation et de croissance de populations d'algues mono ou plurispécifiques. Ceci est en grande partie lié à la mise en oeuvre d'un modèle basé sur des paramètres interdépendants qui apportent fiabilité et robustesse.

Des progrès restent cependant à faire, en particulier pour les modélisations à court terme (quelques heures à un jour) dans le cas de populations carencées et perturbées par un ajout de nutriment.

Plus généralement, l'amélioration de l'aptitude de ces modèles à simuler la dynamique de peuplements phytoplanktoniques dans des conditions très diverses suppose :

— la recherche d'une formulation, simple mais généralisable, des processus écophysologiques qui contrôlent la croissance et le déclin des populations. Il convient en particulier de baser cette formulation sur des paramètres accessibles aux mesures de terrain, en recherchant les corrélations entre les paramètres et leur signification.

— en conséquence, le développement d'études expérimentales destinées à mieux comprendre les variations de la composition biochimique des algues et leurs effets sur les fonctions métaboliques.

Il est ainsi facile de démontrer que les modèles de simulation - en dehors de leur utilisation en tant qu'outils de prédiction et de synthèse des connaissances - peuvent jouer un rôle interactif en indiquant au chercheur les phénomènes à préciser et à mieux définir.

#### Travaux cités

- Ahlgren (G.). 1978. — Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture. 2. Dependence of growth constants on temperature. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21 : 88-102.
- Azad (H.S.) & Borchardt (J.A.). 1970. — Variations in phosphorus uptake by algae. *Environ. Sci. Technol.*, 4 (9) : 737-743.
- Belyamyn (V.N.) & Kowrov (B.G.). 1968. — Mathematical model of biosynthesis in a light-limited microalgal culture. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR.*, 179 : 1463-1466.
- Brown (E.J.), Harris (R.F.) & Koonce (J.F.). 1978. — Kinetics of phosphate uptake by aquatic microorganisms : deviations from a simple Michaelis-Menten equations. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (1) : 26-34.
- Brown (E.J.) & Harris (R.F.). 1978. — Kinetics of algal transient phosphate uptake and cell quota concept. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (1) : 35-40.
- Brunel (L.), Dauta (A.) & Guerri (M.M.). 1982. — Croissance algale : Validation d'un modèle à stock à l'aide de données expérimentales. *Annls Limnol.* 18 (2) : 91-100.
- Burmester (D.E.). 1979. — The unsteady continuous culture of phosphate-limited *Monochrysis lutheri* Droop. experimental and theoretical analysis. *J. Exp. Mar. Ecol.*, 39 (2) : 167-186.
- Caperon (J.). 1967. — Population growth in microorganisms limited by food supply. *Ecology*, 48 : 715-722.
- Chu (S.P.). 1942. — The influence of the mineral composition of the medium on the growth plankton algae. Part. I. Methods and culture media. *J. Ecol.*, 30 : 284-325.
- Chu (S.P.). 1943. — The influence of the mineral composition of the medium on the growth of plankton algae. Part. II. The influence of the concentration of inorganic nitrogen and phosphate phosphorus. *J. Ecol.*, 31 (2) : 109-148.
- Claesson (A.) & Forsberg (A.). 1978. — Algal assay procedure with one or five species. *Ministat. Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21 : 21-30.
- Cloern (J.E.). 1977. — Effects of light intensity and temperature on *Cryptomonas ovata* (Cryptophyceae) growth and nutrient uptake rates. *J. Phycol.*, 13 (4) : 389-395.
- Cobb (H.D.) & Myers (J.). 1965. — Comparative studies of nitrogen fixation and photosynthesis in *Anabaena cylindrica*. *Am. J. Bot.*, 51 : 733-762.
- Coombs (J.), Darley (X.M.), Holm-Hansen (O.) & Volcani (B.E.). 1976. — Chemical composition of *Navicula pelliculosa* during silicon-starvation synchrony. *Pl. Physiol.*, 42 : 1601-1606.
- Dauta (A.). 1983a. — Conditions de développement du phytoplankton. Etude comparative du comportement de huit espèces en culture. I. Détermination des paramètres de croissance en fonction de la lumière et de la température. *Annls Limnol.*, 18 (3) : 217-262.
- Dauta (A.). 1983b. — Conditions de développement du phytoplankton. Etude comparative du comportement de huit espèces en culture. II. Role des nutriments : Assimilation et stockage intracellulaire. *Annls Limnol.*, 18 (3) : 263-292.
- Davis (C.O.), Bretnier (N.F.) & Harrison (P.J.). 1978. — Continuous culture of marine diatoms under silicon limitation. 3. A model of Si-limited diatom growth. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (1) : 41-52.
- Dor (I.). 1976. — Why *Chlorella* and *Scenedesmus* are the dominant algae in the wastewaters over the world : a hypothesis. In *Proceedings of the 7th Scientific conference of the Israel Ecological Society*. Tel Aviv. Publ. by IES, Tel. Aviv., p. : 13-25.
- Droop (M.R.). 1968. — Vitamin B12 and marine ecology. 4. The kinetics of uptake, growth and inhibition in *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) : 264-273.
- Dugdale (R.C.). 1967. — Nutrient limitation in the sea : dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 685-695.

- Eppley (R.W.), Rogers (J.N.) & McCarthy (J.J.). 1969. — Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 912-920.
- Falkowski (P.G.). 1977. — A theoretical description of nitrate uptake kinetics in marine phytoplankton based on biosubstrate kinetics. *J. Theor. Biol.*, 64: 375-379.
- Goldman (J.C.) & Peavey (D.G.). 1979. — Steady-state growth and chemical composition of the marine Chlorophyte *Dunaliella tertiolecta* in nitrogen-limited continuous cultures. *Appl. Environ. Microbiol.*, 38 (5): 894-901.
- Gramm (W.C.) & Boyle (W.C.). 1972. — Reflectance and transmittance characteristics of selected green and blue-green algae. *Water Res.*, 6(12): 1433-1444.
- Gravilla (L.). 1972. — Aspecte competitive la algae. *Bull. Cercet. Piscic.*, 31(1-2): 31-38.
- Grenney (W.S.), Bella (D.A.) & Curl (H.C.). 1973. — A theoretical approach to interspecific competition in phytoplankton communities. *Am. Nat.*, 107 (955): 485-425.
- Harris (D.O.). 1971. — Growth inhibitors produced by the green algae (Volvocaceae). *Arch. Mikrobiol.*, 76(1): 47-50.
- Healey (F.P.) & Hendzel (L.L.). 1975. — Effects of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostats. *J. Phycol.*, 11 (3): 303-309.
- Holmes (R.W.). 1966. — Light microscope observations on cytological manifestation of nitrate, phosphate and silicate deficiency in four marine centric Diatoms. *J. Phycol.*, 2: 136-140.
- Horne (A.J.), Sandusky (J.C.) & Carmiggelt (G.J.W.). 1979. — Nitrogen fixation in Clear Lake, California. 3. Repetitive sygnaptic sampling of the *Aphanizomenon* blooms. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (2): 316-328.
- Jones (K.J.), Tett (P.), Wallis (A.C.) & Wood (W.C.B.). 1978. — Investigation of a nutrient-growth model using a continuous culture of natural phytoplankton. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 58(4): 923-921.
- Keating (K.I.). 1978. — Blue green algae inhibition of diatom growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure. *Science*, 199: 971-973.
- Krueger (G.H.J.) & Eloff (J.N.). 1978. — The effect of agitation and turbulence of the growth medium on the growth and viability of *Microcystis*. *J. Limnol. Soc. South Afr.*, 4(1): 69-74.
- Lam (C.W.Y.) & Silvester (W.B.). 1979. — Growth interactions among blue-green (*Anabaena Oscillarioides*, *Microcystis aeruginosa*) and green (*Chlorella* sp.) algae. *Hydrobiologia*, 63(2): 135-143.
- Lederman (T.C.), Hornberger (G.M.) & Kelly (M.G.). 1976. — The calibration of a phytoplankton growth model using batch culture data. *Water Air Soil Pollut.*, 5 (4): 431-442.
- Lehman (J.T.), Botkin (D.B.) & Likens (G.E.). 1975. — The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 20: 343-364.
- Livansky (K.). 1979. — Productivity of algal suspensions in cultivation systems with different geometry. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)*, 56 (3): 339-346.
- Marvan (P.) & Pribil (S.). 1979. — Factors limiting the growth of algal cultures. In *Algal and Monitoring Eutrophication*, Marvan P., Pribil S., Lhotsky O. (Eds.), E. Schweizerbart, Stuttgart, p: 47-56.
- Mickelson (M.J.), Maske (H.) & Dugdale (R.C.). 1979. — Nutrient-determined dominance in multispecies chemostat cultures of Diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (2): 298-315.
- Mur (L.R.), Gons (H.J.) & Van Lier (L.). 1978. — Competition of the green alga *Scenedesmus* and the blue-green alga *Oscillatoria*. *Mitt. Internat. Verein. Limnol. Oceanogr.*, 21: 473-479.
- Myers (J.T.). 1953. — Growth characteristics of algae in relation to the problem of mass culture. In *Algal Culture from Laboratory to Pilot Plant*. Burlew J.S., (ed.), Carnegie Institution of Washington Publication, 600: 37-54.
- Nyholm (N.). 1979. — A mathematical model for growth of phytoplankton. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21: 193-206.
- Ogawa (R.E.) & Carr (J.F.). 1969. — The influence of nitrogen on heterocyst production in blue-green algae. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 342-351.
- Rodhe (W.). 1948. — Environmental requirements of freshwater phytoplankton algae. Experimental studies in the ecology of phytoplankton. *Symb. Bot. Upsal.*, 10 (1): 1-149.
- Steele (J.H.). 1962. — Environment control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 7: 137-150.
- Tassigny (M.) & Lefevre (M.). 1971. — Auto-, hétéroantagonisme et autres conséquences des excretions d'algues d'eau douce ou thermale. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 (1): 26-38.
- Tett (P.), Cottrel (J.C.), Trew (D.O.) & Wood (B.J.B.). 1975. — Phosphorus quota and the chlorophyll: carbon ratio in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 20 (4): 587-603.
- Tilman (D.) & Kilham (S.S.). 1976. — Phosphate and silicate growth and uptake kinetics if the Diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semi-continuous culture. *J. Phycol.*, 12: 375-383.
- Toerien (D.F.) & Huang (C.H.). 1973. — Algal growth prediction using growth kinetics constants. *Wat. Res.*, 7: 1673-1681.
- Werner (D.). 1977. — Silicate metabolism. In: *The Biology of Diatoms.*, Werner D., (ed.), *Botanical Monographs.*, 13: 111-149.
- Yoder (J.A.). 1979. — A comparison between the cell division rate of natural populations of the marine Diatom *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve grown in dialysis culture and that predicted from a mathematical model. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (1): 97-106.
- Zevenboom (W.) & Mur (L.R.). 1978. — N-uptake and pigmentation of N-limited chemostat cultures and natural populations of *Oscillatoria agardhii*. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21: 261-274.
- Zevenboom (W.) & Mur (L.R.). 1979. — Influence of growth rate on short term and steady-state nitrate uptake by nitrate-limited *Oscillatoria agardhii*. *Fems Microbiol. Lett.*, 6 (4): 208-212.