

ECOTRON - EMBIEZ 8 - MODELISATION DE LA PRODUCTION D'ORGANISMES
PLANCTONIQUES DANS LES BASSINS.

par

P. NIVAL , G. MALARA

Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer.

R E S U M E

Le choix des conditions de culture les mieux adaptées à un résultat donné dans les bassins de culture est un problème difficile, qui est généralement résolu par des estimations subjectives. On peut rechercher ces conditions à l'aide d'un modèle mathématique.

Nous avons tenté de construire un modèle prenant en compte les caractéristiques physiques et biologiques des bassins. Cependant on ne dispose pas de données suffisantes sur les propriétés physiologiques des différents groupes d'organismes recensés pour les faire intervenir tous. Nous avons étudié le système composé de sels nutritifs, de phytoplancton, de copépodes herbivores et de rotifères auxquels nous avons ajouté des algues benthiques.

En faisant l'hypothèse de l'existence de trois éléments (phyto - zooplancton - sels nutritifs), on peut montrer que lorsque le système est en équilibre dans les bacs, la biomasse de zooplancton sera d'autant plus grande que la dilution est importante (entre 0,0052 et 0,1 j^{-1}).

Lorsqu'on ne regroupe pas les éléments en ces trois catégories, l'état d'équilibre final du système est une population abondante d'algues benthiques. Cependant on retrouve le résultat précédent : le doublement du flux d'eau utilisé (de 833 l/h à 1666 l/h) entraîne un accroissement de la valeur du maximum de copépodes dans le bac 2. De même le nettoyage des algues dans les bacs conduit à une augmentation sensible de la biomasse des herbivores.

Les simulations faites avec ce modèle montrent qu'il est important de limiter la croissance des algues fixées et d'utiliser un taux de dilution important. Elles mettent en évidence qu'il est nécessaire d'acquérir des informations sur la physiologie des algues benthiques, des rotifères et sur les phénomènes d'adaptation alimentaire.

A B S T R A C T

Choosing the best conditions for the cultivation of plankton in tanks is a difficult deal, which is generally solved by means of subjective estimations. A better way of looking for these conditions is the use of a mathematical model.

We have tried to built a model that accounts for the physical and biological characteristics of the tanks. The data concerning the physiological characteristics of the different group of organisms encountered are too scarce to allow all of them to be taken into account. The system studied here is composed of nutrients, phytoplankton, herbivorous copepods and rotifers to which benthic algae have been added.

With the hypothesis of 3 elements (phyto - zooplankton - nutrients) it can be showed that when an equilibrium is reached by the system in the tanks, the higher the dilution (from 0,0052 to 0,1 j^{-1}), the more abundant will be the zooplankton biomass.

If the various elements are not divided into these 3 groups, the final state of the system is an abundant population of benthic algae. However, the former result again appears : an increase by a factor 2 of the waterflow (from 833 to 1666 l/h) induce an increase of the maximal copepod biomass in N°2 tank. In the same way, cleaning off the algae from the tanks leads to a definite increase of the biomass of herbivores.

Simulations made by means of this model show the importance of limiting the growth of benthic algae and using a strong dilution rate. They show that it is very important to acquire informations concerning the physiology of benthic algae, rotifers and the feeding adaptation mechanisms.

M O T S - C L E S : Phytoplancton, Zooplancton, Culture, Modèle mathématique.

K E Y S W O R D S : Phytoplankton, Zooplankton, Culture, Mathematical model.

INTRODUCTION

Munis de deux bassins d'environ 40 m³ et de substances nutritives nous devons déterminer les conditions dans lesquelles les bassins produiraient du plancton de façon optimale pour alimenter des élevages de bivalves. Grâce à l'expérience de cultures de phytoplancton naturel acquise à Villefranche nous avons pu construire un modèle simple de relations sels nutritifs-phytoplancton-zooplancton pour fixer les conditions initiales d'une expérience de production. Bien que la prédiction soit le but ultime que l'on assigne au processus de modélisation, dans le cas de l'expérience des Embiez, pour laquelle les conditions physiques sont assez simples, les simulations basées sur l'utilisation de coefficients des fonctions biologiques estimés, ont fourni une première approximation qui a été suivie dans ses grandes lignes. Comment modifier les conditions (débit d'eau, concentration en sel nutritif dans l'enrichissement, proportion des différents sels, ...) pour améliorer le rendement des bacs ? Se poser une telle question revient à chercher un point dans un espace à n dimensions (les n paramètres sur lesquels l'expérimentateur peut agir). On s'adresse en effet à un système suffisamment complexe pour que l'intuition ou l'expérience acquise ne soit plus suffisante pour répondre. On conçoit parfaitement que la possession d'un modèle le plus parfait possible du peuplement des bassins, des relations entre ses composants et de leur sensibilité aux agents physiques permette de rechercher les meilleures conditions.

Nous présenterons ici quelques propriétés du modèle initial et des simulations fournies par un modèle plus complexe qui est cependant encore loin du paradigme dont nous venons de parler.

I. LE SYSTEME DE CULTURE

Comme l'ont montré RIVA et VICENTE (1978) le système est constitué de deux bassins en béton reliés entre eux. Ils sont profonds de 1,80m et ont une surface ouverte de 3,4 x 5,5m. Un flux d'eau de mer les traverse. Le débit d'eau adopté dans le premier bac est de l'ordre de 800 l.h⁻¹. Le trop plein du premier bac se déverse en partie dans le second bac, le reste allant vers un bassin aménagé dans la lagune. Le flux d'eau traversant le 2ème bac est de l'ordre de 200 l.h⁻¹. Un enrichissement en sels nutritifs est apporté dans le courant d'eau affluent. L'ensemble peut être grossièrement comparé à un chémostat, à deux différences près : 1. les facteurs physiques tels que l'énergie

lumineuse, la température, la salinité peuvent varier ; 2. l'eau affluente n'est pas homologue d'un milieu nutritif puisqu'il s'agit d'eau de mer enrichie en sels nutritifs contenant tout son peuplement d'origine. Les organismes se développant dans les bacs sont convenablement homogénéisés par des aérateurs.

2. CARACTERES DE L'EVOLUTION DES BIOMASSES OBSERVEE DANS LES DEUX BACS

Nous avons vu dans l'exposé sur le développement du phytoplancton dans le bac 1 (NIVAL et al. 1978) que la culture n'était pas monospécifique, et qu'elle contenait en outre des éléments du microplancton animal. C'est donc à un système complexe que l'on s'adresse : diatomées, péridiniens, cellules nannoplanctoniques, bactéries, ciliés, tintinnides, rotifères et nauplius de copépodes. On a pu en outre observer un fort développement des algues fixées aux parois.

On ne possède pas actuellement de données suffisantes sur la physiologie de ces catégories pour espérer pouvoir représenter leur dynamique.

Bien que les cellules nannoplanctoniques soient très abondantes, leur masse n'est pas importante : la relation entre volume et poids de carbone par cellule établie par STRATHMAN (1967) permet d'estimer que les petites cellules ($< 5 \mu$) représentent au maximum $180 \mu\text{g C.l}^{-1}$, les cellules de 5 à 10μ , $540 \mu\text{g C.l}^{-1}$, tandis que les cellules de *Skeletonema costatum* atteignent $6000 \mu\text{g C.l}^{-1}$. Les Tintinnides et les Ciliés sont peu représentés, aussi ne les prendrons nous pas en compte bien que leur effet sur l'évolution des petites particules puisse être important (RASSOULZADEGAN 1975). Par contre les rotifères atteignent une masse très considérable au moment de leur maximum : $700 \mu\text{g.l}^{-1}$ (avec 3900 individus par litre). Pendant la période d'observation du bac 1, les copépodes ne montraient pas de développement notable. L'absence de données pour le bac 1 ne nous permet pas de savoir si leur biomasse a augmenté comme dans le bac 2.

La dynamique de l'azote dans le phytoplancton est celle qui est la mieux documentée, aussi considérerons-nous l'évolution de la masse de cet élément dans les différents éléments du système. Nous avons converti les différentes * données (dosages ou comptages) obtenues pour le bac 1 et 2 en masses d'azote pour constituer la figure 1. Nous n'avons pas fait figurer les valeurs d'azote sous forme inorganique dont le dosage n'était pas suffisamment fiable pendant la première partie de l'expérience. L'utilisation de coefficients moyens pour les conversions en quantité d'azote entraîne probablement une grande imprécision sur les ordonnées des points, mais nous chercherons seulement dans cette figure quelques traits caractéristiques de l'évolution des paramètres.

* Pour le phytoplankton (P,P') on a adopté: masse d'azote ($\mu\text{g at l}^{-1}$) = 0.7044 masse de chlorophylle ($\mu\text{g Chl.l}^{-1}$) : relations moyennes classiques $\text{mg C} = 56 \text{ mg Chl}$ et entre éléments C:N soit 106:16 en atomes ; Pour les rotifères (R,R') la mesure de taille moyenne des individus permet de calculer un volume de $0.6 \cdot 10^6 \mu^3$ par individu. La comparaison de cet organisme avec un copépode du genre *Centropages* de $26 \mu\text{g}$ de poids sec et de $35 \cdot 10^6 \mu^3$ de volume permet de leur attribuer un poids d'azote de $0,0032 \mu\text{g at N.animal}^{-1}$. Nous avons multiplié par 100 les estimations de l'abondance des rotifères pêchés au filet dans le bac 2. Quant aux copépodes, en les assimilant à des *Acartia clausi* de $10 \mu\text{g}$ de poids sec par individu, on peut calculer pour chacun d'eux un poids de $0,0714 \mu\text{g at N}$, en adoptant une valeur moyenne de 10% d'azote dans le poids sec (NIVAL et MALARA, 1974).

On remarque la montée rapide de la concentration en phytoplancton dans le bac 1 (P) jusqu'au plateau, puis la descente aussi rapide que la montée. Dans le bac 2, sa concentration (P') n'atteint pas des valeurs aussi élevées mais si on regarde les valeurs relatives, il semble qu'au début de la croissance l'augmentation est plus rapide dans le bac 2 que dans le bac 1. La concentration en phytoplancton dans le bac 2 revient très tôt à des valeurs faibles. Les quelques comptages de rotifères suggèrent que la concentration de ces organismes atteint son maximum d'abord dans le second bac (R'), puis dans le premier (R). Remarquons que l'évolution des rotifères dans le bac 1 est pratiquement inverse de celle du phytoplancton. Les copépodes (C) se développent lentement et culminent vers le 40^{ème} jour. Notons les ordres de grandeur de quelques maxima : celui du phytoplancton dans le bac 1 : $18 \mu\text{g at N.l}^{-1}$, celui des rotifères dans le même bac : $12 \mu\text{g at N.l}^{-1}$; enfin celui des copépodes dans le bac 2 : $2 \mu\text{g at N.l}^{-1}$.

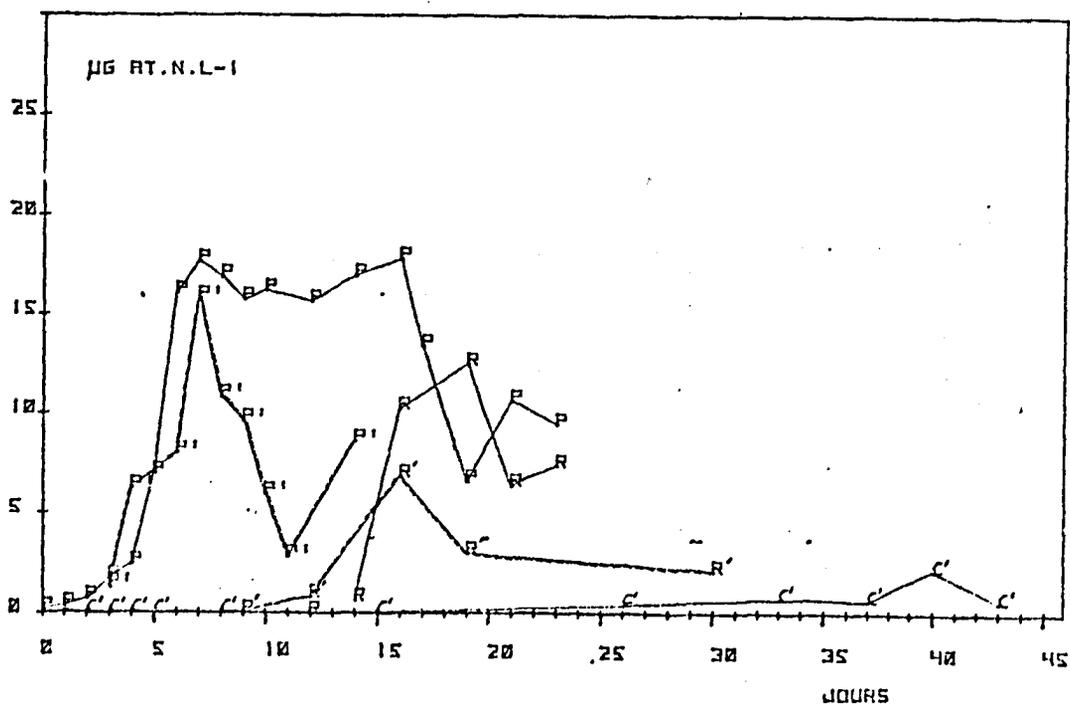


Fig. 1 - Evolution des paramètres dans les bassins des Embiez du 27-4-77 au 20-5-77. P, R : Phytoplancton et Rotifères dans le bac 1 ; P', R', C' : Phytoplancton, Rotifères et Copépodes dans le bac 2.

3. STRUCTURE DES MODELES ET HYPOTHESES

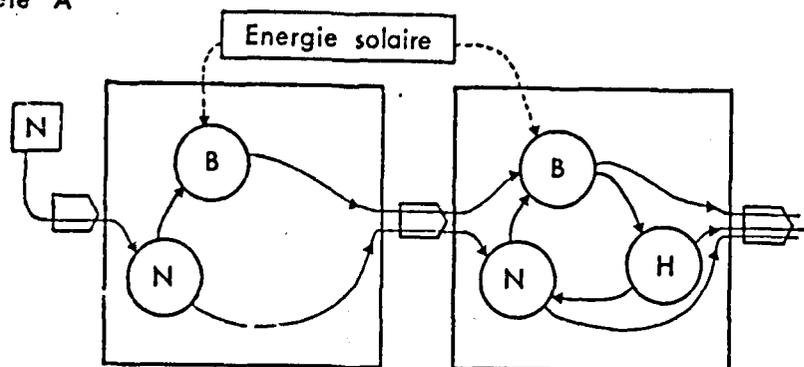
Nous pouvons considérer deux types de schéma pour représenter la structure de relations dans le système :

1 - dans le plus simple des cas on peut faire l'hypothèse que toutes les espèces se comportent de la même façon et ne considérer que deux grandes catégories d'organismes vivants : le phytoplancton et les copépodes herbivores (fig. 2A) : modèle A ;

2 - Dans un schéma plus complexe et correspondant plus à la réalité nous considérerons que le zooplancton est constitué de deux entités physiologiques différentes : les copépodes et les rotifères (fig. 2B) : modèle B.

On peut remarquer que dans ces modèles on ignore la matière organique particulaire, la matière organique dissoute et les bactéries.

Modèle A



Modèle B

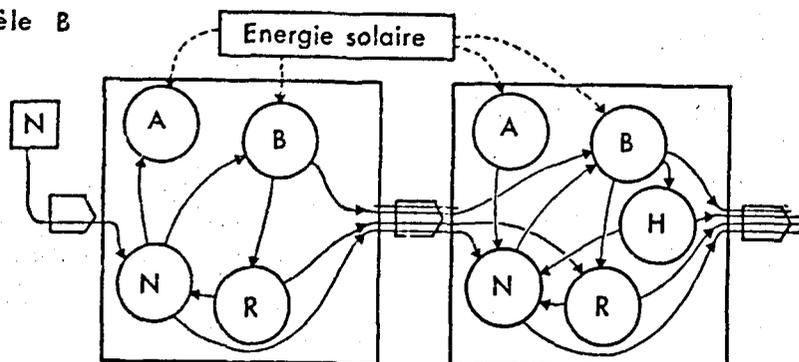


Fig. 2 - Représentation schématique des relations entre les éléments du système constitué par les deux bassins. Les éléments extérieurs aux carrés représentent des variables dont l'évolution est imposée. Les flèches larges symbolisent les contrôles des débits d'eau.

On doit diviser les variables étudiées en variables indépendantes et variables forcées. L'évolution de ces dernières est imposée par les événements qui se produisent à l'extérieur du système (représentés à l'extérieur des carrés schématisant les bassins). Nous avons fait l'hypothèse que l'énergie lumineuse et la concentration de l'enrichissement dans l'eau affluente étaient les deux variables forcées importantes. Cependant dans les simulations suivantes nous considérerons qu'elles ont une valeur moyenne constante au cours de l'expérience.

Nous admettrons que les phénomènes importants peuvent se dérouler à l'échelle de l'heure de telle sorte que nous devons représenter les activités diurnes des organismes se développant dans le bassin. Nous nous placerons généralement dans les conditions d'une journée de 12 h. Nous ne considérerons ici que la dynamique de l'azote en ignorant les effets des autres sels nutritifs.

Le tableau 1 donne les éléments du bilan des différentes variables pour les deux modèles. La vitesse de croissance, résultante du bilan, est généralement égale aux gains (assimilation de sels nutritifs pour le phytoplancton, assimilation de nourriture pour le zooplancton) moins les pertes de nature biologique (broutage pour le phytoplancton, excrétion et mortalité pour le zooplancton) ou de nature physique (dilution).

TABLEAU 1

ELEMENTS DU BILAN DE CHAQUE VARIABLE

MODELE A

Bac 1 : variation

- du phytoplancton = croissance - dilution
- des sels nutritifs = apport - dilution - consommation

Bac 2 : Variation

- du phytoplancton = croissance - dilution + apport du bac 1
- des sels nutritifs = apport du bac 1 - dilution - consommation + excrétion du zooplankton = croissance - mortalité - excrétion - dilution.

MODELE B

Bac 1 : variation

- du phytoplancton = croissance - broutage des rotifères - dilution
- des sels nutritifs = apport - dilution - consommation par le phytoplancton - consommation par les algues benthiques + excrétion par les rotifères
- des rotifères = croissance - mortalité - excrétion - dilution des algues fixées = croissance

Bac 2 : variation

- du phytoplancton = croissance - broutage par les copépodes - broutage par les rotifères + apport du bac 1 - dilution
- des sels nutritifs = apport du bac 1 - dilution - consommation par le phytoplancton - consommation par les algues fixées + excrétion par les rotifères + excrétion par les copépodes
- des rotifères = croissance - mortalité - excrétion + apport du bac 1 - dilution
- des copépodes = croissance - mortalité - excrétion - dilution
- des algues fixées = croissance

Le tableau 2 donne les équations différentielles et les équations annexes qui expriment ces bilans.

Tableau 2

Modèle A

Bac 1

Phytoplancton	$\frac{dB}{dt} = kB - \alpha B$
Sels nutritifs	$\frac{dN}{dt} = \alpha(N_0 - N_1) - k \cdot B_1$

Bac 2

Phytoplancton	$\frac{dB'}{dt} = k'B' - \alpha(B-B') - g HB$
Sels nutritifs	$\frac{dN'}{dt} = \alpha(N-N') - k'B' + eH$
Zooplancton	$\frac{dH}{dt} = \omega g HB' - CH - \alpha H - eH$

où $\alpha = \frac{v}{V}$; $k = \frac{k_{max} \cdot N}{K+N}$; $k' = \frac{k_{max} \cdot N'}{K+N'}$; $g = \frac{R_{max}}{B'} (1 - e^{-\delta(B'-B'_0)})$

Les autres coefficients sont des constantes.

Modèle B

Bac 1

Phytoplancton	$\frac{dB}{dt} = k_1 B - \alpha B - g_r BR$
Sels nutritifs	$\frac{dN}{dt} = \alpha(N_0 - N) - k_1 B - k_2 A + e_r R$
Rotifères	$\frac{dR}{dt} = \omega_r g_r BR - \alpha R - C_r R - e_r R$
Algues fixées	$\frac{dA}{dt} = k_2 A$

Bac 2

Phytoplancton	$\frac{dB'}{dt} = k_1' B' - g HB' + g_r B'R' + \alpha(B-B')$
Sels nutritifs	$\frac{dN'}{dt} = \alpha(N-N') - k_1' B' - k_2' A + eH + e_r R'$
Rotifères	$\frac{dR'}{dt} = \omega_r g_r' B'R' - C_r R' - \alpha(R'-R) - e_r R'$
Copépodes	$\frac{dH}{dt} = \omega_p H - CH - \alpha H - eH$
Algues fixées	$\frac{dA'}{dt} = k_2' A'$

où $\alpha = \frac{v}{V}$; $k_i = \frac{k_{max_i} N}{K_i + N}$; $k_i' = \frac{k_{max_i} N'}{K_i + N'}$; $i = 1, 2$

$g = \frac{R_{max}}{B'} (1 - e^{-\delta(B'-B'_0)})$; $g_r = \frac{R_{max_r}}{B} (1 - e^{-\delta_r(B - B_r)})$;

$g_r' = \frac{R_{max_r'}}{B'} (1 - e^{-\delta_r'(B'-B_r)})$; $\rho(t) = \frac{1}{24} \int_{t-24}^t g(\tau) B(\tau) d\tau$

Les autres coefficients sont des constantes.

- Les deux modèles comportent six fonctions biologiques :
- assimilation (consommation) des sels nutritifs par le phytoplancton ;
 - croissance du phytoplancton ;
 - nutrition du zooplancton ;
 - croissance du zooplancton ;
 - excrétion du zooplancton ;
 - mortalité du zooplancton.

Dans le cas du premier modèle on a considéré que les éléments vivants en présence sont le phytoplancton, les copépodes herbivores, aussi la discussion des hypothèses adoptées est-elle valable pour les deux modèles.

Assimilation des sels nutritifs

Nous supposons que l'azote sous forme de nitrates est assimilé aussi rapidement que l'azote ammoniacal. Bien que des études sur des espèces isolées aient montré que ce dernier inhibe l'assimilation des nitrates, les mesures faites aux Embiez suggèrent que ces deux formes de l'azote (NO_3 , NH_4) sont consommées en même temps. L'absence de données précises sur l'assimilation du phytoplancton qui se développe dans les bacs nous conduit à accepter cette approximation.

1 - Le phytoplancton : la quantité d'azote assimilée par unité de temps dépend de la concentration des sels nutritifs (N) selon le modèle empirique de Michaelis-Menten :

$$V/V_{\max} = \frac{N}{K + N}$$

avec V, V_{\max} , vitesses d'assimilation et K constante de Michaelis-Menten.

2 - Les algues fixées : Nous avons fait l'hypothèse que les espèces représentées dans les bassins (Enteromorpha prolifera (O.F. Müller) J. Ag et Acinetospora vidovichii (Meneghini) Sauvageau ; F. Magne. comm. pers.) avaient une grande affinité pour les milieux riches en sels nutritifs. Nous avons représenté leur assimilation par la même équation que précédemment mais en adoptant une valeur de K plus élevée que pour le phytoplancton (par analogie avec les différences de K rencontrées entre le phytoplancton océanique et néritique).

Croissance des algues

Pour le phytoplancton et les algues on a admis que la croissance est une fonction directe de l'assimilation des sels nutritifs et donc que l'augmentation d'azote dans les tissus des algues est égale à la quantité absorbée sous forme de sels nutritifs. On néglige par là l'excrétion de substances organiques dissoutes ou d'azote minéral. On a aussi supposé que la croissance est proportionnelle à l'énergie lumineuse reçue et que cette dernière ne sature pas le système photosynthétique : Le taux de croissance est alors exprimé par :

$$k = k_{\max} \cdot E \cdot \frac{N}{K + N}$$

où $E = 1$ avec $l = \sin(2\pi \cdot t/24)$ lorsque $l > 0$ et $E = 0$ lorsque $l \leq 0$

On admet ainsi que l'assimilation du carbone et l'assimilation d'azote sont deux phénomènes en phase. Pour pouvoir tenir compte de déphasages entre ces deux fonctions (assimilation d'azote la nuit) il faudrait exprimer la dynamique de l'azote à l'intérieur de la cellule comme l'ont fait GRENEY et al. (1973) ou CHAHUNEAU (1977). Il serait difficile d'en faire autant pour tous les groupes

d'organismes représentés, aussi nous placerons le seuil inférieur de la structure du modèle au niveau de l'individu. C'est à dire que nous n'exprimerons pas les phénomènes qui font intervenir la structure interne des organismes.

En considérant que les algues fixées, de grande taille par rapport aux cellules phytoplanctoniques, se développaient à une vitesse adaptée à leur taille (SHELDON et al. 1973) nous avons adopté un coefficient de croissance plus faible que pour le phytoplancton.

Par ailleurs, le coefficient de croissance est exprimé par une équation identique à celle du phytoplancton (fig. 3).

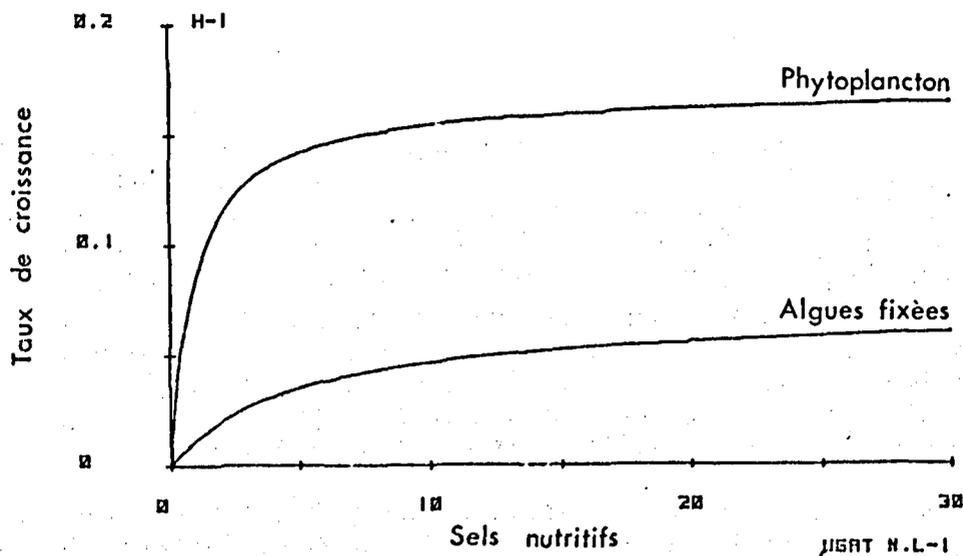


Fig. 3 - Courbes représentant la variation du taux de croissance en fonction de la concentration en sels nutritifs avec les valeurs des coefficients du tableau 3.

Nutrition du zooplancton

1 - Les copépodes : On a admis que la quantité de nourriture ingérée par unité de temps et par animal, la ration (R), atteint un maximum (R_{max}) pour des concentrations de nourriture élevées et qu'elle suit la loi d'Ivlev modifiée par PARSONS et al. (1967) :

$$\rho = R_{\max} (1 - e^{-\delta(B-B_0)})$$

Au dessous d'une concentration donnée du phytoplancton, B₀, les animaux cessent de se nourrir : $\rho = 0$

Le phytoplancton capturé par les herbivores est contenu dans le volume (g) de liquide filtré par leurs appendices :

$$g = \frac{\rho}{B}$$

Comme pour les mécanismes d'assimilation des sels nutritifs nous n'avons pas fait intervenir les processus internes de digestion et d'assimilation utilisés dans les modèles de nutrition de LAM & FROST (1976) ou LEHMAN (1976) ou de capture des particules (NIVAL et NIVAL, 1976). Nous avons supposé que l'efficacité de capture des particules était de 100%, ce qui est probablement vrai lorsque le peuplement de copépodes est suffisamment diversifié.

Dans le second modèle on a admis que les copépodes avaient une "mémoire" des conditions antérieures. Leur taux de croissance dépend de la valeur moyenne de la ration qui a été ingérée pendant les 24 heures passées. L'introduction d'un temps de latence entre une condition et son effet, a pour conséquence de stabiliser un modèle alors que sa structure fondamentale du type prédateur-proie le conduirait à osciller autour du point d'équilibre (ROSS, 1972).

Ceci permet d'exprimer l'hypothèse d'une insensibilité des copépodes aux variations à court terme du phytoplancton. La ration moyenne au temps t s'exprime donc par :

$$\bar{\phi}(t) = \frac{1}{24} \int_{\tau = t-24}^t \phi(\tau) d\tau$$

2 - Les rotifères : Ce sont des organismes qui sont capables d'une croissance très rapide lorsqu'ils sont dans un milieu concentré en nourriture. Les expériences de ITO (1960) et de PERSON-LERUYET (1975) permettent de calculer un taux de croissance de l'ordre de $0,5 \text{ j}^{-1}$. Les espèces du genre Synchaeta qui constituent la population se développant dans les bacs des Embiez

(R. POURRIOT, comm. pers.) peuvent capturer des particules dans la gamme de taille utilisée par les copépodes (POURRIOT, 1977). Ils en sont donc des compétiteurs importants. La taille des individus de ce genre (138μ de long en moyenne) est vraisemblablement trop grande pour qu'ils soient une proie pour les copépodes de petite taille croissant dans les bacs.

Leur succès dans des eaux à forte biomasse de phytoplancton que sont les eaux lagunaires à certaines époques, nous suggèrent d'utiliser un modèle de nutrition semblable à celui des copépodes avec B_0 plus élevé (traduisant le besoin de forte concentrations de nourriture), δ plus grand (produisant une réponse rapide à une variation de la quantité de nourriture) et une ration maximale (R_{max}) assez voisine de celle des copépodes. Contrairement à ces derniers, les rotifères repondront rapidement aux variations de la concentration du phytoplancton (fig. 4).

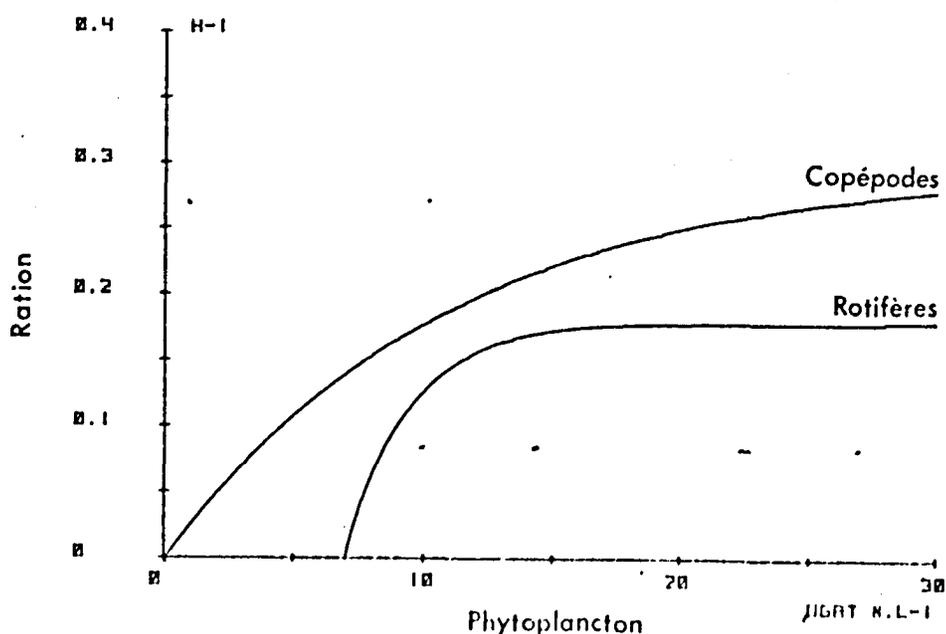


Fig. 4 - Variation de la ration ingérée par les copépodes et les rotifères en fonction de la concentration de phytoplancton avec les valeurs des coefficients du tableau 3.

Croissance du zooplancton

On a admis que la croissance dépendait directement de l'énergie assimilée diminuée des pertes par excrétion et considéré que le coefficient d'assimilation était constant : 0.7 pour les copépodes et 0.8 pour les rotifères.

Excrétion

Pour les copépodes et les rotifères nous avons supposé que l'excrétion était essentiellement minérale (ammoniaque). On a utilisé des valeurs semblables à celles mesurées par NIVAL et al. (1974) pour les copépodes des côtes du Maroc (familiers des fortes concentrations de phytoplancton).

Mortalité

La mortalité des animaux est essentiellement due, ici, à la mort naturelle puisque nous avons négligé les phénomènes de prédation : rotifères trop grands pour être consommés par les copépodes et absence de prédateurs efficaces de ces derniers. Le coefficient de mortalité est considéré comme constant.

Le tableau 3 donne les valeurs des coefficients adoptés pour les simulations.

TABLEAU 3
COEFFICIENTS UTILISES POUR LES SIMULATIONS

Coefficients des équations du tableau 2	Valeurs utilisées	Unités	
Débit dans le bac 1	v	833	$l \cdot h^{-1}$
Débit dans le bac 2	v'	208	$l \cdot h^{-1}$
Volume d'un bac	V	40 000	l
Taux de croissance maximale du phytoplancton	kmax	0.17	h^{-1}
Coefficient de Michaelis-Menten du phytoplancton	K	1	$\mu\text{gat } N.l^{-1}$
Concentration en azote dans l'eau pompée dans les bacs	N ₀	30	$\mu\text{gat } N.l^{-1}$
Ration maximale des copépodes	Rmax	0.3	h^{-1}
Paramètre de l'expression d'Ivlev pour les copépodes	δ	0.09	$l \cdot \mu\text{gat } N.l^{-1}$
Biomasse du phytoplancton annulant le broutage des copépodes	B ₀	0.1	$\mu\text{gat } N.l^{-1}$
Coefficient d'assimilation des copépodes	w	0.7	-
Coefficient de mortalité des copépodes	C	0.021	h^{-1}
Coefficient d'excrétion des copépodes	e	0.01	h^{-1}
Taux de croissance maximale des algues fixées	kmax ₂	0.07	h^{-1}
Coefficient de Michaelis-Menten pour les algues	K ₂	5	$\mu\text{gat } N.l^{-1}$
Ration maximale des Rotifères	Rmax _r	0.18	h^{-1}
Paramètre de l'expression d'Ivlev pour les Rotifères	δ _r	0.4	$l \cdot \mu\text{gat } N.l^{-1}$
Biomasse du phytoplancton annulant le broutage des Rotifères	B _r	7	$\mu\text{gat } N.l^{-1}$
Coefficient d'assimilation des Rotifères	w _r	0.8	-
Coefficient de mortalité des Rotifères	C _r	0.011	h^{-1}
Coefficient d'excrétion des Rotifères	e _r	0.009	h^{-1}

Les calculs des concentrations des variables ont été faits par intégration numérique des équations différentielles grâce à un algorithme de Runge-Kutta d'ordre 4 (HACQUES, 1971).

4. PROPRIETES DU PREMIER MODELE (Modèle A)

Dans la mer il est difficile de considérer l'état stable d'un système car les perturbations physiques qu'il subit (liées à la météorologie) l'en éloignent sans cesse. Dans un bac de culture destiné à alimenter un élevage de bivalves ou de poissons, c'est au contraire ce que l'on peut chercher à obtenir.

Ce modèle simple nous permet de prendre conscience de quelques propriétés qui peuvent orienter nos décisions.

Pour déterminer les coordonnées du point d'équilibre du système (de coordonnées N^* , B^* , H^*) dans l'espace des variables (sels nutritifs : N ; phytoplancton : B ; zooplancton : H) il est nécessaire de déterminer les isoclines de chaque variable. L'isocline du phytoplancton par exemple, est le lieu des points pour lesquels sa variation est nulle : $\partial B / \partial t = 0$.

a) bac 1 : Nous n'avons considéré que deux variables : le phytoplancton et les sels nutritifs. Le phytoplancton est en équilibre quand $k = \alpha$ avec $k = k_{max} \cdot N / (K + N)$:

$$N = \frac{\alpha K}{(k_{max} - \alpha)} = \text{constante} \quad (1)$$

la masse des sels nutritifs sera en équilibre lorsque $\frac{\partial N}{\partial t} = 0$ soit :

$$B = \frac{\alpha}{k_{max}} \left(\frac{N_0 \cdot K}{N} + N_0 - K - N \right) \quad (2)$$

L'équilibre des deux variables à la fois se trouvera au point commun à la droite (1) et à la courbe (2). Ce point a pour coordonnées en remplaçant N par sa valeur dans (2) :

$$B^* = \frac{\alpha}{k_{max}} \left(\frac{N_0 \cdot (k - \alpha)}{\alpha} + N_0 - K - \frac{\alpha K}{(k_{max} - \alpha)} \right)$$

$$N^* = \frac{\alpha K}{k_{max} - \alpha}$$

La figure 5 montre les deux isoclines dans le plan N, B .

b) bac 2 : On peut faire de la même façon la détermination des isoclines dans l'espace sels nutritifs, zooplancton, phytoplancton :

- isocline du phytoplancton ($\frac{\partial B}{\partial t} = 0$) :

$$H = \frac{(K'_{max} N' / (K' + N')) - \alpha}{R_{max} (1 - e^{-\alpha(B' - B_0)})} B' + \alpha B / B'$$

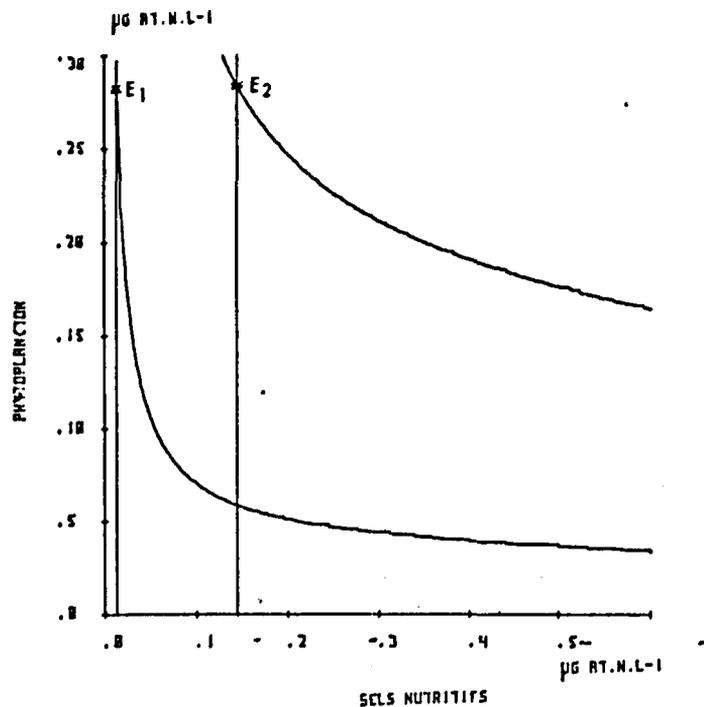


Fig. 5 - Représentation des isoclines du phytoplancton et des sels nutritifs pour le bac 1. L'intersection des deux lignes donne les coordonnées du point d'équilibre : E_1 en utilisant les coefficients du tableau 3 ; E_2 en modifiant le taux de dilution (4000 l.h^{-1}).

- isocline des sels nutritifs ($\frac{\partial N}{\partial t} = 0$) :

$$H = \frac{\alpha N^2 + N' (\alpha N + \alpha K' - k' \max B') - \alpha KN}{e (K' + N')}$$

- isocline des copépodes ($\frac{\partial H}{\partial t} = 0$) :

$$B' = B_0 - \frac{1}{\delta} \log_e \left(1 - \frac{(C + \alpha + e)}{R_{\max} \cdot \omega} \right)$$

Dans ce modèle l'isocline des copépodes est indépendante de N et B et représente un plan dans l'espace N, B, H . Le point d'équilibre étant dans ce plan, la détermination de ses coordonnées revient à la recherche de l'intersection de deux courbes déterminées par l'intersection de chacune des isoclines avec le plan précédent. Pour ce calcul nous avons utilisé un algorithme de dichotomie (HACQUES, 1971).

La position de ce point dépend de la valeur des coefficients. Du point de vue du modélisateur, il est possible de les faire varier dans la mesure où les processus biologiques dont ils dépendent sont encore mal connus, ce qui lui permet d'adapter le modèle aux données expérimentales. Plus il y a de coefficients plus cette procédure est facile. Du point de vue de l'expérimentateur, et en faisant l'hypothèse que le modèle est parfait, il subsiste cependant certains paramètres sur lesquels il peut agir :

On peut penser qu'il est possible de faire varier par exemple la dilution ou, le taux de croissance maximal du phytoplancton en réduisant la lumière reçue par le bac.

La figure 6 montre le résultat de la variation de trois paramètres du modèle sur la position dans l'espace des trois variables (N, B, H) de l'état d'équilibre dans le bac 2. Si on cherche à augmenter la concentration du zooplancton dans le bac 2 on peut constater que la variation du taux de croissance maximale du phytoplancton (entre 0,04 et 0,2 h⁻¹) n'a que peu d'effet (fig.6 A) par contre elle entraîne une diminution importante de la concentration des sels nutritifs. La variation du débit d'eau dans les bassins (dilution) entre 0,0052 h⁻¹ (208 l.h⁻¹) et 0,1 h⁻¹ (4000 l.h⁻¹) conduit à une augmentation importante de la biomasse du zooplancton et du phytoplancton (fig. 6 B). On peut aussi considérer l'effet de la variation du coefficient d'assimilation (ω) du zooplancton. On peut penser que ceci puisse être lié à la variation de la qualité du phytoplancton obtenue à l'équilibre. Lorsque ω varie entre 0,2 et 1 on constate que la masse de zooplancton augmente. La variation simultanée de plusieurs paramètres détermine une hyper surface de réponse sur laquelle il faut trouver le point dont l'ordonnée "zooplancton" (H) est maximale. Une telle étude ne nous dit cependant rien sur la vitesse avec laquelle est atteint le point d'équilibre. Il est évident qu'avec une dilution faible il sera atteint plus rapidement qu'avec une dilution forte.

5 . Simulation de l'évolution des paramètres dans les bacs par le second modèle: Modèle B.

Ce modèle n'est pas fondamentalement différent du précédent. Les différences les plus importantes sont : la différenciation des herbivores en deux types et l'introduction d'une fonction de nutrition des copépodes.

La figure 7 donne le résultat d'une simulation utilisant les valeurs des coefficients du tableau 3. On peut retrouver dans cette simulation quelques caractéristiques de variations observées dans les bassins des Embiez.

1 - Caractéristiques de l'évolution des variables

On est d'abord frappé par les oscillations que présentent toutes les courbes. Elles sont dues à la variation diurne de l'énergie solaire.

Les sels nutritifs qui sont abondants dans le bac au début de la simulation sont rapidement consommés. Le phytoplancton croît exponentiellement jusqu'au plateau qui dure ici environ 4 jours. Le déclin est dû à la consommation par les rotifères qui ont trouvé les conditions favorables à leur développement (fig. 7 C). Le système atteint un état apparemment stable pendant quelques jours puis décline par suite de la compétition inégale avec les algues fixées qui consomment tous les sels nutritifs apportés par l'eau affluente. Dans le bac 2 le développement initial du phytoplancton est dû à la fois aux sels nutritifs et au phytoplancton qui arrivent du bac 1. Le déclin qui suit le pic de plus faible amplitude que dans le bac 1 est aussi dû à l'action des rotifères. Une dépression dans l'état pseudo stable qui suit est liée à l'apparition du maximum de copépodes. Les algues fixées, qui ne subissent pas la dilution, sont responsables du déclin général des biomasses des organismes planctoniques, (fig. 8). Elles se développent intensément dans le bac 1 où elles consomment la quasi totalité des sels minéraux, ce qui explique le peu de développement dans le deuxième bac. Leur croissance est marquée par un ralentissement au moment du maximum de phytoplancton et à la fin de la simulation lorsqu'elles épuisent les nutrilités apportées par l'affluent.

On peut faire quelques remarques à mettre en parallèle à celles faites sur les résultats des observations :

- le phytoplancton montre un maximum initial (plateau) suivi d'une période relativement stable de biomasse faible ;
- dans les premiers jours le phytoplancton augmente plus vite dans le bac 2 que dans le bac 1 ;

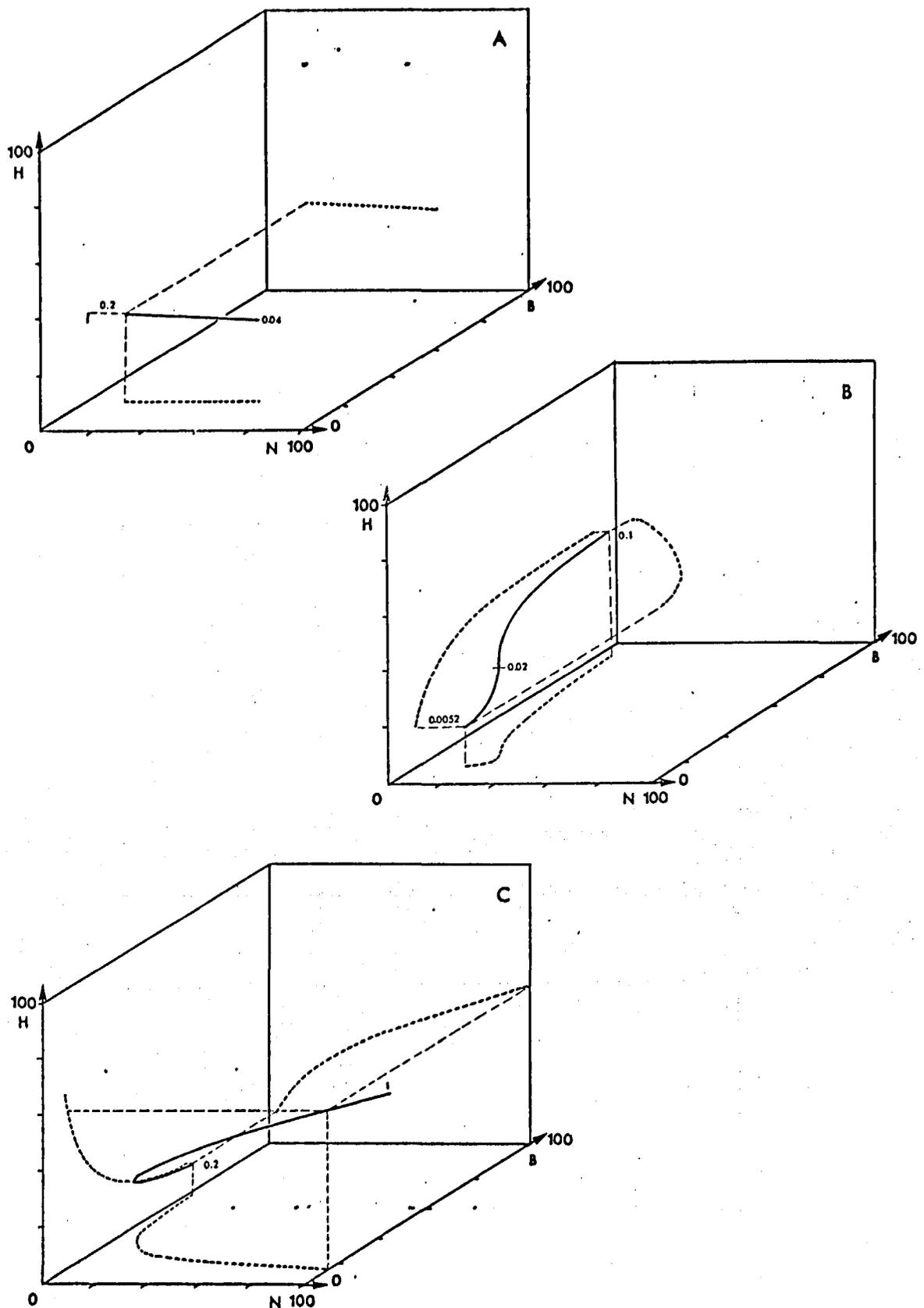


Fig. 6 - Variation de la position du point d'équilibre des variables du bac 2 lorsqu'on change la valeur d'un coefficient du modèle. A : effet de l'altération du taux de croissance maximale du phytoplancton : k_{max} entre $0,04$ et $0,2 \text{ h}^{-1}$; B : effet de l'altération du taux de dilution entre $0,0052$ (208 l.h^{-1}) et $0,1 \text{ h}^{-1}$ (4000 l.h^{-1}) ; C : effet de l'altération du taux d'assimilation du zooplancton entre $0,2$ et 1 .

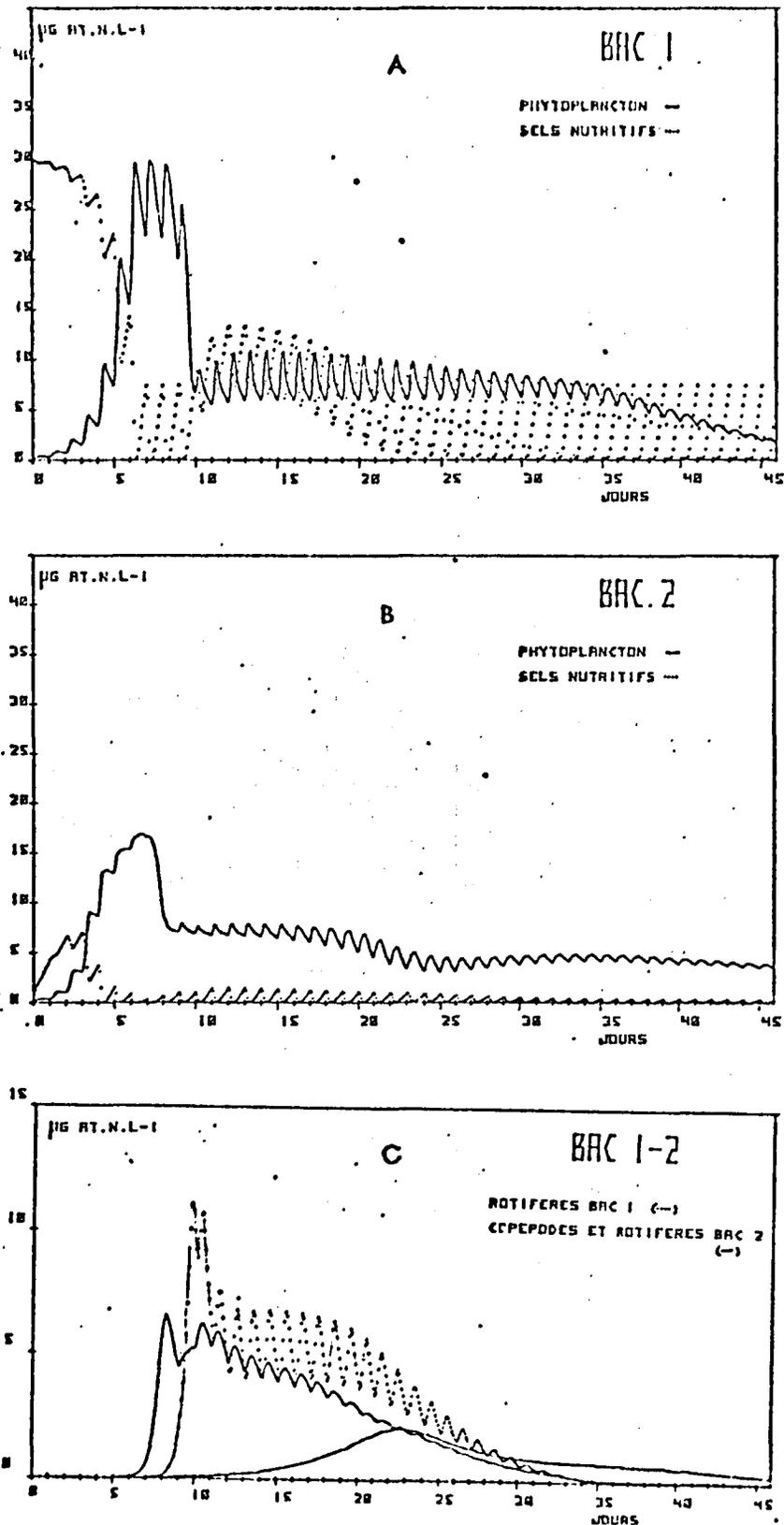


Fig. 7 - Evolution des variables dans les bacs 1 et 2 : simulation par le modèle B. A : évolution du phytoplancton et des sels nutritifs dans le bac 1 ; B : évolution des mêmes paramètres dans le bac 2 ; C : variation des rotifères dans le bac 1 (en pointillé), des rotifères et des copépodes dans le bac 2.

- au début de leur développement, les rotifères, comme le phytoplancton, atteignent une masse plus élevée dans le second bac que dans le premier ;
- les copépodes ont une croissance plus lente que les rotifères ;
- les biomasses maximales obtenues sont de l'ordre de grandeur de celles mesurées dans les bassins des Embiez : phytoplancton du bac 1 : 25-30 $\mu\text{g at N.l}^{-1}$; rotifères dans le bac 1 : 10 $\mu\text{g at N.l}^{-1}$; copépodes dans le bac 2 : 2,3 $\mu\text{g at N.l}^{-1}$.

2 - Les oscillations diurnes

Elles existent pratiquement pour toutes les variables dont on suppose qu'elles répondent sans latence aux variations du milieu. La figure ne montre pas l'évolution en plateau de la biomasse des algues fixées car les points de la courbe représentent la valeur chaque jour à 12 h. Elles sont inexistantes chez les copépodes qui ont une croissance liée à l'ensemble des événements se produisant pendant 24 h.

Des observations de telles oscillations diurnes ont été faites en mer comme dans des flacons à Villefranche et dans les bassins des Embiez. Les nitrates peuvent montrer une amplitude de fluctuations de 3,5 $\mu\text{g at N.l}^{-1}$, le phytoplancton (mesuré par les protéines particulières) des oscillations de 4,5 $\mu\text{g at N.l}^{-1}$. Il est donc certain que les oscillations simulées ont une existence réelle pour les sels nutritifs et le phytoplancton ; elles sont moins certaines pour les rotifères. Mais on peut constater qu'elles sont évidentes seulement en période de croissance importante. DUMONT (1972) décrit des oscillations diurnes de l'abondance d'un rotifère dans un lac mais ces oscillations paraissent liées à une migration verticale et non à une variation du taux de croissance.

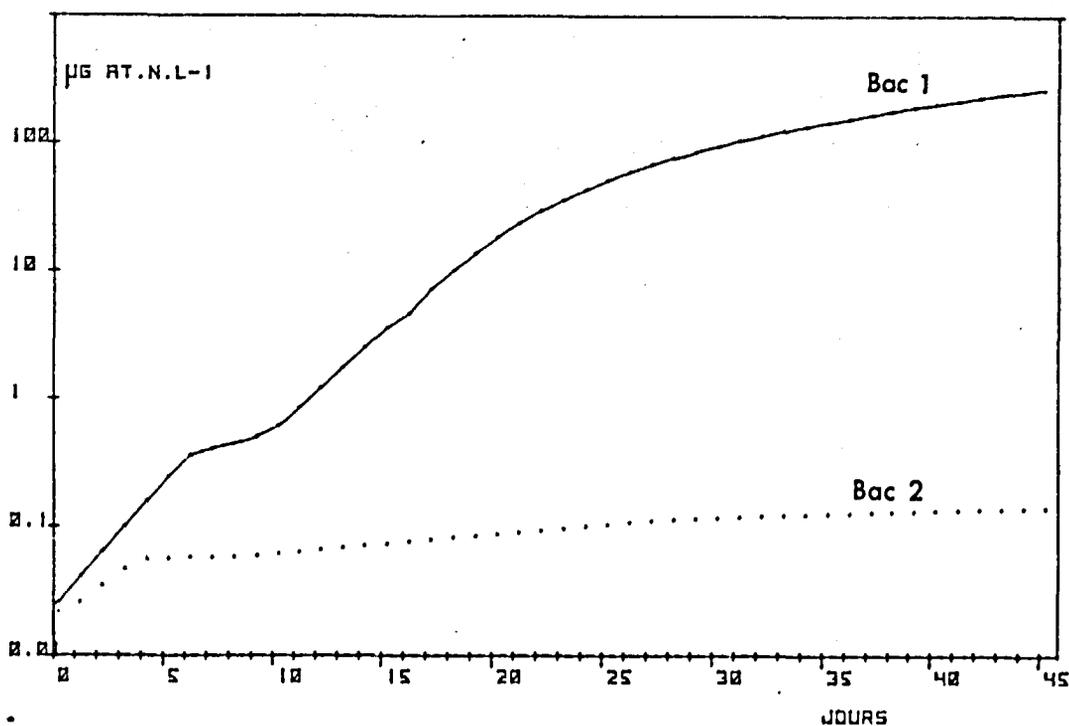


Fig. 8 - Evolution de la masse des algues fixées aux parois dans chacun des bacs. Leur masse est rapportée à l'unité de volume.

3 - Production des bassins

Dans la configuration utilisée pour la première expérience, le trop plein du bac 1 et du bac 2 se déversait dans un bassin creusé dans la saline voisine. Il s'y déversait donc, d'après les paramètres du modèle, 625 l.h^{-1} du bac 1 et 208 l.h^{-1} du bac 2. On peut calculer la production de plancton des bacs en additionnant les biomasses de phytoplancton et de zooplancton. Pendant le même temps le flux d'eau apporte dans le bac 1 une quantité connue de sels minéraux ($30 \times 833 \mu\text{g at N.l}^{-1}$). On peut donc calculer l'efficacité de la production au sens de SLOBODKIN (1962) en faisant le rapport de ce que le système passe au niveau supérieur, à ce qu'il reçoit. La figure 9 A donne l'évolution de cette efficacité. Elle est maximale au moment de la croissance intense (en moyenne 80 %) et décline ensuite. Il est vraisemblable que tout le plancton produit ne sera pas consommé par les mollusques élevés dans le bassin 3, aussi on ne peut pas comparer ces valeurs à l'efficacité écologique qui est généralement entre 10 et 20%.

La figure 9 B montre l'efficacité calculée en faisant l'hypothèse que le trop plein du bassin 1 est exploité directement. La superposition des courbes montre que dans le cas de l'utilisation d'un seul bassin, l'efficacité de production est plus importante au moment du pic et du début de plateau qui suit. En début (5 premiers jours) et en fin de simulation (7 derniers jours) le système à 2 bacs est plus efficace. Ce sont des considérations sur la valeur alimentaire du plancton produit qui peuvent permettre de départager les deux configurations. Il est probable que dans le système à deux bacs on peut produire un plancton plus diversifié que dans le cas d'un système à un seul bac dans les conditions du maximum de biomasse.

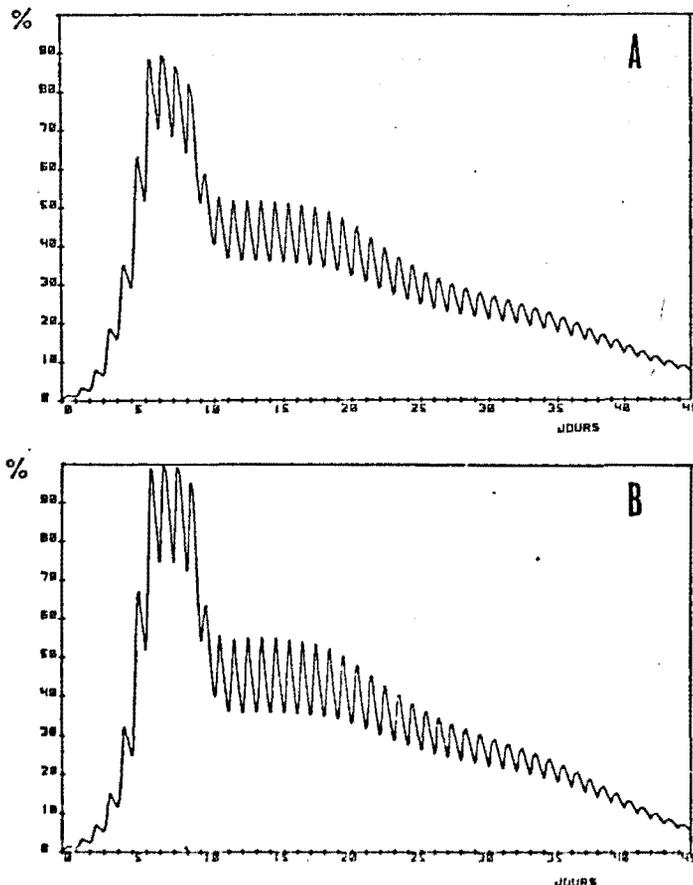


Fig. 9 - Variation de l'efficacité de production de plancton des bacs au cours du temps. L'efficacité de production est le rapport entre la masse d'organismes planctoniques dans les effluents des deux bacs (A) ou dans celui du bac 1 (B) et la masse d'azote apportée par l'eau affluente dans le bac 1.

On peut estimer à partir des mesures de protéines particulières dans le bac 1 au moment du plateau, que $450 \cdot 10^3 \mu\text{g at N}$ sont perdus par le trop plein de ce bac, tandis que la quantité d'azote apportée pendant le même temps par l'affluent est de $585 \cdot 10^3 \mu\text{g at N}$. L'efficacité moyenne du bassin pendant cette période est donc de 76 %, valeur de l'ordre de grandeur de celle calculée par le modèle.

4 - Effet du nettoyage des parois des bassins

On a simulé le grattage des algues sur les parois des bassins et leur élimination presque complète (biomasse dans un bassin réduite à $0,8 \mu\text{g at N}$). Le moment de cette opération est indiqué par une flèche sur les figures 10 A, B, C. Dans le premier bac, les oscillations du phytoplancton redeviennent amples mais il n'y a pas apparition d'un pic important. Dans le deuxième bac le phytoplancton augmente progressivement mais de façon modeste. Les rotifères réagissent rapidement à l'augmentation de nourriture, puis les copépodes augmentent en abondance à leur tour et atteignent un maximum légèrement plus élevé que le précédent ($2,58 \mu\text{g at N} \cdot \text{l}^{-1}$ au lieu de 2,06). A cette époque le nettoyage des bassins n'introduit pas une variation importante de l'état qu'avait atteint le système. Les biomasses respectives des différents éléments ont une valeur en accord avec les interactions qu'ils présentent, aussi l'élimination de cette catégorie d'organismes qui est peu liée aux autres éléments n'a-t-elle pas de conséquences.

Il est extrêmement utile de développer un modèle de système complexe tel que celui que nous venons de présenter en utilisant le maximum d'informations biologiques car il peut être comparé aux modèles théoriques de certains auteurs (McARTHUR, 1970 ; ROSENZWEIG, 1971 ; MAY, 1971). Un tel modèle basé sur les paramètres réels de différentes espèces peut faire le lien entre les observations in situ et les conclusions générales que ces auteurs tirent de leurs modèles.

CONCLUSION

On peut tenter de proposer les conditions dans lesquelles devraient être utilisées les bassins pour produire une quantité plus importante de matière vivante pendant plus longtemps.

1 - Pour produire une biomasse plus importante de zooplancton, les modèles suggèrent qu'il faut utiliser un flux d'eau d'enrichissement plus important que celui adopté sur le terrain.

2 - Il est indispensable d'éviter le développement d'algues benthiques sur les parois. Diverses solutions peuvent être proposées depuis le nettoyage périodique des parois, le transvasement dans un bassin maintenu à sec avant l'expérience, jusqu'à l'utilisation d'organismes consommant ces algues telles que les aplysies (N. VICENTE, comm. pers.).

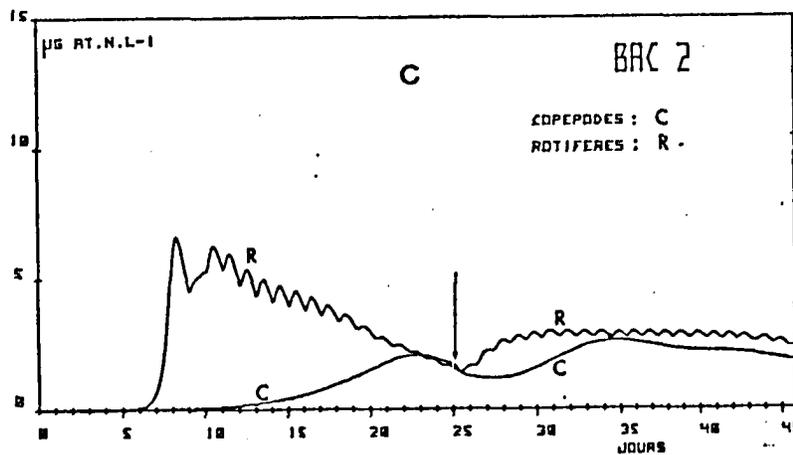
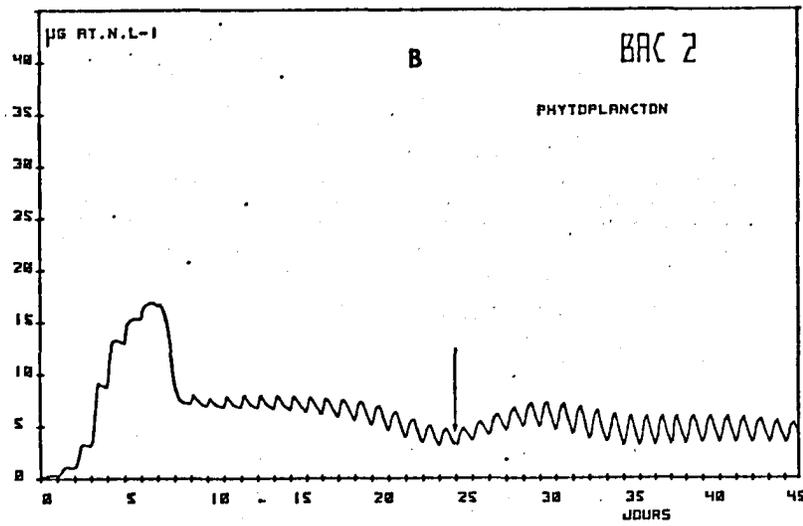
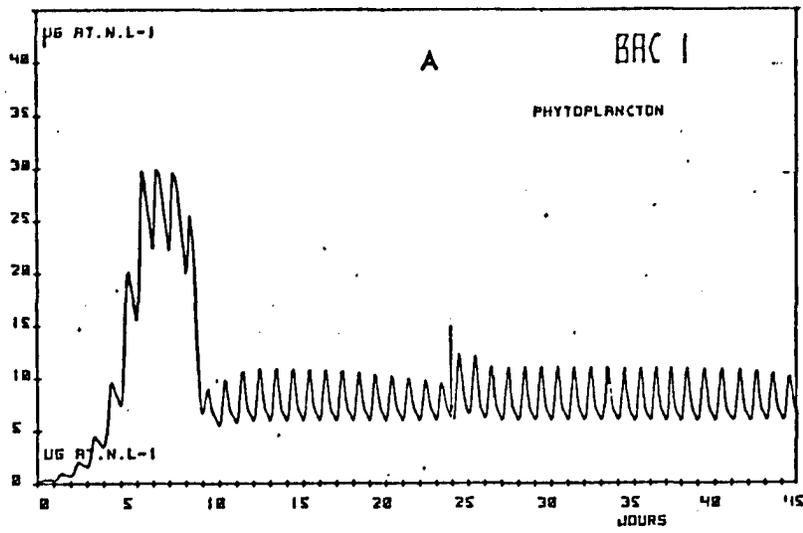


Fig. 10 - Evolution du plancton dans les bacs 2 et 2 après le nettoyage des algues le 24ème jour de la simulation. A : phytoplancton dans le bac 1 ; B : phytoplancton dans le bac 2 ; C : rotifères et copépodes dans le bac 2.

Il ne fait aucun doute que la valeur des conclusions tient à celle du modèle. Un sous-produit de cet exercice de modélisation est la mise en évidence des zones imprécises de la connaissance mais importantes pour exprimer correctement le système. On peut constater la nécessité d'acquérir des informations sur la physiologie des rotifères se développant dans les bassins, sur la dynamique des différentes classes de taille des particules et sur les phénomènes d'adaptation des animaux à leur nourriture.

Cet exposé a montré comment un modèle mathématique peut permettre de tester l'effet de la variation des conditions et d'orienter les travaux expérimentaux futurs.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAHUNEAU, F. - 1977 - Modélisation de la croissance du phytoplancton en culture ; rapport de stage de DEA 1976-1977. Manuscrit Station zoologique, Villefranche-sur-Mer, 73 pages.
- DUMONT, H.J. - 1972 - A competition-based approach of the reverse vertical migration in zooplankton and its implications, chiefly based on a study of the interactions of the Rotifer Asplanchna priodonta (GOSSE) with several crustacea entomostraca. Int. Revue ges. hydrobiol. 51-1, p.1-38.
- GRENNEY, W.J., BELLA, D.A., CURL, H.C. - 1973 - A mathematical model of the nutrient dynamic of phytoplankton in a nitrate-limited environment. Biotech. Bioeng. 15, p. 331-358.
- HACQUES, G. - 1971 - Mathématiques pour l'informatique. 3 - Algorithmique numérique (volume 7). ed. Armand Colin, 209 pages.
- ITO, T. - 1960 - On the culture of mixohaline rotifer Brachionus plicatilis O.F. Müller in the sea water. Report Fac. Fish. Prof. Univ. Mie. 3, p. 708-740.
- LAM, R.K., FROST, B.W.- 1976 - Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. Limnol. Oceanogr. 21, p. 490-500.
- LEHMAN, J.J.- 1976 - The filter feeder as an optimal forager and the predicted slopes of feeding curves. Limnol. oceanogr. 21, p. 501-516.
- MAC ARTHUR, R.H. - 1970 - Species packing and competitive equilibrium for many species. Theor. pop. Biol. 1, p.1-11.
- MAY, R.M. - 1971 - Stability in multispecies community models. Math. Bioscience 12, p. 59-72.

- NIVAL, P., MALARA, G., CHARRA, R., PALAZZOLI, I., NIVAL, S. - 1974 - Etude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. J. exp. mar. Biol. Ecol., 15, p. 231-260.
- NIVAL, P. et MALARA, G. - 1974 - L'azote dans le zooplancton ; in NIVAL (1976) Thèse d'état, Tome 2 (A 6-21) 30 pages.
- NIVAL, P., NIVAL, S. - 1976 - Particule retention efficiencies of an herbivorous copepod, Acartia clausi (adult and copepodite stages). Effect on grazing. Limnol. oceanogr. 21, p. 24-38.
- NIVAL, P., MALARA, G., LELONG, P., CELLARIO, C., CHARRA, R., RIVA, A. - 1978 - ECOTRON - Embiez 4 . Evolution du phytoplancton dans les bassins de culture. Colloque ECOTRON, Brest. p. - .
- PARSONS, T.R., STEPHENS, K. , FULTON, J.D. (1967 - Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. J. oceanogr. Soc. Japan, 23, p. 10-17.
- PERSON-LE RUYER, J. - 1975 - Techniques d'élevage en masse d'un rotifère (Brachionus plicatilis Müller) et d'un crustacé branchiopode (Artemia salina L.) 10th Symposium on Marine Biology. OSTEND, Belgium Sept. 17-23 1975 ; 1 , p. 331-343.
- POURRIOT, R. - 1977 - Food and feeding habits of Rotifers. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 8, p. 243-260.
- RASSOULZADEGAN, F. - 1975 - Ecologie et relations trophiques du microzooplancton dans un écosystème néritique. Thèse de Doctorat 3e cycle, Paris : 158 p.
- RIVA, A., VICENTE, N. - 1978 - Ecotron Embiez 2 . Situation et aménagement du site. Colloque ECOTRON, Brest. p. - .
- ROZENZWEIG, M.L. - 1971 - Paradox of enrichment : Destabilisation of exploitation ecosystems in ecological time. Science, 171, p. 385-387.
- ROSS, G.G.- 1972 - A difference-differential model in population dynamics. J. Theor. Biol. 37, p. 477-492.
- SHELDON, R.W., SUTCLIFFE, W.H., PRAKASH, A. - 1973 - The production of particles in the surface waters of the ocean with particular reference to the Sargasso Sea. Limnol. Oceanogr. 18, p. 719-733.
- SLOBODKIN, L.B. - 1962 - Energy in animal ecology. in advances in ecological research. J.B. CRAGG, Ed., 1, p. 10-25.
- STRATHMANN, R.R. - 1967 - Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. Limnol. oceanogr. 12, p. 411-418.

Communication : P. NIVAL & G. MALARA. Modélisation de la production d'organismes planctoniques dans les bassins de culture.

- Q: BARNABE : En bac d'élevage le fond et les parois constituent souvent des zones d'accumulation de Rotifères qui pourraient migrer en pleine eau quand le phytoplancton est indispensible en abondance. La coincidence entre bloom phytoplanctonique et pic d'abondance des Rotifères que vous avez mise en evidence pourrait résulter du même phénomène.
- R: NIVAL : Au départ on suppose qu'il existe un certain nombre de Rotifères en pleine eau. On ne tient pas compte des femelles mictiques ou amictiques ni des oeufs de durée. On suppose qu'ils sont tous planctoniques.
- Q: MAESTRINI : Dans votre tableau de données vous avez indiqué, pour le phytoplancton des taux de division par heure de 0,17. C'est un chiffre très élevé.
- R: NIVAL : C'est en effet un chiffre élevé et cela correspond à un taux de croissance par jour supérieur à 2. En fait, c'est le taux de croissance que l'on aurait dans l'heure situé autour du midi solaire. J'ai admis que ce taux de croissance était réparti comme l'intégrale du sinus de la fonction qui représente l'énergie solaire. L'intégrale des taux de croissance entre la nuit (taux 0) et le midi solaire où il est maximum donne un taux de croissance maximum de 0,10 par heure. Il faut passer d'un taux de croissance proportionnel à la lumière et exprimé par heure à celui que l'on veut estimer lorsqu'on détermine la biomasse sur une période de 24 h.
- Q: MAESTRINI : Etes-vous sûr que cela correspond bien à la biologie de la cellule, car celle-ci se divise surtout la nuit?
- R: NIVAL : Il s'agit d'une croissance de masse. On suppose que les cellules grossissent pendant la journée. Dans ce cas assimilation = croissance ce qui est exact sur de longues périodes.
- Q: JACQUES : Dans le premier bac on favorise le phytoplancton et dans le deuxième on favorise les herbivores. Dans lequel des deux bacs les transferts énergétiques phytoplancton-herbivores étaient-ils les meilleurs ?
- R: NIVAL : Dans le modèle proposé le rendement est fixé. C'est la fonction de broutage du zooplancton qui varie. Actuellement on ne peut pas le déterminer expérimentalement.
- Q: X : Que pensez-vous des performances de ce modèle dans le cas où les bassins auraient des profondeurs différentes ?
- R: NIVAL : On suppose que le système est bien homogénéisé par un brassage parfait. Le coefficient de croissance est alors applicable à toute la population. Si le bassin était trop profond ou le brassage imparfait, on aurait une stratification de l'eau et un déficit en lumière dans le fond. Dans ce cas le modèle ne serait plus applicable.
- Q: LE BORGNE : Avez-vous simulé la cas de fonctionnement avec pêche des Rotifères puisqu'ils ont un rôle limitatif de la production primaire?
- R: NIVAL : J'ai fait des simulations sans Rotifères et sans Copépodes. On obtient alors un plateau de phytoplancton. On pourrait simuler le cas de prélèvement des Rotifères et on obtiendrait de meilleurs résultats en ce qui concerne le phytoplancton.