

Compte-rendu de la journée PROOF
sur la modélisation en biogéochimie

vendredi 20 juin 2003
salle IPSL Jussieu, Paris

Antoine Sciandra et Marina Lévy

Participants

- André Jean-Michel** : LODYC, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) tour 26 - 4ème etg, 4 Place Jussieu, 75252 Paris, Cedex 05 (andre@lodyc.jussieu.fr)
- Aumont Olivier** : LODYC, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) tour 26 - 4ème etg, 4 Place Jussieu, 75252 Paris, Cedex 05 (aumont@lodyc.jussieu.fr)
- Bernard Olivier** : COMORE- INRIA Sophia Antipolis, 2004, route des Lucioles, B.P. 93, 06902, Sophia-Antipolis Cedex, France (olivier.bernard@inria.fr)
- Carlotti François** : Station Marine d'Arcachon, Université Bordeaux 1 UMR 5805, 2, rue du Professeur Jolyet , F- 33120 Arcachon, France (carlotti@epoc.u-bordeaux.fr)
- Diaz Frédéric** : Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II), Campus de Luminy, case 901, 13288 Marseille Cedex 09 (frédéric.diaz@com.univ-mrs.fr)
- Echevin Vincent** : LODYC, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) tour 26 - 4ème etg, 4 Place Jussieu, 75252 Paris, Cedex 05 (echevin@lodyc.jussieu.fr)
- Faugeras Blaise** : COMORE- INRIA Sophia Antipolis, 2004, route des Lucioles, B.P. 93, 06902 Sophia-Antipolis Cedex, France (Blaise.Faugeras@insa-lyon.fr)
- Lévy Marina** : LODYC, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) tour 26 - 4ème etg, 4 Place Jussieu, 75252 Paris, Cedex 05 (marina@lodyc.jussieu.fr)
- Menkes Christophe** : LODYC, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) tour 26 - 4ème etg, 4 Place Jussieu, 75252 Paris, Cedex 05 (christophe.menkes@lodyc.jussieu.fr)
- Poggiale J. Christophe** : Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II), Campus de Luminy, case 901, 13288 Marseille Cedex 09 (Jean-Christophe.Poggiale@com.univ-mrs.fr)
- Pondaven Philippe** : Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR CNRS 6539, IUEM, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané (Philippe.Pondaven@univ-brest.fr)
- Quéguiner Bernard** : Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II), Campus de Luminy, case 901, 13288 Marseille Cedex 09 (bernard.queguiner@com.univ-mrs.fr)
- Rivière Pascal** : Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR CNRS 6539, IUEM, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané (Pascal.Riviere@univ-brest.fr)
- Roudesly Sonia** : Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR CNRS 6539, IUEM, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané (Sonia.Roudesli@univ-brest.fr)
- Ruiz-Pino Diana** : Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), Tour 24-25, 5^{ème} étage, 4 place Jussieu, BP 134, 75252 Paris Cedex 05 (ruiz@moka.ccr.jussieu.fr)
- Sciandra Antoine** : LOV, UMR 7093, Station Zoologique, B.P. 28, 06234, Villefranche-sur-mer (Antoine.Sciandra@obs-vlfr.fr)

Programme

Présentation des objectifs (A. Sciandra)

Session I - Les expériences (Rapporteur: B. Quéguiner)

- O. Bernard : Le chémostat : un cadre idéal pour valider les modèles biologiques - de l'expérience à la théorie.
- A. Sciandra : Pourquoi faire POMME quand on peut faire APPLE ?
- F. Carlotti : La modélisation du compartiment zooplanctonique: flux biogéochimiques et flux trophiques.
- B. Faugeras : Les données de stocks (NO_3 , Chl) permettent-elles de contraindre les flux (production, export) ?

Session II - Intégration de la dynamique (Rapporteur: P. Rivière)

- M. Lévy : De l'expérience au modèle : comment prendre en compte la dynamique ?
- P. Pondaven et P. Rivière : Paramétrisation de la complexité des réseaux trophiques dans un contexte dynamique à mésoéchelle.

Session III - Les développements de modèles (Rapporteur: O. Bernard)

- O. Aumont : PISCES : un modèle avec co-limitation pour l'océan à l'échelle globale.
- S. Roudesly et L. Mémery : Mise en place d'un modèle d'écosystème pélagique adapté à la zone POMME
- F. Diaz : Apports de la connaissance fine des processus biogéochimiques dans la conception des modèles couplés physique-biogéochimie.
- D. Ruiz-Pino et B. Le Vu: Qui est *Emiliania huxleyi* ? Ou vers un modèle de croissance en quota pour les coccolithophoridés.

Discussion (Rapporteur: F. Carlotti, O. Aumont)

Présentation des objectifs

Antoine SCIANDRA

En devenant PROOF, l'ancien programme National JGOFS-France a perdu une de ses opérations, centrée sur la modélisation. Cependant, les modèles étant toujours l'objet d'un engagement important de notre communauté, le comité scientifique de PROOF a jugé opportun de voir perdurer les échanges en son sein, en soutenant la réalisation d'une réunion à cet effet.

La journée organisée à Paris le 20 juin 2003 avait donc comme principal objectif de susciter des interactions entre des chercheurs qui utilisent les modèles dans des contextes divers, mais souvent connexes ou complémentaires. Il s'agissait donc d'apprécier la diversité des approches, des outils, des problèmes, des objectifs, des concepts et des échelles, qui est souvent la cause d'une compartimentation des modélisateurs dans leur spécialité.

Par voie de fait, il s'agissait donc également de percevoir comment cette diversité pouvait constituer un atout pour résoudre certains problèmes particuliers. Notamment, compte-tenu de la composition de l'assemblée, il semblait que ce que l'on appelle traditionnellement les modélisateurs et les expérimentateurs, étaient en possession d'une certaine information spécifique qui pouvait leur être réciproquement utile.

Probablement, un des attraits de la modélisation en biogéochimie réside dans la rapidité à effectuer cet exercice, du moins relativement à celui qui consiste à étudier les phénomènes, soit par l'observation *in situ*, soit par l'expérimentation. Mais cette différence de temps de réaction qui caractérise ces deux approches a une contrepartie fâcheuse que l'on réalise de plus en plus, qui est le manque flagrant d'outils développés pour valider les modèles.

Aussi l'objectif de cette réunion était-il également de donner une lisibilité à certaines idées qui auraient pu contribuer à aborder le problème de la validation des modèles en biogéochimie, qui, pour être l'exercice incontournable de la modélisation, n'en demeure pas moins le moins bien résolu.

Session I - Les expériences

Le chémostat : un cadre idéal pour valider les modèles biologiques : de l'expérience à la théorie

Olivier BERNARD

I. Introduction

La modélisation dynamique des systèmes biologiques est un exercice délicat, car contrairement à d'autres domaines (mécanique, électricité, thermodynamique, etc.) où il existe des lois admises et validées, le bio-modélisateur doit construire son modèle à partir de relations mathématiques le plus souvent spéculatives. La validation des modèles en biologie est donc un passage obligé dès lors que l'on souhaite extrapoler les conclusions de l'étude du modèle au système réel.

Le chémostat apparaît naturellement comme un outil idéal pour comparer les propriétés d'un système biologique et de son modèle. En effet, il permet de se focaliser sur un processus qui a été simplifié et isolé, et d'en contrôler les conditions environnementales. C'est en outre une opportunité pour mesurer avec une très bonne définition l'évolution des variables du système biologique au cours du temps. Enfin, le chémostat permet d'étudier la réponse du processus biologique à la modification de paramètres environnementaux (taux d'enrichissement du milieu, taux de dilution, température, etc.).

Si le chémostat a plutôt été utilisé à l'équilibre, la grande latitude dans le contrôle dynamique des paramètres de forçage permet aussi de placer les organismes dans des conditions dynamiques, qui pourraient se rapprocher des conditions rencontrées dans le milieu marin. Tester les modèles dans ces conditions permet alors de mesurer leur aptitude à représenter la dynamique de la biologie.

La présentation était centrée sur le chémostat comme outil pour valider les modèles, et les exemples de croissance bactérienne ou phytoplanctonique ont été considérés. L'idée générale de l'exposé consiste à classer les propriétés théoriques statiques et dynamiques d'un modèle afin de voir si celles-ci sont vérifiées expérimentalement.

II. La modélisation par bilan de masse

La démarche de modélisation par bilan de matière se décompose en 4 étapes.

1. Identification des principaux flux de matière dans le système. On identifie pour cela un « schéma réactionnel » qui caractérise les transformations de la matière entre les différents compartiments considérés. Ce bilan donne lieu à un modèle de bilan de matière, dont la structure générique caractérise les systèmes biochimiques. Cette structure mathématique particulière sera par la suite largement utilisée, au cours des phases d'identification ou de validation.
2. Détermination des vitesses de réaction. La question –plus délicate– consiste à quantifier les flux retenus lors de la précédente étape. En d'autre terme, on cherche à donner une expression mathématique aux cinétiques biologiques en fonction des variables du système. Cette étape se résume le plus souvent à déterminer des taux de croissance, d'absorption, etc. Diverses méthodes existent pour guider le choix des fonctions à utiliser de manière à assurer le respect de certaines propriétés (positivité des variables, bornitude, croissance de

certaines fonctions, etc.). Cette étape est extrêmement délicate et les lois qui sont choisies sont en général spéculatives, dans le sens où elles ont rarement été validées.

3. Identification des paramètres du modèle à partir des données disponibles. C'est encore un point délicat de la modélisation. On montre que les paramètres liés au bilan de matière peuvent être identifiés indépendamment des autres paramètres, et indépendamment des cinétiques retenues lors de la deuxième étape. Cet aspect d'estimation paramétrique souffre d'un manque de méthodes, et le plus souvent le modélisateur doit minimiser un critère d'écart entre données et simulation.
4. Validation du modèle. C'est l'étape la plus importante si l'on garde à l'esprit que les modèles en biologie sont très spéculatifs. Mais c'est aussi l'étape la plus négligée dans la pratique des modélisateurs. C'est le cœur de l'exposé, et nous montrons comment valider successivement un modèle, en 4 étapes principales.

III. La validation des modèles de processus en chémostat

Validation du schéma réactionnel.

En exploitant la structure mathématique particulière du modèle à bilan de masse, on obtient dans une nouvelle base des relations linéaires qui peuvent être mise à l'épreuve expérimentalement. Ces relations fournissent à la fois une idée de la validité du schéma réactionnel, et la valeur des paramètres associés.

Validation des propriétés asymptotiques du modèle.

Nous considérons les propriétés des modèles sur lesquels travaillent en général les biomathématiciens : le modèle prédit-il des points d'équilibre, des cycles limites, etc. Ces propriétés peuvent aisément être comparées à ce que l'on obtient en chémostat.

Dans un second temps, on peut voir comment évoluent ces propriétés lorsqu'une des variables de forçage du chémostat évolue. Par exemple Hansen et Hubbel (1980) étudient l'issue de la compétition de deux espèces bactériennes pour un même substrat. L'analyse théorique du modèle montre que le vainqueur de la compétition dépend du taux de dilution du chémostat. Ces propriétés sont parfaitement vérifiées en chémostat, et en changeant le taux de dilution on maintient l'une ou l'autre des espèces.

Enfin, de manière plus précise, on peut voir comment les différentes variables (ou les ratios des variables) évoluent lorsqu'on augmente l'une des variables forçantes du chémostat. Pour le modèle de croissance phytoplanctonique BiolLov (Pawlowski et al., 2002) on étudie par exemple le carbone phytoplanctonique ou le rapport C/Chl a en fonction de l'intensité lumineuse ou du taux de dilution.

Validation des propriétés dynamique du modèle.

De manière qualitative, on peut se demander si les transitoires d'un modèle correspondent à ce qui peut être obtenu expérimentalement. La variable x_i peut-elle avoir un maximum avant le minimum de la variable x_j ? Peut-on avoir des oscillations de la variable x_k ? On peut répondre précisément à ces questions lorsque la structure du système reste simple. Il est alors possible de prédire l'enchaînement des extrema des variables du modèle, et ce indépendamment des paramètres du modèle (Bernard et Gouzé, 1995, 2002). Ces caractéristiques peuvent alors être comparées à ce qui a pu être observé expérimentalement. Un exemple d'une telle analyse dynamique qualitative a été présenté pour ces cellules de *Dunaliella tertiolecta* soumises à une fluctuation périodique de la source d'azote (NO₃).

Lorsque la fréquence d'apport est faible, les extrema s'enchaînent conformément au modèle de Droop (1968). Quand la fréquence augmente, le modèle de Droop ne permet pas de décrire les observations.

Validation quantitative du modèle.

C'est la manière classique de valider les modèles. Elle consiste à étudier les résidus entre les simulations et les données. Dans le cadre idéal, il faudrait vérifier que ces résidus ont de bonnes propriétés (bruit gaussien centré en 0). Une telle étude n'est pratiquement jamais faite et l'on se contente le plus souvent d'une adéquation visuelle.

IV. Conclusion

L'étape de validation est trop souvent négligée alors que les lois utilisées dans les modèles biogéochimiques sont le plus souvent spéculatives. Nous avons montré comment l'environnement du chémostat permettait d'évaluer la validité des modèles, que ce soit en conditions statiques ou en conditions dynamiques, plus réalistes car plus proche des conditions rencontrées par les organismes dans le milieu naturel.

V. Bibliographie

- BASTIN G., DOCHAIN D., On-line estimation and adaptive control of bioreactors, Elsevier, Amsterdam, 1990.
- BERNARD O., QUEINNEC I., Modèles dynamiques de procédés biochimiques. Propriétés des modèles, Chapitre 2, p. 23-52, Automatique des bioprocédés, Hermes Science, Paris, 2001.
- BERNARD, O. AND GOUZE, J.-L. Transient behavior of biological loop models, with application to the Droop model.
- BERNARD, O., MALARA, G., AND SCIANDRA, A . The effects of a controlled fluctuating nutrient environment on continuous cultures of phytoplankton monitored by a computer. J. Exp. Mar. Biol. Ecol, 197:263—278, 1996
- Mathematical Biosciences, 127(1):19—43, 1995
- BERNARD, O. AND GOUZE, J.-L. Nonlinear qualitative signal processing for biological systems: application to the algal growth in bioreactors. Math. Biosciences, 157:357—372, 1999
- BERNARD, O. AND GOUZE, J.-L. Global qualitative behavior of a class of nonlinear biological systems: application to the qualitative validation of phytoplankton growth models. Artif. Intel., 136:29—59, 2002
- DROOP M., Vitamin B12 and marine ecology. {IV}. The kinetics of uptake growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*," J. Mar. Biol. Assoc., vol.48, no.3, pp.689-733, 1968.
- HANSEN S.R. AND HUBBELL S.P., Single-nutrient microbial competition, Science, vol.207, no.28, pp. 1491-1493, 1980.
- PAWLOWSKI, L., BERNARD, O., FLOC'H, E. L., AND SCIANDRA, A. Qualitative behaviour of a phytoplankton growth model in photobioreactor. Proceedings of the IFAC World Congress, pages CD--ROM. Barcelona, Spain, 2002

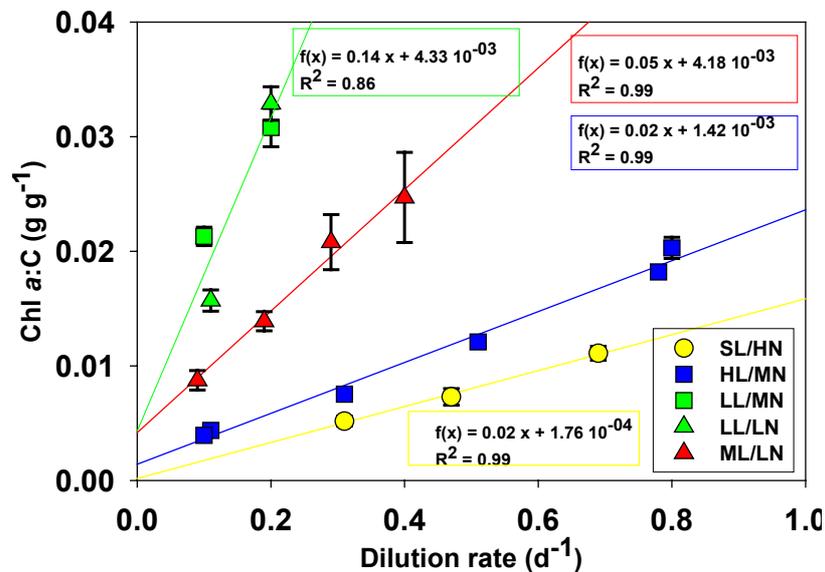
Pourquoi faire POMME quand on peut faire APPLE ?

Antoine SCIANDRA

I. APPLE (Adaptation of Photosynthesis: Parametrisation from Laboratory Experiments)

La photoadaptation est un des processus qui permettent aux cellules phytoplanctoniques autotrophes d'optimiser leur développement dans un environnement où les conditions de croissance sont physiologiquement sub-optimales (photoadaptation est à prendre ici dans sa connotation phénotypique, et non génotypique). De son efficacité dépend le flux de carbone associé à la production primaire. L'étude *in situ* de ce processus est extrêmement complexe car il intègre l'influence de nombreux facteurs que l'on ne maîtrise pas, dont le plus étudié a été le flux de photons. La température et les éléments nutritifs, notamment le nitrate, jouent également un rôle prépondérant dans la régulation de la synthèse (photoadaptation) et de la composition (adaptation chromatique) du pool pigmentaire (Cullen et al. 1993). Même au laboratoire, les études expérimentales se sont essentiellement cantonnées à l'effet de la lumière (Marra 1978a, b), et les modèles de photosynthèse utilisés ne font généralement intervenir que ce dernier paramètre (Cullen & Lewis 1988, Lande & Lewis 1989).

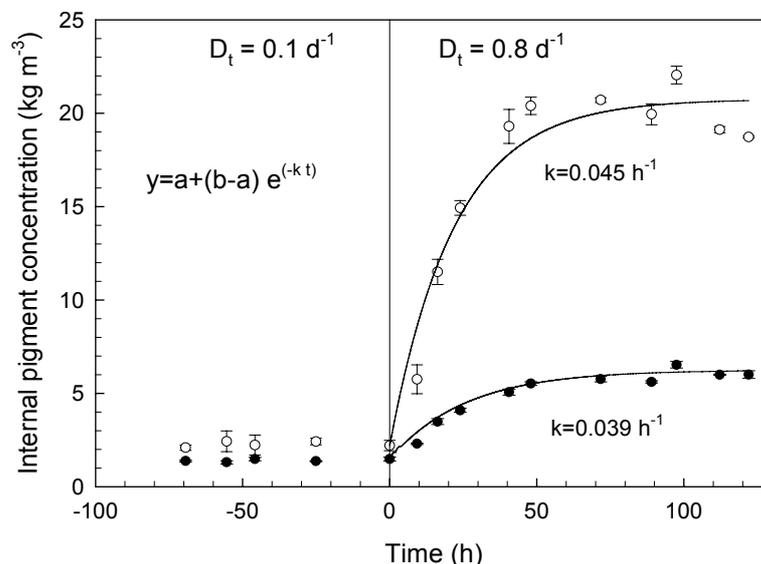
Cette simplification est en contradiction avec les conditions qui prévalent dans la plupart des régimes hydrodynamiques marins, où concomitance et variabilité des facteurs de croissance sont la règle: les organismes marins sont soumis simultanément, non pas à un seul, mais à plusieurs limitations de natures différentes (les principaux étant lumière, nutriment et température) dont l'effet résultant peut être complexe, et qui, en outre, peuvent fluctuer au gré des processus d'advection diffusion (Lewis et al. 1984).



Variation of the Chl a/C ratio experimentally measured in nitrate-limited chemostat cultures of Rhodomonas salina (cryptophyceae) submitted to different light levels (LL, ML, HL, SL: low, medium, high and saturating PFD intensities), and for different rates of nitrogen limitation. (At the steady state, the dilution rate is equal to the growth rate). For a given light intensity, cells can adapt their chlorophyll content accordingly to the level of nitrogen limitation..

La manifestation principale de la photoadaptation est une modification du rapport carbone/chlorophylle, $\theta=C/Chl\ a$ (Geider 1987). La plasticité importante de ce rapport, souvent considéré comme constant, est primordiale au moins à deux points de vue. Premièrement, considérer θ invariable conduit à biaiser la mesure du carbone autotrophe *in situ* à partir de celle de la chlorophylle, actuellement la seule dont on dispose pour estimer couramment la biomasse des producteurs autotrophes dans la colonne d'eau. Deuxièmement, comme la teneur en chlorophylle détermine en grande partie l'absorption de photon à une profondeur donnée, sa dynamique doit être déterminée avec précision pour obtenir une estimation fiable de la fixation de carbone intégrée sur la verticale et dans le temps.

Malgré cela, la photoadaptation est largement sous-représentée dans les modèles de réseau trophique. Ces derniers sont nécessairement simplifiés à cause de considérations restrictives liées à la représentation déterministe de systèmes complexes (sur-paramétrisation, incertitude sur les processus et les paramètres, validation incertaine, etc.). Comme la pratique de la modélisation est rapide comparativement aux avancées expérimentales (et moins chère aussi), la résolution de problèmes conceptuels complexes a presque toujours été conduite sur l'improvisation de relations empiriques (typiquement loi du minimum, loi multiplicative, etc.), non validées par l'expérience, car non étudiées ni testées (Sciandra et al. 1997). Les modèles récents qui prennent en compte un couplage structurel des effets simultanés de l'azote, de la lumière et de la température sont pour l'essentiel confrontés à des mesures acquises à l'état stable (Geider et al. 1997, Geider et al. 1998, Zonneveld 1998, Flynn et al. 2001). Il faut dire que l'approche expérimentale portant sur des systèmes multiparamétriques et instationnaires (Davidson et al. 1999) s'est faiblement développée par le passé, compte-tenu des difficultés inhérentes à l'étude des organismes planctoniques d'une façon générale, et à celles d'exercer un contrôle complexe, prolongé et intelligent sur ces mêmes organismes, en particulier. L'apparition d'outils propres au développement d'automates permet d'envisager maintenant des expériences d'un autre type, plus adaptées à l'étude des processus non linéaires.



Rhodomonas salina. Short term adaptation kinetics of internal Chl a (●) and Phycoerythrin (○) to a step change of dilution rate in a chemostat culture submitted to constant light. Both the amplitude and the rate of adjustment are more important for the PE pool, compared to the Chl a one, suggesting a higher mobility for the former in a nitrogen varying environment.

II. Perspectives

Le projet APPLE constitue un dénominateur commun pour les études conduites *in situ*, l'expérimentation au laboratoire et la modélisation en biogéochimie. Il repose sur le constat que la majorité des modèles de cette catégorie ne sont pas validés, de sorte qu'il n'existe aucune indication sur la précision (ou la marge de précision) des flux prédits. L'insuffisance de ces modèles vient entre autre du fait que les formulations utilisées ne prennent en compte ni l'influence de la variabilité à petite échelle ni la concomitance des forçages sur les processus modélisés, ce qui est d'autant plus paradoxal que les codes physiques calculent ces forçages avec une définition spatio-temporelle croissante.

Le projet APPLE se propose donc de conduire l'étude de certains processus particulièrement critiques dans des conditions expérimentales qui reproduisent celles du milieu en terme de concomitance et de variabilité. La variabilité à petite échelle est essentiellement le fait des cycles diurnes et de la turbulence et/ou de la convection dans la couche de mélange. La concomitance résulte de gradients de nutriments et de lumière opposés sur la verticale. En l'occurrence, il s'agit de comprendre comment les effets d'une double limitation par les flux de photons et de nitrate se conjuguent pour affecter la croissance des autotrophes strictes. De telles expériences nécessitent deux conditions. Premièrement, la capacité de reproduire au laboratoire des conditions réalistes de double limitation variable. Deuxièmement, la détermination de ce que sont des "conditions réalistes".

L'intérêt scientifique du projet APPLE ne repose pas uniquement sur ses objectifs, dont le principal est la validation des modèles de croissance autotrophe, notamment à travers une meilleure paramétrisation du rapport Carbone/Chlorophylle *a*. Il repose également sur la complémentarité de ses partenaires, indispensable à l'aboutissement du projet. En effet, la détermination d'un forçage réaliste à imposer dans des expérimentations doit être conduite par des physiciens capables d'identifier ce forçage, soit par le calcul, soit par l'analyse de données hydrologiques de campagnes menées sur le terrain. En l'occurrence, le contexte des campagnes POMME nous a semblé tout à fait opportun de ce point de vue. De même, la conduite d'expériences contrôlées par ordinateurs en entrée (forçages de lumière et de nutriment) et en sortie (acquisition à haute fréquence de mesures) nécessite les compétences issues du domaine très spécifique de l'Automatique et du Contrôle. Ensuite, l'analyse des propriétés des modèles validés sur ces mesures requiert un background en mathématique que les biologistes ne possèdent généralement pas. Enfin, l'analyse des mécanismes cellulaires impliqués dans les réactions claires et sombres de la photosynthèse nécessite les outils de la biologie moléculaire.

APPLE tente ainsi de répondre à une demande émanant de la communauté des modélisateurs, qui concerne la paramétrisation des processus. Paradoxalement, la validation des modèles biologiques, qui est probablement l'exercice qui conditionne in fine leur pertinence, est également le moins bien résolu. L'expérimentation, conduite dans le cadre proposé par le projet APPLE, peut contribuer à réduire cette lacune.

III. Références

- Cullen JJ, Lewis MR (1988) The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *J Plankton Res* 10: 1039-1063
- Cullen JJ, Geider RJ, Ishizaka J, Kiefer DA, Marra J, Sakshaug E, Raven JA (1993) Toward a general description of phytoplankton growth for biogeochemical models. In: Evans GT, Fasham MRJ (eds) *Toward a model of ocean biogeochemical processes*. Springer-Verlag, p 153-176
- Davidson K, Wood G, John EH, Flynn KJ (1999) An investigation of non-steady-state algal growth. I. An experimental model ecosystem. *J Plankton Res* 21: 811-837
- Flynn KJ, Marshall H, Geider RJ (2001) A comparison of two N-irradiance interaction models of phytoplankton growth. *Limnol Oceanogr* 46: 1794-1802

- Geider RJ (1987) Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytol* 106: 1-34
- Geider RJ, MacIntyre HL, Kana TM (1997) Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a : carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Mar Ecol Prog Ser* 148: 187-200
- Geider RJ, MacIntyre HL, Kana TM (1998) A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnol Oceanogr* 43: 679-694
- Lande R, Lewis MR (1989) Models of photoadaptation and photosynthesis by algal cells in a turbulent mixed layer. *Deep-Sea Res. (a Oceanogr. Res. Pap.)*. 36: 1161-1175
- Lewis MR, Horne EPW, Cullen JJ, Oakey NS, Platt T (1984) Turbulent motions may control phytoplankton photosynthesis in the upper ocean. *Nature* 311: 49-50
- Marra J (1978a) Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar Biol* 46: 203-208
- Marra J (1978b) Effect of short-term variations in light intensity on photosynthesis of marine phytoplankton: a laboratory simulation study. *Mar Biol* 46: 191-202
- Sciandra A, Gostan J, Collos Y, Descolas-Gros C, Leboulanger C, Martin-Jézéquel V, Denis M, Lefèvre D, Copin-Montégut C, Avril B (1997) Growth compensating phenomena in continuous cultures of *Dunaliella tertiolecta* limited simultaneously by light and nitrate. *Limnol Oceanogr* 42: 1325-1339
- Zonneveld C (1998) A cell-based model for the chlorophyll a to carbon ratio in phytoplankton. *Ecol. Model.* 113: 55-70

La modélisation du compartiment zooplanctonique: flux biogéochimiques et flux trophiques

François CARLOTTI

L'énergie fixée par les autotrophes est transférée via le zooplancton vers les niveaux supérieurs des réseaux trophiques, potentielles ressources halieutiques exploitables, et autres super prédateurs. Cependant, la relation entre production primaire et productivité des hauts niveaux trophiques est obscure, non seulement parce que la structure des réseaux trophiques varie dans l'espace et le temps, mais aussi parce que les efficacités de relations prédateur-proies sont fortement dépendantes de la taxonomie et de la démographie des composantes et de l'environnement physique.

Le problème de base est qu'à la différence du réseau trophique microbien, la taille et le fonctionnement individuel aux différents stades de développement d'organismes zooplanctoniques ou d'ordres plus élevés varient considérablement au cours du cycle de vie, si bien que l'ingestion, et la production ne sont pas de simples fonctions de la biomasse zooplanctonique.

Un modèle multi-spécifique et structuré en taille a été développé pour l'écosystème de la Mer Ligure (Figure 1). Il représente cinq espèces dominantes de copépodes : *Oncaea mediterranea*, *Oithona similis*, *Temora styliifera*, *Centropages typicus*, et *Calanus helgolandicus* et inclus des propriétés physiologiques de l'œuf au stade adulte, estimées par des relations allométriques. Les temps de développement simulés sont comparés à des durées observées.

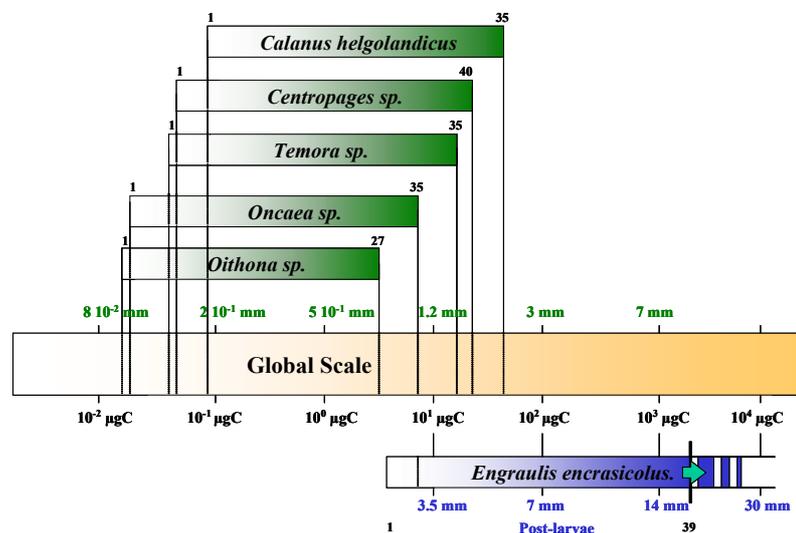


Figure 1. Le modèle de communauté zooplanctonique. Les populations occupent chacune un vecteur de classes de taille. Les grandes classes de taille peuvent se nourrir sur de plus petites classes de tailles (cannibalisme) en plus de leur nutrition sur le phytoplancton et le microzooplancton. Un modèle de poisson planctonophage (anchois) a été ajouté au modèle de copépodes.

La dynamique annuelle des populations est ensuite simulée, en forçant le modèle par la température, la nourriture et la prédation des gélatineux. La simulation permet de comprendre la dynamique de la structure de taille de la communauté. Une succession d'espèces est

influencée par des contrôles par le haut et par le bas du réseau trophique et par les interactions proies-prédateurs de ces populations. Le modèle montre alors que la structure de taille simulée de la communauté des copépodes est variable avec le temps et modifie ses capacités de croissance. Le passage d'une modélisation explicite des populations à une modélisation globale (modèle de type NPZ) est discuté.

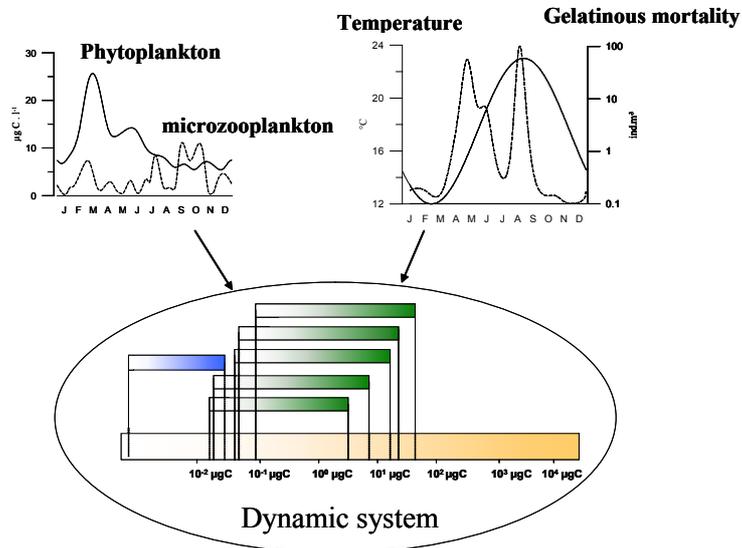


Figure 2: Couplage du modèle de zooplancton avec des variables forcantes représentant les premiers niveaux trophiques

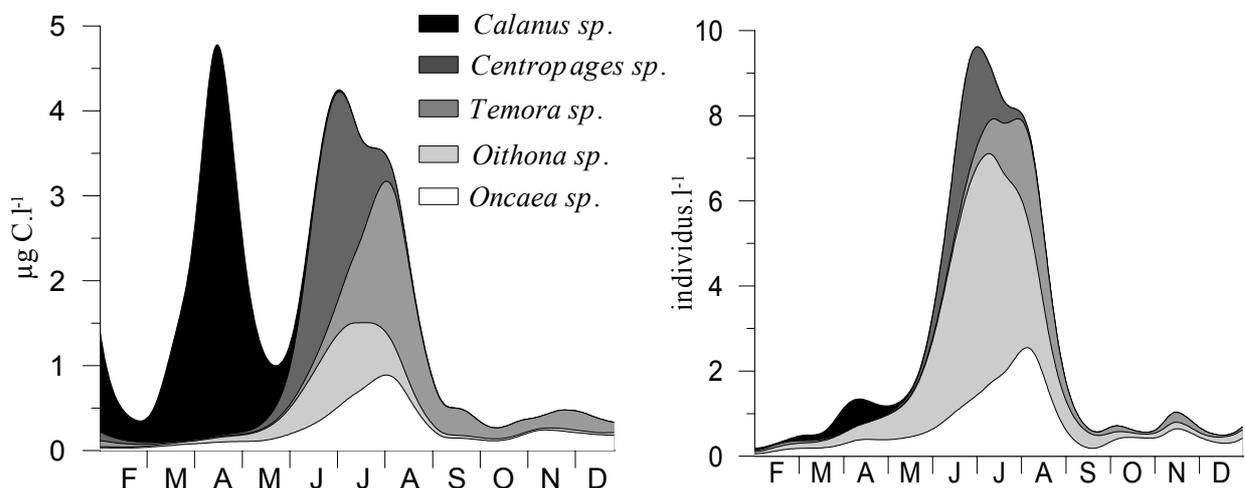


Figure 3: Simulation de la communauté des copépodes en Méditerranée. Les cinq espèces de copépodes sont en interaction. Variations temporelles (à gauche) des biomasses cumulées et (à droite) des abondances cumulées (Sourisseau & Carlotti, soumis).

Perspectives

Les perspectives envisagées sont de :

1. **Développer un couplage entre un modèle représentant les groupes fonctionnels du phytoplancton et un modèle de la dynamique de la communauté zooplanctonique** ; de simuler simultanément les successions des groupes fonctionnels (groupes d'espèces fonctionnellement proches / espèces dominantes) phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Les modèles « NPZ » plus simples ne reproduisent pas ses successions qui résultent à la fois des forçages « bottom-up » et « top-down » et des propriétés physiologiques caractérisant les espèces de ces groupes fonctionnels.
2. **Développer une réflexion sur la paramétrisation de modèles globaux** à partir de modèles détaillés. (Coopération avec JC. Poggiale).
3. **Accentuer l'interfaçage modélisation – observation pour le zooplancton** en utilisant les informations sur les structures de taille obtenues avec les nouveaux outils d'observation (OPC, Vidéo, acoustique,...).

Les retombées attendues sont :

1. Une amélioration de la quantification des flux biogéochimiques traversant le plancton.
2. Une représentation permettant d'évaluer les liens des premiers niveaux trophiques vers les hauts niveaux trophiques, le modèle de zooplancton structuré en taille délivrant le spectre de taille des proies pour les poissons planctonophages.

Références:

- Auger, P., J.C. Poggiale (1998), Aggregation and Emergence in Systems of Ordinary Differential Equations, *Mathematical Computer Modelling*, 27, 4, pp. 1-22
- Carlotti, F., Giske, J., Werner, F. & Moloney, C. 2000 . Modelling zooplankton dynamics. *Zooplankton Methodology Manual*, Academic Press, Harris, R.P., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R. ad Huntley, M. Eds. pages 571-667.
- Carlotti, F. 2001. Plankton: Population Dynamics Models. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Edited by John Steele, Steve Thorpe, and Karl Turekam. Academic Press. Pp. 2247-2256.
- Heath, M., F. Carlotti, B. de Young, O. Fiksen and F. Werner, 2001. Secondary Production in the Oceans and the Response to Climate Change. *IGBP*, 47, 9-12.
- Kooi, B.W., J.C. Poggiale, P.M. Auger, (1998), Aggregation Methods in Food Chains, *Mathematical Computer Modelling*, 27, 4, pp. 109-120
- Sourisseau M. & Carlotti, F. 2003. Spatial distribution of zooplankton size spectra in the Bay of Biscay during two cruises. *Oceanologica Acta*. (in press)
- Sourisseau M. & Carlotti, F. 2003. A zooplankton community dynamics revealed by a multipopulation size structured model: I. Influence of specific physiological functions and predator-prey interactions within the pelagic copepod community. *J. Plankton Res* (soumis)

Les données de stocks (NO_3 , Chl *a*) permettent-elles de contraindre les flux (production, export) ?

Blaise FAUGERAS

One of the principal objectives of studying biogeochemical cycles is to obtain precise estimates of the main fluxes, such as total, new and export oceanic productions. Since models can incorporate the a priori knowledge of the most important processes, they are increasingly used for this purpose. However, biogeochemical models are characterized by a large number of poorly known parameters. Moreover, the available data are rather sparse in both time and space, and represent concentrations, not fluxes. Therefore, the major challenge is to constrain the relevant fluxes using information from a limited number of observations and from models incorporating poorly known internal parameters.

The present study attempts to meet this challenge. In a 1D framework at the DYFAMED station (NW Mediterranean Sea), near-monthly nitrate and chlorophyll profiles and daily surface chlorophyll concentrations are assimilated in a coupled dynamical biological model using the tangent linear and adjoint models. Following sensitivity analyses that show that some parameters cannot be recovered from the data set used, assimilation of observed 1997 data is performed. The first inversion considered clearly shows that, in agreement with previous studies, (1) the data impose a C/Chl ratio that varies with depth (i.e. light) and (2) the initial conditions (e.g. winter nitrate profile) strongly constrain the annual biogeochemical fluxes.

After assimilation of the 1997 data, the agreement between the data and the model is quantitatively improved in 1995 and 1996, which can be considered a good validation of the methodology. However, the order of magnitude of the biogeochemical fluxes, and especially of the particulate export and regenerated production, are not correctly recovered. An analysis of the simulations shows that this result is associated with a strong decrease in zooplankton concentrations. An additional constraint of maintaining acceptable levels of zooplankton is therefore added. The results are improved, but remain unsatisfactory. A final inversion, which takes into account the a priori estimates of the major annual fluxes, is then performed. This shows that there is no inconsistency between the NO_3 and chlorophyll data, the order of magnitude of the fluxes and the model. The work therefore demonstrates that recovering biogeochemical fluxes from available data of concentrations and stocks is not a straightforward exercise: the coverage and type of observations, and the nonlinearities of the biogeochemical model all contribute to this difficulty.

Discussions de la Session I - Les expériences

Rapporteur : Bernard QUEGUINER

Les présentations réalisées dans le cadre de la session “expériences” ont concerné des approches différentes de la modélisation des systèmes, à plusieurs niveaux des réseaux trophiques. Des discussions qui ont suivi, plusieurs points sont à retenir :

- A l'échelon primaire, le chémostat apparaît comme un outil d'études privilégié dès lors qu'il s'agit d'affiner la compréhension d'un processus ciblé permettant d'aboutir à une modélisation conceptuelle pertinente et à sa validation dans les conditions expérimentales (approche de la modélisation de la photoadaptation dans le cadre d'APPLE, mécanismes de la co-limitation nutritionnelle par exemple). La validation est en effet l'étape clé, souvent très difficile à mettre en oeuvre, compte tenu du grand nombre d'hypothèses sous-jacentes des modèles. L'utilisation directe, dans la modélisation des systèmes naturels, des paramétrisations obtenues dans des conditions de culture en chémostat peut cependant s'avérer délicate dans la mesure où se pose la question de la représentativité des souches expérimentales (il s'agit ici à la fois du nombre d'espèces pouvant être étudiées en cultures mixtes, mais aussi des types d'organismes choisis par rapport aux communautés naturelles, ou encore de la représentativité des modes de perturbation testés expérimentalement par rapport au monde réel – ex : représentation expérimentale adéquate de la turbulence). Ainsi, il doit être possible de concevoir l'usage du chémostat à des fins de conceptualisation des modèles en amont de paramétrisations et de validations à réaliser en conditions proches du milieu naturel (études régionales de processus à l'échelle spécifique – espèces-cibles – sur des populations naturelles en macrocosmes, par exemple).

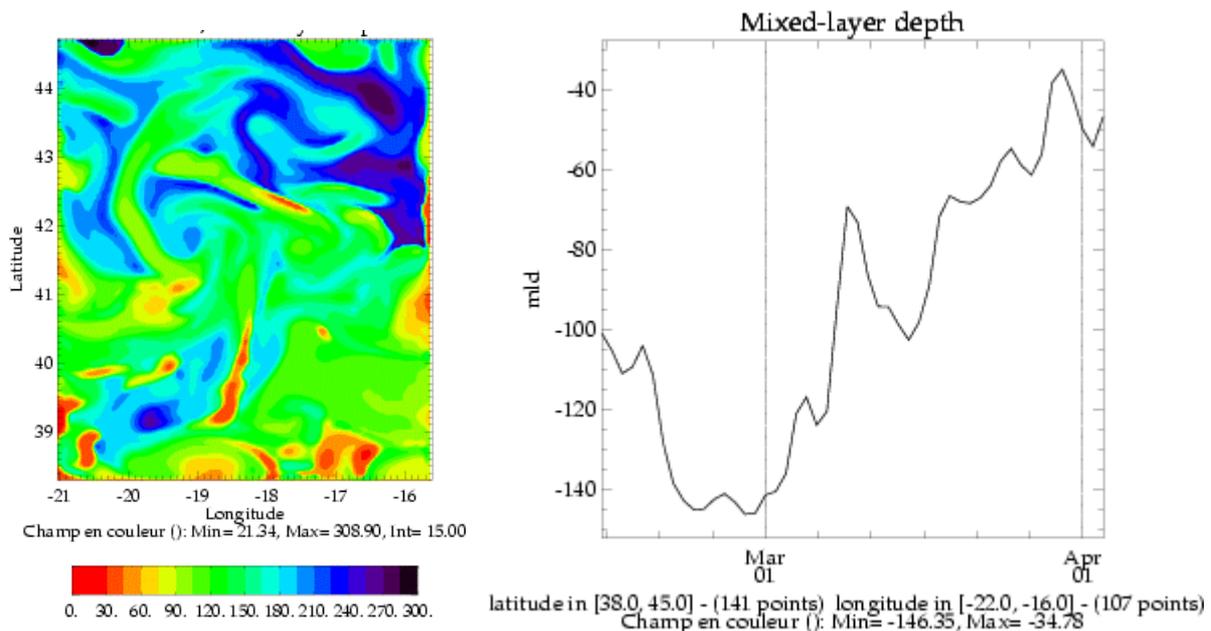
- Pour les niveaux trophiques supérieurs, les liens entre modélisateurs et expérimentateurs restent faibles. Bien que la notion d'espèces cibles soit assez bien établie il existe encore peu d'études des processus de transfert proies/prédateurs. La priorité doit être mise sur l'élaboration d'un modèle identifiant les flux de matière du premier niveau trophique aux prédateurs successifs (jusqu'aux poissons). Cette approche nécessite de coupler et d'intégrer des modèles quantitatifs de dynamique des populations aux modèles biogéochimiques. Dans ce cadre l'élaboration de modèles structurés en classes de taille présente un certain nombre d'avantages parmi lesquels la comparaison avec les données issues de modules d'observation *in situ* (type “compteur optique de plancton” ou encore “profileur vidéo”) permettant ainsi d'intégrer les échelles de variabilité spatiale.

Session II - Intégration de la dynamique

De l'expérience au modèle : comment prendre en compte la dynamique ?

Marina LEVY

Concevoir des expériences en laboratoire de la façon la plus réaliste possible, pour en déduire des paramétrisations implémentables dans les modèles, nécessite de prendre en compte la dynamique océanique à laquelle est soumis le milieu biologique que l'on cherche à étudier. Ce problème n'est conceptuellement pas trivial. Il nécessite de définir l'échelle de temps et d'espace sur laquelle on travaille, et d'estimer la variabilité de la dynamique sur cette échelle (Figure ci-dessous). Cette échelle est généralement directement liée à la maille des modèles.

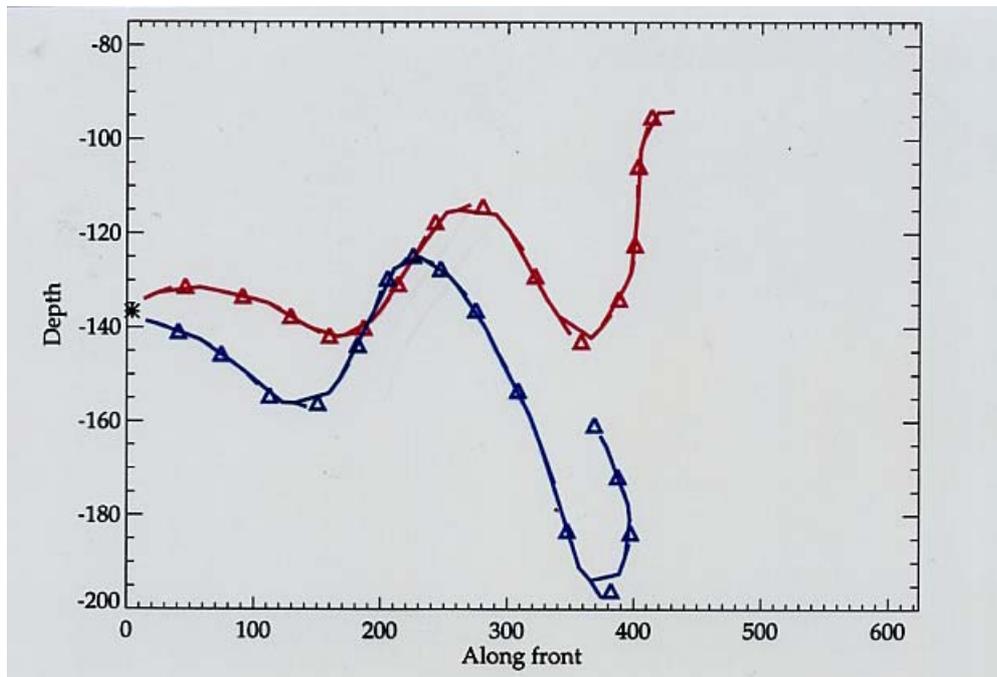


Variabilité spatiale (à gauche, le 1^{er} mars 2001) et temporelle (à droite) de la couche de mélange simulée dans l'Atlantique NE par le modèle OPA régional pour POMME

Par exemple, dans le cadre du projet APPLE, le processus biologique étudié est la photo-adaptation, dont les échelles de temps sont de un à dix jours. Sur cette échelle de temps, la dynamique océanique pertinente est la physique de la couche de mélange, et l'advection mésoéchelle. Si l'on suit une cellule individuelle de phytoplancton, elle subit des mouvements verticaux liés à l'advection à l'échelle microscopique et à la diffusion moléculaire, et se déplace dans un gradient vertical de lumière et de nutriments. Si l'on considère maintenant une parcelle de fluide, de la taille d'une maille de modèle, elle est alors soumise à la vitesse moyenne sur cette maille, et à la diffusion associée, qui intègre l'ensemble des processus sous-maille.

Cette parcelle peut être suivie de façon lagrangienne : elle contient une charge initiale en phytoplancton et en nutriments, et va suivre une certaine trajectoire macroscopique. Cet aspect purement advectif est relativement facile à prendre en compte. Les modèles de circulation

permettent de calculer des trajectoires types de parcelles de fluide, qu'il est possible de convertir directement en variation d'éclairement dans un chémostat.



Exemple de trajectoires lagrangiennes calculées à partir d'une configuration haute résolution du modèle OPA simulant la formation de tourbillons mésoéchelle par instabilité d'un front: suivant la position initiale de la trajectoire (au nord ou au sud du front), celle-ci va avoir tendance, à grande échelle de temps, à s'élever ou à s'enfoncer. A plus petite échelle de temps (2 triangles sont espacés d'un jour), les particules subissent des mouvements de montée-descente associés aux méandres.

La contribution qu'il est plus difficile de prendre en compte est celle de la diffusion à travers la paroi de la parcelle. En première approximation, cette diffusion peut être négligée en régime très stratifié (été, milieux oligotrophes). Elle est par contre importante en hiver, dans les couches de mélange actives. Dans ce cas, une façon de traiter le problème est de considérer que les nutritifs ne sont pas limitants, et que la diffusion correspond à une advection moyenne entre la surface et la base de la couche de mélange. Ce scénario a été appliqué pour définir les conditions des expériences conduites dans le cadre de APPLE sur la photoadaptation.

Couplage dynamique-biologie : Paramétrisation de la complexité des communautés phytoplanctoniques dans un contexte dynamique à mésoéchelle

Pascal RIVIERE & Philippe PONDAVEN

Résumé de la démarche- Le laboratoire développe depuis 1999 une modélisation couplée physique-biologie orientée vers les études de processus à mésoéchelle. D'une manière générale, l'objectif est de comprendre quels sont les facteurs qui contrôlent la dynamique des communautés planctoniques. Une attention particulière est donnée à l'impact des processus physiques sur la disponibilité en lumière, les apports de nutriments et la dynamique des communautés phytoplanctoniques.

La démarche que nous proposons consiste à explorer un espace de paramètres physiques et biogéochimiques défini ci-dessous, à caractériser les réponses de différents modèles couplés physique-biologie dans cet espace, et à identifier les mécanismes clés, notamment les mécanismes physiques, qui contrôlent la dynamique des communautés phytoplanctoniques dans différentes régions de cet espace.

La configuration du modèle physique (OPA) correspond à une configuration simplifiée de type canal zonal périodique avec une résolution horizontale actuelle de 5 km. Elle reproduit la dynamique mésoéchelle d'une zone frontale à l'équilibre, en particulier l'équilibre statistique entre moyenne et grande échelle (Rivière et al., J.P.O., en révision).

L'espace des paramètres que nous nous proposons d'explorer peut se définir comme suit. Classiquement, on admet que la structure des communautés phytoplanctoniques est contrôlée par la disponibilité en ressource et par les interactions trophiques entre les différents groupes fonctionnels. S'ajoute à cela le fait que la dynamique océanique, notamment à mésoéchelle, va contrôler la distribution des organismes et la disponibilité en ressource (Figure 1).

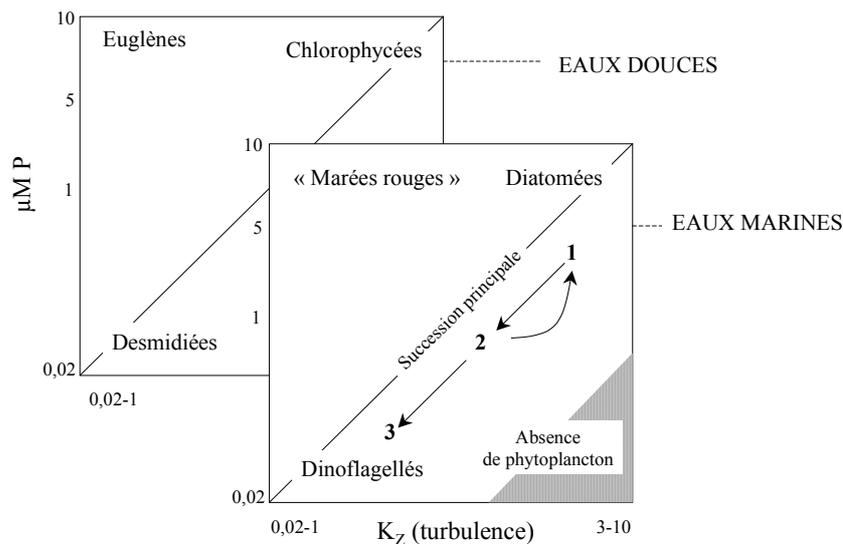


Figure 1 : Successions phytoplanctoniques le long d'un gradient de concentration en nutriments et d'un gradient de turbulence (d'après Margalef, 1979)

On peut ainsi définir au moins trois ensembles de paramètres ayant une influence sur la réponse de ces communautés:

- La turbulence mésoéchelle, et le mélange vertical
- La disponibilité en ressource (N, Si, Fe, lumière, ...)
- Le nombre de groupes fonctionnels.

Ces différents paramètres permettent de caractériser différentes zones de l'océan mondial. Les zones qui seront explorées plus spécifiquement dans ce projet sont l'Océan Austral et l'Atlantique Nord (Cf. Figure 2 ci-dessous). La figure 2 caractérise de manière schématique deux régions différentes de l'espace des paramètres, à la fois en termes de ressources (Fig. 2a) et de rapport mélange/lumière (Fig. 2b).

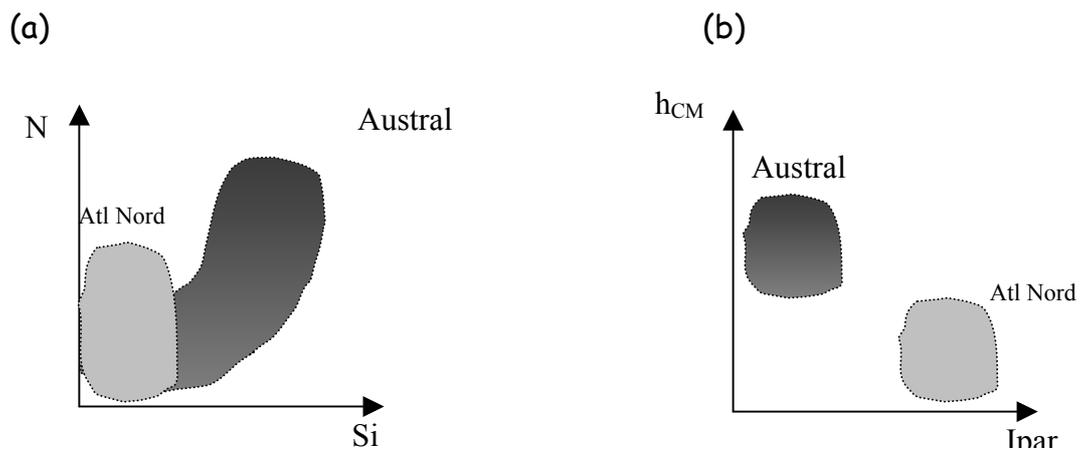


Figure 2 : (a) Position schématique dans l'espace des paramètres (N-Si) de la zone frontale de l'Océan Austral et de l'Atlantique Nord. (b) Position dans l'espace des paramètres (Ipar- h_{CM}) des mêmes régions. Ipar représente l'intensité lumineuse et h_{CM} la profondeur de la couche de mélange.

Discussions de la session II - Intégration de la dynamique

Rapporteur: Pascal RIVIERE

Q : Quelles sont les données dont on dispose pour ces expériences ?

R : Réseau de mesures sur 3 semaines. Ces données ne sont pas synoptiques, et leur résolution ne permet pas de voir la variabilité associée à la mésoéchelle. Le problème est de définir un état moyen (sur 2 semaines) pour les expériences, et seul un modèle peut le fournir.

Dans les expériences la lumière varie en fonction du cycle diurne et de la profondeur de la couche mélangée.

Q : L'advection est-elle différente selon la taille des organismes ?

R : Non. Lorsqu'on définit une vitesse d'advection on définit déjà un critère macroscopique : vitesse s'appliquant à un certain volume d'eau. Il y a donc déjà un caractère « moyen ». (dans l'hypothèse où le phytoplancton n'a pas de mobilité qui lui est propre.

Q : la solution serait-elle de traiter les traceurs en lagrangien ?

Q : Le problème n'est-il pas, dans les expériences, la limitation par les nitrates ?

R : Le flux dans le chémostat sera réglé pour que la limitation soit en accord avec la zone et les observations.

Session III - Les développements de modèles

PISCES : un modèle avec co-limitation pour l'océan à l'échelle globale

Olivier AUMONT

Three main sources supply the open ocean with the major nutrients: deposition from the atmosphere, riverine discharge and, for iron, marine sediments especially over the continental margins. Over millennial timescales, the balance between these sources and sinks determines the average level of the nutrients within the ocean. Furthermore, they may also play a direct role in the observed spatial and temporal patterns of these nutrients in the modern ocean, and thus directly impact the marine biological activity and air-sea CO₂ fluxes. For instance, the critical importance of iron deposition from the atmosphere is now well acknowledged. In this study, to help weigh the role of the three nutrient sources considered, we use a state-of-the art biogeochemical model (PISCES) coupled to a global 3-D ocean general circulation model (OPA). The biogeochemical model explicitly describes the cycles of N, Fe and Si and includes two phytoplankton and zooplankton size-classes. However, despite the major advances made in the recent years, providing the model with a realistic quantitative spatial distribution of, for instance, the coastal supply of iron from the sediments is not yet feasible. Thus, considering these major unknowns, the model is rather used as a tool to evaluate common trends based on different hypotheses made on the magnitude and the spatial distribution of the external sources of nutrients. It serves to highlight the regions where the different sources may play a critical role. In particular, the results show that the supply of iron from the sediments on the continental margins may be as important as the dust deposition from the atmosphere, especially in the North Atlantic Ocean

Quantification of the potential role of the external sources of N, Fe, and Si on marine productivity and preindustrial air-sea CO₂ fluxes.

O. Aumont (1), S. Blain (2), L. Bopp (3), and P. Monfray (3)

(1) Laboratoire d'Océanographie Dynamique et de Climatologie, Paris, France (aumont@lodyc.jussieu.fr),

(2) Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France (blain@univ-brest.fr),

(3) Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, Gif-sur-Yvette, France (bopp@lsce.saclay.cea.fr, monfray@lsce.saclay.cea.fr)

Mise en place d'un modèle d'écosystème pélagique adapté à la zone POMME

Sonia ROUDESLY

I. Les étapes de développement du modèle

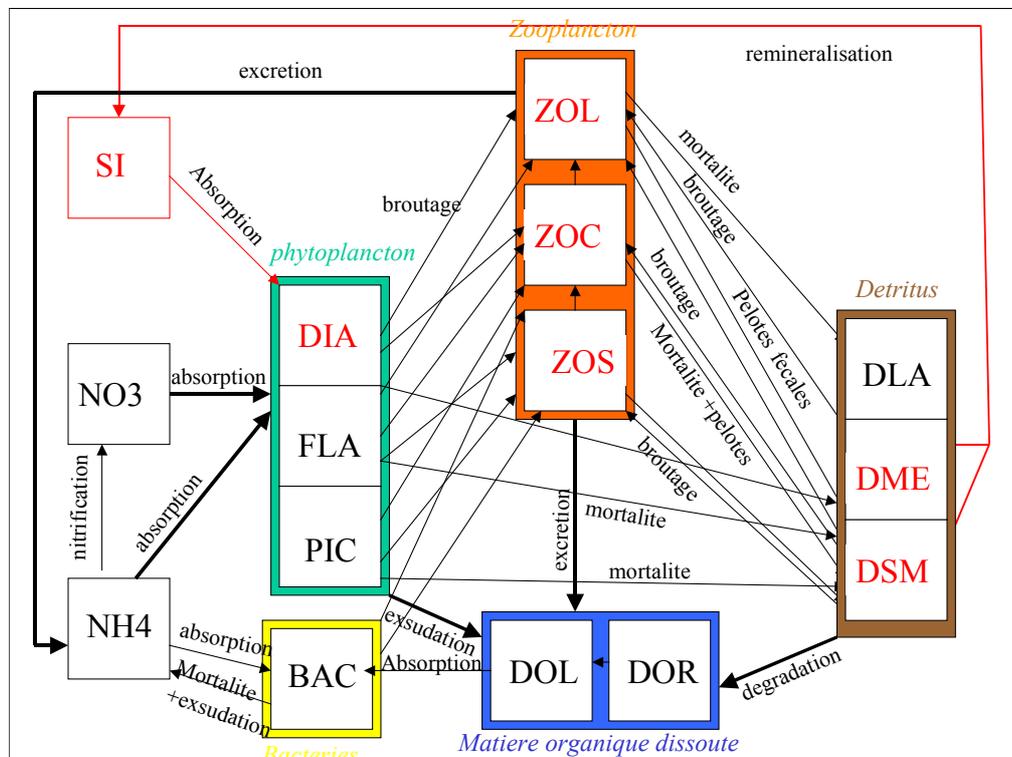
Ce travail s'est appuyé sur les modèles BIOMELL et BIOMELL2 successivement développés par Marina Lévy (Lévy et al, 1998) et par Franck Olivier (Olivier, 2001).

Ces modèles ont été définis de manière à décrire autant que possible les cycles de production nouvelle et régénérée ainsi que les flux exportés hors de la couche de surface.

Pour étudier le cycle de régénération locale il a été nécessaire de tenir compte de deux sources de nutriments azotés et de représenter la boucle bactérienne (en ajoutant un compartiment bactérien et un compartiment de matière organique dissoute).

Par ailleurs, les compartiments liés à l'export ont été divisés, selon des critères de taille pour les détritiques et le zooplancton et en une partie labile et une partie réfractaire pour la matière organique dissoute.

BIOMELL2 dissocie les cycles de production nouvelle et de production régénérée présente en prenant en compte deux groupes de phytoplancton, séparés à la fois selon des critères de taille et de composition : les flagelles et les diatomées. Ce dernier groupe ayant besoin de silice pour se développer, le cycle de cet élément a été ajouté à la structure du modèle.



Pour décrire la succession phytoplanctonique observable au cours de l'année dans la zone POMME et afin de mieux représenter le cycle de production régénérée le modèle a été de

nouveau complexifié. Les plus petites classes de taille du phytoplancton et zooplancton ont été divisées en deux groupes correspondant respectivement au nano- et picoplancton dans le cas du phytoplancton et aux ciliés et nanoflagellés hétérotrophes pour le zooplancton.

Dans le cadre de la paramétrisation du modèle, une nouvelle formulation de broutage a été testée sur les ciliés et les flagelles hétérotrophes. La formulation de broutage à préférences variables a été remplacée par une formulation à préférences fixes :

$$B = \frac{b * P_i C_i * Z_i}{K + \sum P_i C_i}$$

Où b est le taux de broutage, P_i la préférence pour la proie i , C_i sa concentration et K le coefficient de demi saturation du broutage.

II. Conséquences de ces modifications au niveau de l'export et de la régénération

En intervenant au niveau des flux de matière entre les compartiments, les modifications intervenues au niveau du modèle ont des conséquences sur le devenir de la matière organique à l'intérieur et hors du système.

Le passage de Biomell2 à Biomell3 se traduit par une augmentation des productions à la fois des débris de taille moyenne (DME) et des débris de grande taille (DLA) ce qui correspond à une augmentation de l'export particulière.

Parallèlement, la concentration de matière organique réfractaire dans la couche biologique varie d'un facteur 2 entre les deux versions du modèle. Facteur 2 qui se retrouve également dans la production de matière organique dissoute labile, indice du flux de régénération locale, au moment du bloom de diatomées.

L'utilisation de la nouvelle formulation de broutage, du fait d'une pression de broutage moins forte sur les diatomées, entraîne une augmentation forte de la production de DME à la suite du bloom de diatomées mais une diminution de la production de DLA.

Par ailleurs, on note que la matière organique réfractaire, si elle se répartie différemment sur la profondeur de la couche biologique, présente la même concentration que précédemment. Il en est de même pour le flux de régénération locale.

III. Implications

Les modifications de la structure du modèle entraînent des changements dans les flux du système et donc dans le devenir de la matière organique.

Les paramétrisations utilisées se traduisent également sur le comportement du système. Or, pour un certain nombre de paramètres la littérature ne fournit qu'un ordre de grandeur ce qui laisse à chacun une marge de manœuvre importante.

Par ailleurs, même si les différences entraînées par ces modifications sont visibles, les flux simulés restent du même ordre de grandeur. Il est donc difficile de choisir une paramétrisation en s'appuyant sur des flux qui sont difficiles à contraindre par les observations.

d'expérimentation/paramétrisation sera étendue au milieu hauturier et en particulier à l'Océan austral du fait de l'existence de séries de données récemment acquises qui permettent d'ores et déjà d'envisager un module biogéochimique spécifique d'un site de type HNLC.

En Méditerranée nord occidentale, les expérimentations menées au niveau du cycle biogéochimique de l'azote ont permis d'apporter des informations décisives quant à la conception d'un module biogéochimique spécifique à cette zone. Parmi les processus étudiés, un certain nombre de flux liés à la régénération de l'azote a été mesuré ; certaines de ces mesures ont permis l'estimation expérimentale de paramètres du module biogéochimique (processus d'excrétion d'azote organique dissous, temps de renouvellement de l'ammonium...), la formulation de paramétrisations originales (processus de nitrification) ou bien l'orientation de la structure du modèle en démontrant par exemple, l'importance de l'échelon hétérotrophe grâce à l'estimation de la régénération de l'ammonium. Une analyse plus détaillée des mesures effectuées peut également amener à sélectionner parmi les paramétrisations disponibles dans la littérature, la formulation susceptible de retranscrire de la manière la plus appropriée les résultats expérimentaux; ainsi l'inhibition de l'absorption de nitrate en présence d'ammonium a été mise en évidence à partir de très faibles concentrations en ammonium. Le type d'inhibition observée montre clairement que les formulations de ce processus classiquement utilisées dans les modèles biogéochimiques (Fasham *et al.*, 1990, 1995 ; Lancelot, 1993) ne sont pas en accord avec les données récoltées dans la zone étudiée et qu'il est plus judicieux d'utiliser la formulation empirique établie par Harrison *et al.* (1996) pour une zone océanique oligotrophe. Des observations et expérimentations complémentaires sur le cycle biogéochimique du phosphate ont montré un déficit en phosphate quasi-permanent par rapport au nitrate dans la zone euphotique de Méditerranée nord-occidentale et un contrôle de l'absorption du nitrate par la disponibilité en phosphate. Ces observations ont amené à l'inclusion d'un cycle du phosphate dans le module biogéochimique initial et notamment à l'inclusion d'une co-limitation du taux de croissance phytoplanctonique par la disponibilité en nitrate et en phosphate. En fait la paramétrisation de ce processus suit une loi de Von Liebig, c'est-à-dire du type minimum de disponibilité entre les deux nutriments considérés ; l'inclusion d'une véritable co-limitation azote/phosphate nécessiterait de pouvoir démontrer que la disponibilité d'une ressource (ici, le phosphate) influence directement les capacités d'absorption (K_N , V_{MAX}) d'une autre ressource (ici, le nitrate). Les expérimentations menées jusqu'à présent dans la zone plaident pour l'existence d'une véritable co-limitation azote/phosphate au moins du point de vue de la vitesse maximale d'absorption du nitrate qui varie selon la disponibilité en phosphate. Des expériences complémentaires sont nécessaires pour vérifier en particulier, si la concentration en phosphate a un effet semblable sur la constante d'affinité. Le même type d'expériences menées dans la zone du front polaire du secteur indien de l'Océan austral (Antares 4) révèle une co-limitation fer/silicium où la constante d'affinité et la vitesse maximale d'absorption du silicium diminue et augmente respectivement, avec un ajout croissant de fer ; néanmoins la variable « temps d'incubation » joue un rôle important dans ces expériences puisque les relations qui s'établissent entre ces paramètres cinétiques et la concentration en fer varient en fonction du temps d'incubation après l'ajout de fer.

L'approche expérimentation/modélisation développée en Méditerranée nord occidentale a abouti à l'élaboration d'un modèle qui décrit les cycles biogéochimiques de l'azote et du phosphate (cycle simplifié pour ce dernier élément) ; le module biogéochimique est constitué de onze variables d'état. Les interactions entre ces différentes variables sont décrites par une quinzaine de processus dont certains sont contraints par la température et la disponibilité en lumière. Ce module est actuellement en cours d'évolution vers un modèle multi-éléments qui

prend en considération des processus biogéochimiques liés au cycle du silicium et des processus supplémentaires liés au cycle du phosphate.

Dans sa structure actuelle, le modèle biogéochimique répond de manière satisfaisante aux objectifs pour lesquels il a été formulé, à savoir la reproduction réaliste des régimes trophiques hivernal et printanier en Méditerranée nord occidentale sur une période de temps restreinte –simulations d’un mois–. Jusqu’à très récemment, la finalité de ce modèle a été de pouvoir disposer d’un outil numérique permettant le calcul de bilans d’azote et de carbone produits aussi bien au cours d’une efflorescence printanière que pendant la période hivernale précédant la phase de « pré-conditioning » (mélanges verticaux intenses).

Le couplage avec le modèle hydrodynamique 3D a permis de suivre le devenir de la matière produite sur le plateau continental de Méditerranée nord occidentale (quantité exportée vers le large, quantité séquestrée sur le plateau...). Les principaux résultats de ce couplage sont les suivants:

- Le plateau continental se révèle, au cours de la période modélisée, comme une zone privilégiée de production notamment par rapport à la zone contiguë à l’est. Ainsi, les flux de biomasse, sortant de la zone modélisée par les frontières ouest et sud, sont environ *dix* et *cent* fois supérieurs aux flux entrant (frontière est) de phytoplancton et de zooplancton respectivement,
- l’essentiel de l’exportation –environ 95 à 98% du flux total– s’effectue par la frontière ouest du domaine. La frontière sud se révèle également comme une frontière d’exportation mais l’intensité de ce flux reste très limitée,
- les conditions météorologiques et notamment le régime des vents qui joue un rôle majeur dans la circulation hydrodynamique en saisons hivernal et printanière semblent déterminer indirectement la zone prépondérante (sud ou ouest) où s’effectue l’exportation de carbone vers le large. Ainsi, en période de tramontane dominante, le transport de matière vers le large est réduit et il existe une certaine rétention de la matière produite au sein du golfe du Lion ce qui favoriserait plutôt la sédimentation verticale des particules sur le plateau même.

Les études expérimentales menées jusqu’à présent suggèrent une très forte complexité des processus biogéochimiques au niveau de l’échelon trophique primaire et notamment en ce qui concerne l’interaction entre la croissance phytoplanctonique et les ressources nutritives ; cette forte complexité des processus n’est actuellement que très partiellement prise en compte dans les modèles d’écosystème pélagique en particulier pour les groupes fonctionnels « clés » comme les fixateurs d’azote, les coccolithophoridés, les diatomées (...). Dans ce contexte où les effets des sels nutritifs sur la croissance phytoplanctonique semblent multiples et complexes, il est important de développer, conjointement à la paramétrisation des processus, une approche expérimentale multi-élémentaire portant à la fois sur l’azote, le phosphate, le silicium et le fer.

Qui est *Emiliana huxleyi* ? Ou vers un modèle de croissance en quota pour les
coccolithophoridés

Diana RUIZ-PINO & Briac Le VU

Discussions de la session III - Les développements de modèles

Rapporteur : Olivier BERNARD

Cette session incluait la présentation d'un modèle océanique global avec co-limitation (modèle PISCES, par O. Aumont), de 2 modèles à mésoéchelle (Biomel2 pour la zone POMME par S. Roudesly et Symphonie pour le golfe du Lion par F. Diaz). La présentation de D. Ruiz-Pino était davantage axée sur des considérations générales sur les propriétés du coccolithophoridé *Emiliana huxleyi*.

Un des objectifs du modèle global PISCES présenté par O. Aumont est de fournir une image des zones de co-limitations océaniques. La question du sens physiologique de la co-limitation a été soulevée, en particulier lorsque on utilise un formalisme de type loi du minimum qui ne prend en compte que la plus forte des limitations. Il semble que la notion de colimitation est un concept qui est assez ambiguë et demande à être précisé et affiné dans la modélisation.

Au vu des orateurs, il apparaît que l'amélioration des modèles passe par la prise en compte de phénomènes plus détaillés (ajout d'espèces phytoplanctoniques, complexification des modèles sédimentaire, meilleure description de la boucle microbienne, etc.). Cela était clair dans l'exposé de S. Roudesly qui détaillait comment le compartiment phytoplanctonique avait été affiné pour mieux séparer les différentes classes de phytoplancton, ou bien dans celui de F. Diaz qui s'appuyait sur l'analyse de données de terrain pour affiner les processus à représenter. La question de la limite de cette approche, où doit-on s'arrêter, a été soulevée par A.Sciandra. Quelle complexité doit-on atteindre pour les modèles biogéochimiques ? Qu'est-ce qui empêche de toujours raffiner le modèle ? Les prédictions vont-elles en être améliorées ou bien l'incertitude associée aux paramètres introduits rend-elle les prévisions moins précises ?

Par ailleurs l'approche visant à essayer d'affiner tout azimut les processus représentés dans le modèle ne va-t-elle pas à l'encontre de l'idée selon laquelle un modèle est développé dans le but de répondre à une question précise ?

Le problème de la paramétrisation des modèles a également été soulevé. L'exposé présenté le matin par B. Faugeras répondait partiellement à certaines questions en montrant comment les paramètres pouvait être obtenus pour des modèles relativement simples et dans des zones largement étudiées (DYFAMED). Qu'en est-il pour des modèles plus compliqués ? Un autre problème connexe a été évoqué quant à la signification des paramètres. Lorsqu'un nouveau phénomène est introduit dans le modèle, il faut souvent recalibrer un ensemble de paramètres pour que le modèle retrouve un comportement acceptable.

Un autre point délicat a été abordé ; la question de la validation des modèles. Il manque clairement un ensemble d'outil pour valider les modèles ou au moins pour tester leur degré de fiabilité. Comment estimer la fiabilité des sorties du modèle ? Cela semble une préoccupation majeure et récurrente à travers la plupart des exposés, mais il n'y a pour l'instant pas d'outil théorique convainquant capable de traiter ces questions. La question de la possibilité d'utiliser des outils développés pour les modèles 0D, présentés par O.Bernard dans le cadre des chémostats a été posée. Le lien n'est pas direct et il serait nécessaire d'approfondir pour déterminer s'il est possible d'adapter certaines techniques.

Il semble que, pour tous les modèles, le compartiment zooplanctonique soit le moins bien représenté faute de connaissances assez précises (difficulté pour réaliser les expériences en laboratoire), mais aussi faute de données de terrain. Les flux associés au zooplancton sont estimés pour fermer le modèle, mais cela reste un point à améliorer.

Discussion Générale

Rapporteurs: François CARLOTTI et Olivier AUMONT

I. Discussion sur les objectifs et la structure des modèles actuels en biogéochimie

Modèles de réseaux trophiques

- La structure des modèles présentés dépend, dans l'ordre, de la question posée, des l'information sur composantes du système, des données permettant une validation.
- Il y a une tendance nette au développement de modèles ayant plusieurs variables dans chaque niveau trophique.
- Les modèles de flux s'orientent de plus en plus vers une représentation des successions spécifiques ou tout au moins de groupes fonctionnels définis principalement par rapport aux ressources limitantes.
- L'impact sélectif du broutage zooplanctonique sur la succession de populations phytoplanctoniques est testé.
- Le problème de la validation est posé: doit-on développer des modèles pour lesquels des variables ne peuvent être observées ?
- Une question très proche de la précédente : sur quels critères peut-on comparer des modèles ?

Modèles au niveau des espèces

- Un développement important concerne la prise en compte des réponses au niveau des individus (cellules phytoplanctoniques). Il a un potentiel pour comprendre comment les fluctuations des sels nutritifs tout autant que leurs quantités influencent la croissance algale.
- Ces études induisent une réflexion sur l'adéquation des représentations des processus de co-limitation.
- Intégration de processus à échelles spatio-temporelles fines.

II. Aspects scientifiques et méthodologiques qui nécessitent des développements

Lien modélisation – système d'observation

Pour le phytoplancton : Il s'agit le plus souvent d'espèces qui évoluent dans un environnement hautement dynamique qui conditionne leur faculté d'adaptation et détermine leur compétitivité. Un effort méthodologique doit donc être conduit pour étudier ces espèces dans des conditions expérimentales capables de reproduire la variabilité des ressources et les situations de colimitation. Cela passe par le développement d'outils adaptés au suivi en continu et au contrôle d'un forçage variable appliqué sur des systèmes de culture automatisés.

Pour le zooplancton : Les données «core parameters» de JGOFS ont apporté peu d'information pertinente sur le mésozooplancton et le microzooplancton pour les modèles.

La représentation du niveau zooplanctonique (microzooplancton et mésozooplancton), les processus associés (broutage, mortalité), la connaissance même des valeurs de paramètres pose des questions sans réponse. Les données de nouveaux outils pour observer et quantifier le zooplancton devraient être plus étroitement considérés dans nos approches de modélisation.

Représentation de rapports stœchiométriques dans les modèles

Les rapports C, N, P sont hautement variables au niveau individuel. L'utilisation des rapports stœchiométriques fixes montre des limites. Deux questions sont posées :

- peut-on réellement représenter de telles variations sans une meilleure connaissance des co-limitations ?
- l'acceptation de taux fixes ne dépend-t-elle pas de l'échelle de résolution du modèle ?

Lien modélisation – expérience

Les modèles de processus devraient conduire à définir des expériences.

De nombreuses formulations empiriques issues d'observations n'ont pas de fondements sur les processus sous-jacents.

Lorsque les conditions d'utilisation d'une formulation s'éloignent de celles où elle a été établie, elle n'est plus valide. Or, il est fréquent de voir de tels abus dans l'utilisation de formulations de processus biologiques.

Un bon exemple est le pompage de sels nutritifs en conditions stables et en conditions fluctuantes....

Utilisation de modèles élaborés dans d'autres domaines

Complexité / cohérence interne des modèles – Nombre de variables – Echelle et transfert d'échelle. Agrégation. Paramétrisation.

Conclusions

Principe de la réunion

Le fait d'avoir pu confronter différentes approches de la modélisation, avec une diversité d'objectifs, de sujets, d'échelles et de contraintes, a été perçu comme extrêmement bénéfique par les participants. Il est notamment ressorti que les spécificités des uns pouvait constituer une aide substantielle pour, du moins aborder, sinon résoudre les problèmes rencontrés par les autres. Plus spécifiquement, il est apparu que les développements dans les approches de terrains, expérimentales et de modélisation en biogéochimie étaient complémentaires les unes des autres, et que des actions intégrées permettant une percolation plus importante entre ces domaines qui utilisent tous des modèles devraient voir le jour dans l'avenir. C'est pourquoi, le souhait s'est manifesté de voir être reconduite une réunion similaire l'année prochaine.

Points majeurs qui ont été débattus

Probablement, le terme de validation a-t-il été le mot le plus prononcé au cours de cette réunion. Les modèles de biogéochimie, dont on ressent le besoin de complexification, sont confrontés à un problème de validation amont et aval.

En amont, la paramétrisation des processus biologiques pose un problème, et la formalisation des phénomènes de co-limitation n'en est qu'un exemple. Le constat a été fait que l'état d'un modèle à un moment donné était généralement le fruit de multiples héritages successifs compilés suivant une approche le plus souvent empirique, de sorte que le produit final pouvait être en inadéquation avec les hypothèses initiales de fonctionnement. Pour palier ce manque de réalisme, une interaction avec les expérimentateurs s'avère non seulement souhaitable, mais nécessaire de surcroît, car il ont souvent la connaissance nécessaire pour guider les modélisateurs vers les paramétrisations adaptées à leur objet.

En aval, le manque de données de terrain est également une entrave à un développement borné des modèles en biogéochimie, de sorte que tout nouveau projet de modélisation appliqué à une zone spécifique devrait automatiquement (obligatoirement) être accompagné par une action d'acquisition *in situ*. A cet égard, il a été reconnu que le zooplancton souffrait d'un déficit majeur par rapport aux autres variables généralement prises en compte dans les modèles de biogéochimie.

La transversalité est également apparue comme nécessaire pour remédier à une lacune qui se manifeste au niveau du couplage entre niveaux trophiques fonctionnant avec des dynamiques propres. A titre d'exemple, si l'on peut admettre que les dynamiques respectives de certains groupes du mézo-zooplancton et du necton sont assez bien modélisées, du moins sur le plan théorique, on doit par contre concéder que leurs interactions sont mal connues, donc mal représentées. Evidemment ce problème est connexe à celui du transfert d'échelle qui a largement été abordé au cours de la réunion.

Il a également été rappelé que la recherche expérimentale pouvait, comme par le passé, être légitimée par une demande des modélisateurs. Mais il est en outre devenu manifeste que ces derniers, ainsi que les physiciens, pouvaient (devaient) participer à la définition des protocoles expérimentaux. Il est en effet nécessaire que l'analyse des processus biologiques, pour être pertinente, puisse être conduite dans des conditions expérimentales qui miment celles de l'environnement, car ce sont ces dernières qui conditionnent les propriétés de l'objet

modélisé, propriétés qui ne lui sont uniquement endogène, mais qui sont également en partie révélées par le type de forçage exercé et sa dynamique.

Finalement, la réunion a été trop courte pour que puissent se dessiner des propositions concrètes d'actions nouvelles permettant d'aborder les problèmes évoqués, notamment ceux qui concernent la validation des modèles en biogéochimie par l'observation ou/et par l'expérimentation. L'organisation d'une réunion ultérieure dépendra probablement de la volonté affichée d'aller dans cette direction.