

**A PHYTOPLANKTON AGGREGATION STUDY BY THE SPATIAL  
MOMENTS METHOD**

**ETUDE DE L'AGREGATION DU PHYTOPLANCTON PAR LA METHODE  
DES MOMENTS SPATIAUX**

\* **Naziha BORDJ**

*École Nationale supérieure de statistique et d'économie appliquées (ENSSEA)*  
*Laboratoire de Modélisation des Phénomènes Stochastiques LAMOPS*  
[bordji.naziha@gmail.com](mailto:bordji.naziha@gmail.com)

**Nadjia EL SAADI**

*École Nationale supérieure de statistique et d'économie appliquées (ENSSEA)*  
*Laboratoire de Modélisation des Phénomènes Stochastiques LAMOPS*  
[enadjia@gmail.com](mailto:enadjia@gmail.com)

**Reçu le :** 15/05/2018 **Accepté le :** 20/06/2018 **Publication en ligne le :** 31/12/2018

**ABSTRACT:** Spatial patterns in biological populations and their effect on ecological interactions are central topics in mathematical ecology. The aim of this work is to study the aggregation phenomenon in a population of phytoplankton using the dynamical model of spatial moments. The latter is developed from an individual-based model (IBM) of phytoplankton that considers the phytoplankton population as a system of a large and finite number of phytoplankton cells that are subject to random dispersal due to turbulence, mutual interactions between cells due to their chemosensory capabilities and branching (cell division or death) under a local competition. The dynamics of the spatial moments obtained from our IBM present a new approach that give good deterministic approximations to the individual-based model of phytoplankton. From the biological point of view, this work allows to have a new intake on the spatial structure of phytoplankton in case where effect of competition is taken into account through the cellular division process. Further, such a work can be considered as a new application of the spatial moment's method to assess the potential of the moments approach in capturing the main features of the IBM spatial patterns.

**Keywords:** Phytoplankton; individual-based model; Stochastic process; Spatial Moments Method; Aggregation; Competition; Dispersion; Individuals Average Density; Pair Correlation Density.

**JEL Classification:** C15 C89

**RESUME :** Les structures spatiales et leur effet sur les interactions écologiques sont les thèmes centraux de l'écologie mathématique. Le but de ce travail est d'étudier le phénomène d'agrégation dans une population de phytoplanctons par le modèle dynamique des moments spatiaux, développé à partir d'un modèle individu-centré (IBM) du phytoplancton qui décrit la population des phytoplanctons comme un système de taille grande et finie de cellules de phytoplancton sujettes à une dispersion aléatoire, des interactions spatiales entre les cellules dues à leurs capacités chemosensorielles et un branchement (division cellulaire ou mort) sous l'effet d'une compétition locale. Les dynamiques des moments spatiaux obtenus à partir de notre modèle IBM présentent une nouvelle approche qui donne de bonnes approximations déterministes du modèle IBM du phytoplancton. Ainsi, ce travail permet d'avoir sur le plan biologique, un nouvel apport sur la structure spatiale du phytoplancton dans le cas où l'effet de compétition est pris en compte à travers le

processus de division cellulaire. De plus, un tel travail peut être considéré comme une nouvelle application de la méthode des moments pour évaluer le potentiel de l'approche des moments dans la saisie des principales caractéristiques de la structure spatiale du modèle IBM.

**Mots clés :** Phytoplancton; Modèle Individu-Centré; Processus Stochastique; Méthode des Moments Spatiaux; Agrégation; Compétition; Dispersion; Densité Moyenne des Individus, Densité de Corrélation des Paires.

## 1. INTRODUCTION

Les phytoplanctons sont des organismes unicellulaires végétaux qui vivent sur les couches supérieures des océans et des lacs. Ils jouent un rôle important dans les écosystèmes aquatiques. Non seulement, le phytoplancton représente le premier maillon de la chaîne alimentaire aquatique, mais, il est également considéré comme le «poumon» de notre planète, il est responsable de 46% de la production primaire mondiale (Field et al, 1998 Dufossé. F, 2014). Les cellules de phytoplancton ont tendance à s'agréger et à se coller pour former des particules relativement grandes appelées agrégations, devenant ainsi une source alimentaire pour la croissance d'une grande variété d'animaux marins, y compris le zooplancton (Passow.U, 2002), les moules, les huîtres, les palourdes et les petits poissons. Ces agrégats peuvent aussi représenter le principal véhicule du flux de la matière organique de la surface de l'eau jusqu'au benthos, car ils facilitent la sédimentation rapide et subséquente de cette matière jusqu'aux profondeurs. Tous ces faits rendent la compréhension des mécanismes et de la dynamique de la formation des populations de phytoplancton importante et nécessaire. La théorie de coagulation est très utilisée pour expliquer la formation des agrégats de phytoplancton. Cette approche décrit la formation des agrégations par un processus physique par lequel de petites particules entrent en collision et se collent pour former de nouvelles particules plus grosses qui peuvent devenir visibles à l'œil nu (Kiørboe, T., Jackson, G. A, 2008). Cependant, des études biologiques à petite échelle ont montré récemment que l'agrégation planctonique est un phénomène beaucoup plus complexe pour être simplement décrit par un processus physique tel que la coagulation. En effet, des études biologiques à petite échelle ont montré que certaines espèces motiles de phytoplancton telles que les algues et les dinoflagellés possèdent des capacités chemosensorielles ( Fitt, 1984, 1985, G A. Jackson, 1987, Verity P. G., 1988) qui leur permettent de sentir la présence d'autres cellules de phytoplancton si elles sont présentes dans leur voisinage. En effet, ces espèces de phytoplancton après l'accomplissement de la photosynthèse, évacuent des matières organiques dans l'eau (Mague. T. H, et all, 1980). Ces produits extracellulaires tels que des acides aminés et des sucres créent une zone très concentrée autour de la cellule de phytoplancton appelée « phycosphère » (Bell and Mitchell, 1972; Boland et al, 1982 ; Maier and Müller, 1986 ; Jackson. A. G, 1989). Cette zone, de très forte concentration en produits excrétés, crée un champ chimique autour de la cellule qui a un effet attractif sur les cellules de phytoplancton se trouvant dans son voisinage proche (Jackson. A. G, 1987 ; 1989, EL Saadi, 2004).

La modélisation « individu-centré » (IBM) est très appropriée pour décrire le phénomène d'agrégation chez le phytoplancton en se basant sur les mécanismes biologiques à petite échelle observés à l'échelle de la cellule de phytoplancton. Il s'agit de modèles où l'entité de base est l'individu. Ces modèles permettent de décrire directement les caractéristiques individuelles, les comportements et les interactions des individus entre eux et avec leur environnement, de simuler ces dynamiques et d'obtenir la structure émergente

à un niveau supérieur. Peu de modèles IBM on été dédiés à la modélisation de l'agrégation du phytoplancton.

El Saadi (El Saadi , 2004; El Saadi and Arino, 2006; El Saadi and Bah 2006, 2007) a développé le premier modèle IBM spatial qui a permis d'obtenir une structure agrégative de cellules motiles de phytoplancton résultant des forces d'interactions entre les cellules de phytoplancton dues à leurs capacités chemosensorielles et au processus de branchement (division cellulaire et mort). Cependant, ce modèle considère des taux de division et de mort constants ce qui n'est pas très réaliste d'un point de vue biologique vu que beaucoup de facteurs affectent ces taux démographiques entre autres la compétition sur les ressources.

Notre objectif dans ce travail est d'étudier la structure spatiale obtenue à partir d'une généralisation du modèle IBM d'El Saadi (El Saadi 2004, El Saadi et Arino 2005, El Saadi et Bah (2006, 2007)) dans laquelle, nous introduisons le processus de compétition sur le ressources dans le branchement (nous considérons que le taux de division cellulaire est affecté par un effet de compétition qui dépend de la densité locale). Nous proposons d'analyser la structure spatiale émergente à travers une approximation par la méthode des moments spatiaux du modèle individu-centré construit.

La méthode des moments (appelée aussi fermeture des moments) est issue de la physique statistique. Utilisée en écologie [Law and Dieckmann. 2000], elle représente un bon outil pour réduire la complexité d'un modèle individu-centré. Cette méthode permet de construire des modèles déterministes, en approximant la dynamique d'un IBM par un modèle mathématique, agrégé et plus simple, en tenant compte des principales caractéristiques des individus et de leur structure spatiale (Mabrouk. N, 2010). Plus précisément, cette méthode peut-être considérée le juste milieu entre les modèles de champ moyen trop simplifiés et les modèles de simulations informatiques IBM très complexes, dans le sens où elle simplifie la complexité du modèle IBM tout en captant les effets des interactions et des mouvements des individus localement et dans de petits voisinages (Law. R, and Dieckmann. U, 2000).

## 2. DESCRIPTION DU MODELE INDIVIDU-CENTRE

Dans ce travail nous considérons une version « individu-centré » qui généralise le Modèle Individu-Centré (IBM) d'El Saadi [El Saadi, 2004, El Saadi et Arino, 2005, El Saadi et Bah (2006, 2007)] en introduisant un effet de compétition « densité-dépendant » dans le processus de division d'une cellule de phytoplancton. Donc, dans ce modèle, une cellule de phytoplancton subit l'effet de compétition sur les ressources des cellules voisines (qui forment la densité locale pour la cellule en considération). Ceci traduit le fait que la croissance de la densité locale des cellules de phytoplanctons réduit le niveau des ressources (nourriture, lumière..) et donc réduit le taux de reproduction dans cette population.

Dans ce modèle, nous considérons  $N$  cellules de phytoplanctons réparties aléatoirement dans un espace bidimensionnel et homogène, où elles sont représentées par leurs positions. Une cellule  $i$  est localisée dans l'espace à l'instant  $t$  en  $x_i = (x_{i1}, x_{i2})$  où  $i=1, \dots, N$  et la structure spatiale est définie à ce même instant par le vecteur  $(x_1, x_2, x_3, \dots, x_i, \dots, x_N)$ .

On suppose que la structure spatiale des cellules de phytoplanctons, change dans le temps suite aux trois (03) événements stochastiques: le **processus de division**, le **processus de mort** et enfin le **processus de motilité** des cellules.

- **Processus de division:** une cellule  $i$  localisée en  $\mathbf{x}_i$ , a la probabilité (par unité de temps)  $\mathbf{B}(\mathbf{x}_i)$  de produire un nouveau né, au même endroit. Cette probabilité est définie par:

$$\mathbf{B}(\mathbf{x}_i) = \mathbf{b}_1 - \mathbf{b}_2 \mathbf{ploc}(\mathbf{x}_i) \quad \dots (1)$$

où  $\mathbf{b}_1$  et  $\mathbf{b}_2$  sont respectivement les taux de division indépendant et dépendant de la densité locale. Le terme  $\mathbf{b}_2 \mathbf{ploc}(\mathbf{x}_i)$  modifie le taux de division par la présence des autres individus voisins.  $\mathbf{ploc}(\mathbf{x}_i)$  est la densité locale des individus en  $\mathbf{x}_i$ , mesurant l'effet de tous les individus qui entourent la cellule  $\mathbf{x}_i$  et qui conduisent à une diminution de son taux de division. Elle est définie par:

$$\mathbf{ploc}(\mathbf{x}_i) = \int \mathbf{w}(\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i) [\mathbf{p}(\mathbf{x}_j, \mathbf{t}) - \delta_{\mathbf{x}_i}(\mathbf{x}_j)] d\mathbf{x}_j$$

$$\text{avec } \mathbf{w}(\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i) = \frac{1}{\mathbf{q}} \exp \left\{ -\frac{|\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i|^2}{2s_w^2} \right\}$$

$\mathbf{w}(\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i)$  est le noyau de compétition, qui mesure la contribution des individus dans la densité locale perçue par l'individu localisé en  $\mathbf{x}_i$ . Ce noyau est fonction de la distance, il est gaussien, symétrique et normalisé à 1 ( $\int \mathbf{w}(\boldsymbol{\xi}) d\boldsymbol{\xi} = 1$ ). L'utilisation de ce type de noyau a été faite pour donner un plus grand poids aux voisins les plus proches.  $S_w$  représente la largeur du noyau de compétition et  $\mathbf{q}$  la constante de normalisation.  $\mathbf{p}(\mathbf{x}_j, \mathbf{t})$  est la densité des individus en  $\mathbf{x}_j$  avec  $\mathbf{p}(\mathbf{x}_j, \mathbf{t}) = \sum_{k=1}^N \delta_{\mathbf{x}_j}(\mathbf{x}_k)$ , où  $\delta_{\mathbf{x}_i}(\mathbf{x}_j)$  est la fonction de Dirac utilisée pour supprimer l'effet de l'individu localisé en  $\mathbf{x}_i$  dans le calcul de  $\mathbf{ploc}(\mathbf{x}_i)$ , puisqu'il ne peut pas se concurrencer avec lui-même (Dieckmann and Law 2000 ; Law and Dieckmann 2000a ; Law and Dieckmann 2000b).

- **Processus de mort:** on suppose que la probabilité  $\mathbf{D}(\mathbf{x}_i)$  (par unité de temps) de mort de la cellule localisée en  $\mathbf{x}_i$  est donnée par:

$$\mathbf{D}(\mathbf{x}_i) = \mathbf{d} \quad \dots (2)$$

où  $\mathbf{d}$  est le taux de mort des cellules considéré constant

- **Processus de motilité:** le processus de motilité de ce modèle est une version continue équivalente à la version discrète de l'équation du mouvement d'une cellule de phytoplancton donnée dans (El Saadi 2004, El Saadi et Bah 2006, El Saadi et Bah 2007, El Saadi et Arino 2006). En effet, dans les travaux susmentionnés, les cellules de phytoplancton se déplacent sous l'effet de deux forces, à savoir:

- Une force d'interaction par paire qui existe entre une cellule et les autres cellules de phytoplancton présentes dans un certain voisinage. Cette force est due aux capacités chemosensorielles présentes chez certaines espèces de phytoplancton;
- Une force aléatoire résultant des courants d'eau et des perturbations, permettant la diffusion de la cellule dans l'eau.

La probabilité de déplacement d'une cellule localisée en  $\mathbf{x}_i$  à une autre position  $\mathbf{x}$  est notée par  $\mathbf{m}(\mathbf{x} - \mathbf{x}_i)$ , elle dépend de l'écart  $\mathbf{x} - \mathbf{x}_i$  :

$$\mathbf{m}(\mathbf{x} - \mathbf{x}_i) = \frac{1}{(4\pi\mathbf{Df})^2} \left\{ \frac{1}{4\mathbf{Df}} \|\mathbf{x} - \mathbf{x}_i - \int \boldsymbol{\alpha} \mathbf{F}(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j) d\mathbf{x}_j\|^2 \right\} \quad \dots (3)$$

tel que  $\mathbf{x}, \mathbf{x}_i, \mathbf{x}_j \in \mathbb{R}^2$

où  $\mathbf{m}(\mathbf{x} - \mathbf{x}_i)$  est le noyau de motilité gaussien;  $\mathbf{Df}$  la constante de diffusion d'une cellule de phytoplancton dans l'eau. Le terme  $\int \boldsymbol{\alpha} \mathbf{F}(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j) d\mathbf{x}_j$  mesure l'influence de toutes les autres cellules du système se trouvant en  $\mathbf{x}_j$  sur la cellule  $i$  localisée en  $\mathbf{x}_i$  suite à leurs capacités chemosensorielles. Pour la force d'interaction entre les cellules de phytoplancton,

nous considérons la description faite par (El Saadi 2004, El Saadi et Bah 2006, El Saadi et Arino 2006 et El Saadi et Bah 2007). Les produits extracellulaires dégagés par une cellule de phytoplancton se trouvant à une position  $\mathbf{x}_i$ , forment un champ de concentration autour de cette cellule sur un rayon de longueur  $\mathbf{r}_0$  ( $\mathbf{r}_0 > \mathbf{0}$ ). Ce champ attire toutes les cellules qui se trouvent à une position  $\mathbf{x}_j$ , telle que la distance  $\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|$  est comprise entre  $\mathbf{r}_0$  et  $\mathbf{r}_1$ , où  $\mathbf{r}_1$  représente la distance maximale au delà de laquelle les individus sont incapables de détecter leurs congénères, avec ( $\mathbf{r}_1 \gg \mathbf{r}_0$ ).  $\mathbf{r}_0$  et  $\mathbf{r}_1$  sont les réels non négatifs qui délimitent la plage de sensibilité chez les cellules de phytoplancton.

Pour toute paire de particules situées en  $\mathbf{x}_i$  et  $\mathbf{x}_j$ , l'interaction est définie par:  $\alpha \mathbf{F}(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)$ , avec  $\alpha$  la masse de la cellule de phytoplancton et  $\mathbf{F}(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)$  est le noyau d'attraction donné par:

$$\mathbf{F}(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j) = -\frac{(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)}{\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|} \left[ -\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|^2 + (\mathbf{r}_0 + \mathbf{r}_1)\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\| - \mathbf{r}_0 \mathbf{r}_1 \right] \times \mathbf{1}_{]r_0, r_1[}(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|)$$

$\mathbf{F}(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)$  est la force qui attire la particule localisée en  $\mathbf{x}_i$  vers la particule se trouvant en  $\mathbf{x}_j$ . Sa magnitude  $\left[ -\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|^2 + (\mathbf{r}_0 + \mathbf{r}_1)\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\| - \mathbf{r}_0 \mathbf{r}_1 \right] \times \mathbf{1}_{]r_0, r_1[}(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|)$  est fonction de la distance  $\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|$ , elle croit dans l'intervalle  $]r_0, r_1[$  et atteint son maximum en  $\frac{(\mathbf{r}_0 + \mathbf{r}_1)}{2}$ , puis décroît jusqu'à 0 en  $r_1$ . Son vecteur directeur est  $-\frac{(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)}{\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j\|}$ . De plus, la fonction  $F$  est une fonction impaire:  $\mathbf{F}(\mathbf{x}_j - \mathbf{x}_i) = -\mathbf{F}(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)$  et symétrique de telle sorte que, si l'individu se trouvant en  $x_i$  est attiré par l'individu en  $x_j$ , alors l'individu en  $x_j$  est aussi attiré par l'individu en  $x_i$ .

Le noyau de motilité dans notre cas, n'est pas normalisé et  $|\mathbf{m}| = \int \mathbf{m}(\xi) d\xi$  représente la probabilité totale des mouvements, mesurant l'ensemble des déplacements possibles de la cellule  $i$  dans l'espace (Law, Murrell and Dieckmann 2003).

### 3. MODELE DES MOMENTS SPATIAUX

Le système dynamique des moments spatiaux est obtenu à partir des processus stochastiques de division, de mort et de motilité (Bolker & Pacala, 1997; Dieckmann et Law, 2000). L'approximation basée sur les moments aide à la compréhension des événements, en décrivant la structure spatiale par des statistiques résumant ses principales caractéristiques et décrivant sa dynamique. Ces statistiques sont le premier, le second et le troisième moment spatial.

Cette approche a été utilisée en écologie depuis de nombreuses années, à travers l'utilisation du moment spatial d'ordre 1 (*modèle du champ-moyen*). Le nouveau départ est la mise en place de la dynamique d'un moment spatial de second ordre qui transporte des informations sur la structure spatiale au fil du temps (Law, R and Dieckmann. U, 2000).

Dans un espace  $\mathbf{A}$  ayant une structure spatiale  $\mathbf{p}(\mathbf{x})$ , les moments spatiaux sont définis comme suit (Bolker & Pacala, 1997; Dieckmann et Law, 2000 ; Law et Dieckmann, 2000b):

- **Le premier moment spatial** est tout simplement la densité moyenne des individus sur tout l'espace  $\mathbf{A}$ . Il est défini par:

$$N(\mathbf{p}) = \frac{1}{A} \int \mathbf{p}(\mathbf{x}) d\mathbf{x}$$

- **Le second moment spatial**, mesure la densité moyenne des paires d'individus séparés par une distance vectorielle  $\xi$ . Il correspond à la fonction densité des corrélations des paires, apportant l'information sur la structure spatiale des individus dans l'espace A. Il est défini par:

$$C(\xi, \mathbf{p}) = \frac{1}{A} \int \mathbf{p}(\mathbf{x})[\mathbf{p}(\mathbf{x} + \xi) - \delta_{\mathbf{x}}(\mathbf{x} + \xi)] d\mathbf{x}$$

La fonction de Dirac  $\delta_{\mathbf{x}}(\mathbf{x} + \xi)$  supprime les termes auto-paires.

- **Le troisième moment spatial**, noté  $T(\xi, \xi', \mathbf{p})$  correspond à la densité de triplets d'individus, formés par la première paire d'individus séparés par une distance vectorielle  $\xi$  et le troisième individu séparé d'un individu de la première paire par une distance vectorielle  $\xi'$ . Ce moment est défini par:

$$T(\xi, \xi', \mathbf{p}) = \frac{1}{A} \int \mathbf{p}(\mathbf{x})[\mathbf{p}(\mathbf{x} + \xi) - \delta_{\mathbf{x}}(\mathbf{x} + \xi)][\mathbf{p}(\mathbf{x} + \xi') - \delta_{\mathbf{x}}(\mathbf{x} + \xi') - \delta_{\mathbf{x}+\xi}(\mathbf{x} + \xi')] d\mathbf{x}$$

Il existe d'autres moments d'ordres supérieurs, mais généralement, dans la méthode d'approximation par moments on se contente des trois premiers moments spatiaux.

#### 4. LE SYSTEME DYNAMIQUE DES MOMENTS SPATIAUX

A chaque fois qu'on procède à une nouvelle simulation du modèle individu-centré, on constate qu'une nouvelle structure spatiale est obtenue. Ainsi, si on laisse le processus stochastique en marche pour une longue durée, les structures spatiales qui émergent seront toutes différentes. Il est à préciser que ce qui nous importe, c'est d'étudier les caractéristiques et les tendances de l'ensemble des réalisations et non pas d'une seule. Pour cela, les moments pour une structure spatiale  $\mathbf{p}$  au temps  $t$  sont remplacés par leurs moyennes sur toutes les réalisations en cette date. Dans ce qui suit, nous allons décrire la dynamique du changement du premier et du second moment spatial à travers le temps. Comme les moments spatiaux sont remplacés par leurs moyennes sur toutes les réalisations, l'argument  $\mathbf{p}$  est éliminé et nous introduisons  $t$  pour souligner la dépendance au temps. Donc, les variables deviennent  $N(t)$ ,  $C(\xi, t)$  et  $T(\xi, \xi'; t)$ .

- **La dynamique du premier moment**, est donnée par l'équation suivante:

$$\frac{dN(t)}{dt} = (b_1 - d)N(t) - b_2 \int \mathbf{w}(\xi)C(\xi, t)d\xi$$

Le terme  $(b_1 - d)N(t)$  représente la composante de division et de mort indépendante du voisinage, et le second terme  $b_2 \int \mathbf{w}(\xi)C(\xi, t)d\xi$  est la composante de la division dépendante du voisinage. Ce terme qui est en fonction de la densité des paires  $C(\xi, t)$  et du noyau d'interaction (compétition) gaussien  $\mathbf{w}(\xi)$ , exprime l'effet global de l'environnement local sur la densité moyenne. Si dans cette équation, on néglige la compétition locale et on la considère à une échelle globale générale, on posera  $C(\xi, t) = N^2(t)$  et alors on retombera sur la dynamique de Lotka Volterra de la théorie du champ-moyen dans le cas d'une compétition :  $\frac{dN(t)}{dt} = (b_1 - d)N(t) - b_2 N^2(t)$  (Dieckmann et Law 2000 ; Law et Dieckmann, 2000a; Law et Dieckmann, 2000b ; Murrell, Dieckmann et Law, 2004).

- **La dynamique du second moment spatial ou de la fonction de corrélation des paires**, qui caractérise la structure spatiale des paires d'individus séparés par une distance vectorielle  $\xi$ , et qui change à travers les trois processus stochastiques : division, mort et motilité, est donnée par:

$$\frac{dC(\xi, t)}{dt} = \left( \frac{dC(\xi, t)}{dt} \right)_{\text{Division}} + \left( \frac{dC(\xi, t)}{dt} \right)_{\text{Mort}} + \left( \frac{dC(\xi, t)}{dt} \right)_{\text{Motilité}}$$

L'effet de l'événement de division sur  $C(\xi, t)$  est donné par l'équation suivante:

$$\left( \frac{dC(\xi, t)}{dt} \right)_{\text{Division}} = 2b_1 C(\xi, t) + b_1^2 C(\xi, t) - 2b_2 \int w(\xi') C(\xi', t) d\xi' - b_2^2 w^2(\xi) C(\xi, t) - b_2^2 \int w(\xi') w(\xi' - \xi) T(\xi', \xi' - \xi, t) d\xi'$$

▪ **Le premier terme** à droite compte les nouvelles paires d'individus séparés par une distance  $\xi$  qui peuvent être créées suite à la reproduction cellulaire des phytoplanctons. En effet, au niveau des individus d'une paire (i, j) déjà existante :

- si l'individu i donne naissance à i', il y aura création de la nouvelle paire (i', j) avec le taux  $b_1$  ;
- si l'individu j donne naissance à j', il y aura création de la nouvelle paire (i, j') avec le taux  $b_1$ .

Ainsi, le terme  $2b_1 C(\xi, t)$  représente le nombre total de paires d'individus qui peuvent être créées dans la prochaine structure spatiale (à l'instant  $t+1$ ). Ce nombre est calculé par le produit de  $C(\xi, t)$  (qui est le nombre total de paires d'individus existant dans la structure spatiale précédente à l'instant  $t$  par le taux de naissance  $b_1$ .

▪ **Le deuxième terme** représente la densité des nouvelles paires d'individus qui vont être créées à une distance vectorielle  $\xi$ , par la division simultanée des cellules composant une paire d'individus (i, j) déjà existante (si les cellules i et j se divisent simultanément pour donner naissances à deux cellules filles i' et j', on obtient avec le taux  $b_1^2$  une nouvelle paire (i', j') où i' et j' sont séparées par une distance  $\xi$ . Ainsi, chaque paire d'individus séparés par une distance vectorielle  $\xi$ , donnera naissance à une nouvelle paire d'individus qui sera elle aussi séparée par une distance vectorielle  $\xi$ . Le nombre de paires de cellules de phytoplancton nouvellement créées est donné par  $b_1^2 C(\xi, t)$ .

▪ **Le troisième terme** corrige le premier terme, en prenant en compte l'effet négatif de la présence d'individus voisins qui entourent l'individu i à une distance  $\xi'$  (appartenant à la paire d'individus (i, j) séparés par une distance  $\xi$ ) et qui affectent négativement sa reproduction cellulaire ce qui donc réduit la création de la nouvelle paire (i, j), ceci est exprimé par  $b_2 \int w(\xi') C(\xi', t) d\xi'$ , qu'on multiplie par 2 pour prendre en compte aussi le cas de la paire (j, i).

▪ **Le quatrième terme** corrige le deuxième terme, il mesure l'influence négative qu'exerce chaque individu d'une même paire sur la reproduction cellulaire de l'autre individu. Ainsi, dans une paire d'individus (i, j) séparés par une distance  $\xi$ :

- la fécondité de l'individu i est réduite par la présence de l'individu j, ceci est mesuré par  $b_2 w(\xi)$ ;
- et inversement, la fécondité de l'individu j est réduite par la présence de l'individu i, ceci est mesuré aussi par  $b_2 w(-\xi)$ . Donc l'influence négative exercée simultanément

par chaque individu d'une paire sur l'autre individu de la paire est résumée par l'expression  $b_2^2 w^2(\xi) C(\xi, t)$ .

- **Le cinquième terme** corrige aussi le deuxième terme, en exprimant l'effet négatif que peut avoir l'individu k sur la division simultanée des 2 individus de la paire (i,j) de distance  $\xi$ , cet individu appartient au triplet (i,j,k) de densité  $T(-\xi', \xi - \xi', t)$  et séparé par une distance  $-\xi'$  de i et par une distance  $\xi - \xi'$  de j. La présence de l'individu k auprès de l'individu i et j réduit simultanément leur division cellulaire et la création de nouvelles paires (i', j'), on exprime cet effet concernant l'individu i et j respectivement par les termes  $b_2 w(-\xi')$  et  $b_2 w(\xi - \xi')$ . Ainsi, le cinquième terme s'écrit sous la forme de  $b_2^2 w(-\xi') w(\xi - \xi') T(-\xi', \xi - \xi', t)$ , qu'on intègre pour avoir l'effet globale de tous les individus k qui peuvent entourer la paire (i, j). Mais comme la fonction gaussienne  $w(\xi)$  est paire et d'après les propriétés du moment de fermeture, on a  $T(\xi, \xi') = T(-\xi, -\xi')$  (Murrell, Dieckmann et Law, 2004) alors la formule  $b_2^2 w(-\xi') w(\xi - \xi') T(-\xi', \xi - \xi', t)$  devient  $b_2^2 w(\xi') w(\xi - \xi') T(\xi', \xi' - \xi, t)$

L'effet de l'événement de mort sur  $C(\xi, t)$  est donné par l'équation suivante:

$$\left( \frac{dC(\xi, t)}{dt} \right)_{Mort} = -2dC(\xi, t)$$

- Ce terme représente, le taux avec lequel il y a perte de paires d'individus séparés par une distance vectorielle  $\xi$ . Il mesure l'effet de la mort d'un individu dans une paire ce qui engendre la destruction de la paire d'individus. En effet, si on considère une paire d'individus séparés par la distance  $\xi$ , si un des individus meurt alors il y aura disparition de la paire.

L'effet de l'événement de motilité ou de mouvement sur  $C(\xi, t)$  est donné par l'équation suivante:

$$\left( \frac{dC(\xi, t)}{dt} \right)_{Motilité} = -2|m|C(\xi, t) + 2 \int m(\xi') C(\xi + \xi', t) d\xi'$$

- **Le premier terme** à droite décrit les paires (i, j) de distance vectorielle  $\xi$ , qui vont être détruites suite au déplacement de l'individu i, soit par la force aléatoire permettant la diffusion de la cellule i dans l'eau, ou suite aux interactions par paire entre la cellule i et la cellule j ou avec d'autres cellules dues à leurs capacités chemosensorielles qui vont permettre le déplacement de l'individu i par rapport à l'individu j d'une distance vectorielle qui sera plus grande ou plus petite que  $\xi$ . Ceci est pris en compte en multipliant  $|m|$  le taux de mouvement de la cellule i (tel que  $|m| = \int m(\xi) d\xi$ ) par la densité des paires  $C(\xi, t)$ .

- **Le deuxième terme** compte les paires d'individus qui vont être créées, lorsque l'individu i localisé à une distance  $\xi + \xi'$  de l'individu j va se déplacer vers j d'une distance  $\xi'$  soit par diffusion cellulaire ou par la force d'attraction créant ainsi une nouvelle paire d'individus de distance  $\xi$ . Pour capturer cet effet, on pondère la densité de la paire originale  $C(\xi + \xi', t)$  par le noyau de motilité  $m(\xi')$ , en intégrant sur toutes les distances possibles  $\xi'$ .

Pour expliquer la survenue de ces événements, nous nous sommes focalisés sur l'individu i de la paire d'individus (i,j) séparés par une distance vectorielle  $\xi$ , sachant que les mêmes événements peuvent se reproduire avec l'individu j de la même paire d'individus (j,i)

séparés par une distance  $(-\xi)$ . Pour cela, nous avons multiplié tous les termes par le facteur 2.

Et donc le système global d'équations dynamiques des moments spatiaux obtenu à partir de notre modèle IBM du phytoplancton est le suivant :

$$\begin{aligned} \frac{dN(t)}{dt} &= (b_1 - d)N(t) - b_2 \int w(\xi)C(\xi, t)d\xi & \dots (4) \\ \frac{dC(\xi, t)}{dt} &= [2(b_1 - d - |m|) + b_1^2 - b_2^2 w^2(\xi)]C(\xi, t) - 2b_2 \int w(\xi')C(\xi', t)d\xi' \\ &\quad - b_2^2 \int w(\xi')w(\xi' - \xi)T(\xi', \xi' - \xi, t) d\xi' + 2 \int m(\xi')C(\xi + \xi', t) d\xi' \end{aligned}$$

Nous remarquons dans le système (4), que la dynamique de chaque moment spatial dépend du moment d'ordre supérieur. Pour éviter ces dépendances et fermer le système, nous allons exprimer le troisième moment spatial en termes du premier et du deuxième moment spatial. Toutefois, ce moment de fermeture doit satisfaire un certain nombre de conditions détaillées dans [Dieckmann et Law 2000; Murrell, Dieckmann and Law, 2004]. Le choix du moment de fermeture est très important, du fait qu'il peut avoir un impact sur la qualité de l'approximation. Nous le définissons comme étant :

$$T(\xi, \xi', t) = \frac{C(\xi, t)C(\xi', t)}{N(t)}$$

## 5. RESOLUTION NUMERIQUE

Notre modèle dynamique des moments spatiaux (4) est un système non linéaire d'équations intégral-différentielles. Sa résolution se base sur des méthodes numériques, permettant sa discrétisation spatiale et temporelle. De ce fait, pour le calcul des intégrales spatiales, nous avons appliqué la méthode des trapèzes, et pour la détermination des moments hiérarchiques, nous avons appliqué le schéma d'Euler explicite avec un pas de temps  $ht = 0.1$  et utilisé le logiciel MATLAB pour le calcul. La discrétisation spatiale de  $\xi=(\xi_1, \xi_2)$  a été faite à travers un maillage de pas  $h=0.1$  sur un espace bidimensionnel et homogène  $[-\xi_{max}, \xi_{max}] \times [-\xi_{max}, \xi_{max}]$ , tel que  $\xi_{max}$  est très grand pour avoir  $C(\xi) \approx N^2$  en  $|\xi|=\xi_{max}$ .

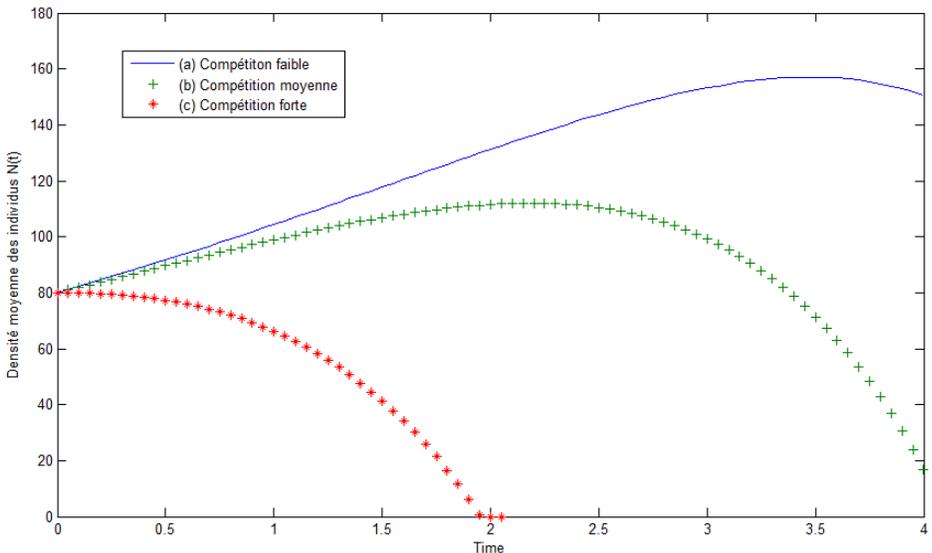
Cette résolution numérique a permis d'avoir les valeurs du vecteur  $N(t)$  représentant le premier moment spatial qui fournit le nombre moyen de cellules de phytoplancton à l'instant  $t$  ainsi que les valeurs de la matrice  $C(\xi, t)$  représentant le second moment spatial (qui fournit à l'instant  $t$  le nombre de paires de cellules qui sont séparées par une distance vectorielle  $\xi$ ). Toutefois, pour obtenir de l'information concernant la structure spatiale de nos individus, nous calculons la fonction de corrélation des paires appelée encore la fonction de corrélation spatiale, notée  $C(r)$  qui est égale à  $C(\xi)/N^2$  avec  $r=|\xi|$ . En effet, si  $C(r) > 1$ , la structure spatiale est agrégée, si  $C(r) < 1$  alors la structure spatiale est régulière et dans le cas où les valeurs de cette fonction sont égales à 1, il y a absence de structure spatiale (distribution aléatoire) (Law et Dieckmann 2000b). Dans notre cas, nous considérons initialement qu'il y a absence de structure spatiale en prenant à l'instant  $t=0$ ,  $C(\xi)=N^2$ .

## 6. RESULTATS

Après avoir résolu le modèle, nous exposons les résultats obtenus concernant les structures spatiales de cellules de phytoplancton.

Figure 1 permet de comparer l'évolution dans le temps de la densité moyenne des individus correspondant au premier moment spatial dans le cas d'une diffusion faible pour différentes valeurs du taux de division dépendant de la densité locale  $b_2$  (ce dernier représente l'intensité de compétition). On remarque que lorsque  $b_2$  prend une petite valeur, la compétition entre les cellules est faible, d'autant plus que la distribution spatiale initiale est aléatoire, ce qui implique une hausse du nombre de naissances et donc de  $N(t)$  (voir (a) dans la Figure 1 en début de simulation). La division cellulaire permet de créer de petites concentrations qui peuvent persister et former des agrégations lorsque la diffusion est faible relativement à la force d'interaction entre cellules due au comportement chemosensoriel. Une fois ces agrégations formées, la compétition commence à agir mais comme elle est faible, elle ne détruit pas les agrégats, elle diminue de leur taille et ainsi on observe une diminution de la taille de la population (voir le (a) de la Figure 1 vers la fin du temps de simulation). Pour un taux  $b_2$  élevé, bien qu'au début de la simulation, on observe la formation d'agrégations due au processus de division, il s'avère qu'après un certain temps (qui dépend de la magnitude de la compétition), le phénomène d'agrégation est affaibli par l'effet de la compétition qui réduit le taux de reproduction des cellules alors que la mort agit à un taux constant. Ce phénomène se répercute aussi sur la taille de la population  $N(t)$  où nous observons une diminution importante de la densité moyenne des individus qui peut même atteindre la valeur zéro pour une grande intensité de compétition (extinction de la population) (voir (b) et (c) de la Figure 1).

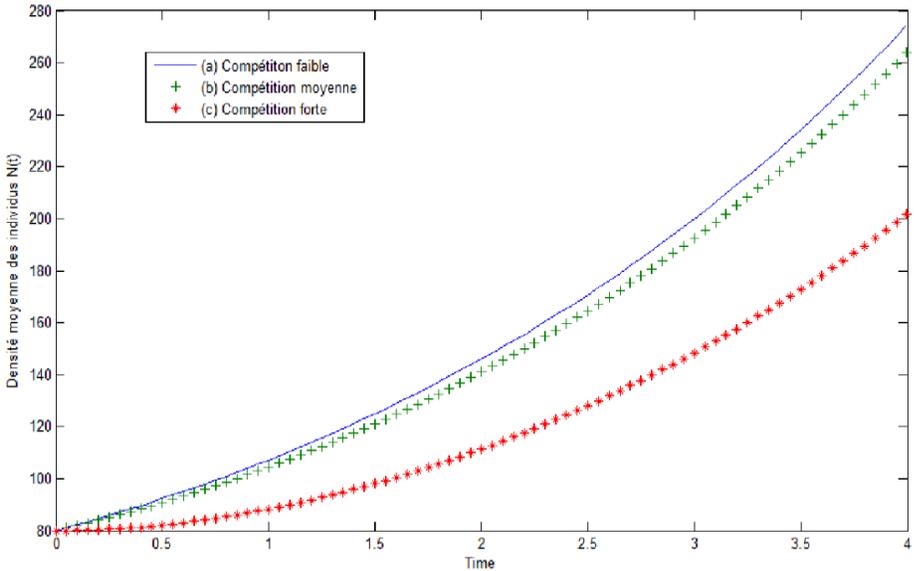
**Figure N°1. Evolution dans le temps de la densité spatiale moyenne des individus  $N(t)$  pour différentes intensités de compétition (cas d'une diffusion faible).**



**Paramètres de simulation:** Structure spatiale initialisée par 80 cellules dans un domaine  $61\mu\text{m} \times 61\mu\text{m}$  avec un pas de temps  $ht=0.05$  pour une durée de temps de 81 heures,  $b_1=0.42$ ,  $d=0.1$ ,  $sw=0.4$ ,  $Df=0.08$ ,  $r_0=0.2$ ,  $r_1=3$ ,  $a=0.01$ . Variation du paramètre  $b_2$  dans le modèle des moments: (a)  $b_2=0.0005$ ; (b)  $b_2=0.001$ ; (c)  $b_2=0.004$ .

Figure 2 compare l'évolution de  $N(t)$  pour différentes magnitudes de  $b_2$  dans le cas d'une diffusion forte ( $Df=0.5$ ). Dans ce cas, on remarque que les courbes de  $N(t)$  sont toutes croissantes. Ceci est dû au fait que lorsque la diffusion est forte, les cellules nouvellement nées se détachent des cellules mères et vont se disperser. Dans ce cas, on n'obtient pas d'agrégation par le biais du processus de diffusion comme dans le cas d'une diffusion faible. De plus, cette dispersion ne permet pas la formation de densités locales ce qui rend très faible l'effet de compétition sur le taux de naissance  $b_1$ , engendrant ainsi une augmentation de la taille de la population avec dispersion des cellules dans l'espace (voir Figure 2). On remarque aussi que la taille de la population  $N(t)$  augmente le plus dans le cas où la compétition est faible (comparer entre l'évolution de  $N(t)$  dans (a), (b) et (c)).

**Figure N° 2: Evolution dans le temps de la densité spatiale moyenne des individus  $N(t)$  pour différentes intensités de compétition (cas d'une diffusion forte).**



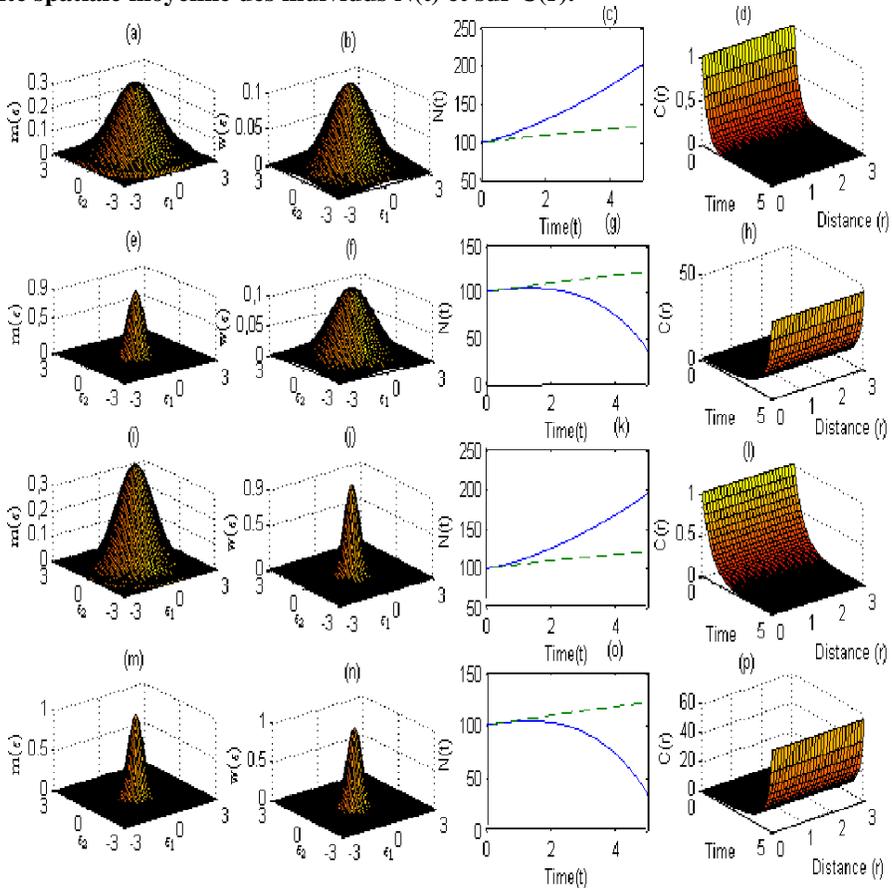
**Paramètres de simulation:** mêmes paramètres que ceux de la Figure 1 avec  $Df = 0.5$ .

La Figure 3 montre que la densité des corrélations des paires  $C(r)$  est plus grande que 1 dans le cas d'une diffusion faible et une compétition moyenne (voir le cas (m,n,o,p) dans Figure 3), ce qui confirme les interprétations données pour les résultats obtenus dans la Figure 1, notamment l'émergence d'une structure spatiale agrégée accompagnée d'une diminution de la taille de la population. D'un autre côté, la Figure 3 montre que la densité

des corrélations des paires  $C(r)$  est plus petite que 1 dans le cas d'une diffusion forte avec une compétition moyenne (voir le cas (i,j,k,l) dans Figure 3), ce qui implique une structure spatiale régulière non agrégée et on voit bien dans ce cas que la taille de la population augmente car il n'y a pas de concentrations (densité locale) permettant l'amplification de l'intensité moyenne de la compétition.

La Figure 3 montre aussi que le noyau de compétition  $w$  n'a pas d'effet sur le phénomène d'agrégation aussi bien pour le cas d'une diffusion faible (comparer entre les cas (e,f,g,h) et (m,n,o,p)) que pour le cas d'une diffusion forte (comparer entre les cas (a,b,c,d) et (i,j,k,l)). Ceci est dû au fait que nous avons effectué cette comparaison sous une intensité de compétition moyenne. Nous nous attendons à ce que l'effet de  $w$  soit plus fort et plus apparent sur l'agrégation lorsque nous menons cette même comparaison sous une intensité de compétition forte.

**Figure N°3. Effet de la variation de la largeur du noyau d'interaction  $w()$  sur la densité spatiale moyenne des individus  $N(t)$  et sur  $C(r)$ .**



**Paramètres de simulation:** Structure spatiale initialisée par 100 cellules sur un domaine carré  $61\text{um} \times 61\text{um}$  pour une durée de 51 heures,  $b_1=0.25$ ,  $b_2=0.001$ ,  $d=0.1$ ,  $r_0=0.2$ ,

$r_1=3$ . Variation des paramètres  $sw$  et  $Df$  dans le modèle des moments: (a,b,c,d)  $sw=1.2$  et  $Df=0.8$ ; (e,f,g,h)  $sw=1.2$  et  $Df = 0,1$  ; (i,j,k,l)  $sw=0,4$  et  $Df=0,5$  ; (m,n,o,p)  $sw=0,4$  et  $Df=0,08$ .

## 7. CONCLUSION

Dans ce travail, nous avons élaboré un modèle dynamique des moments spatiaux donné sous forme d'équations intégro-différentielles, à partir d'un modèle individu-centré qui est une extension du modèle IBM d'El Saadi (El Saadi 2004, El Saadi et Arino 2005, El Saadi et Bah (2006, 2007)) dans laquelle le processus de compétition sur les ressources est pris en compte à travers un processus de branchement pour lequel le taux de division est considéré densité-dépendant. Un tel modèle IBM est encore nouveau aussi bien dans la littérature mathématique que biologique pour le phytoplancton et l'approximation par moments développée dans cette étude constitue une nouvelle application de la méthode des moments dans l'analyse de la structure spatiale émergente d'un phénomène biologique complexe.

La résolution numérique des équations des moments spatiaux a permis de déterminer l'évolution dans le temps de la densité moyenne de la population (moment spatial d'ordre 1) et aussi de la densité des paires séparées d'une distance  $r$  (moment spatial d'ordre 2). Cette dernière permet d'approximer la structure spatiale qui sera obtenue à partir de la simulation du modèle IBM (noter que dans ce travail, nous n'avons pas simulé le modèle IBM). Les résultats obtenus par la méthode des moments montrent que lorsque l'intensité de compétition est faible à moyenne, les cellules de phytoplancton forment des agrégations, à condition que la diffusion des cellules soit faible. Plus l'intensité de compétition augmente, plus l'agrégation devient moins bonne (dans le sens où il y a moins d'agrégats avec un nombre plus petit d'individus) et il ya décroissance de la taille de la population. Dans le cas où la diffusion est forte, il n'y a pas de formation d'agrégations (quel que soit l'intensité de compétition), par contre, il y a croissance de la population avec une dispersion des individus. Ainsi, on peut conclure que la diffusion forte ne permet pas la formation des agrégations mais elle prévient la population de l'extinction dans le cas d'une très forte compétition.

Il est à préciser que cet article a été beaucoup plus dédié au développement du modèle dynamique des moments spatiaux avec seulement la présentation des premiers résultats sur la structure spatiale obtenue suite à l'introduction d'un effet de compétition dans la dynamique du modèle IBM d'El Saadi Saadi (El Saadi 2004, El Saadi et Arino 2005, El Saadi et Bah (2006, 2007) ) . Nous tenterons dans un prochain article de considérer d'autres scénarios pour ce modèle des moments et de faire une étude de comparaison entre les approximations obtenues à partir du modèle des moments et les résultats des simulations du modèle IBM.

## BIBLIOGRAPHIE :

1 **Adioui. M, Arino. O, El Saadi. N, 2005.** A nonlocal model of phytoplankton aggregation. *Nonlinear Analysis: RealWorld Applications* 6, 593 – 607.

- 2 **Aldredge. AL, Passow. U, Haddock. SHD, 1998.** The characteristics and transparent exopolymer particle (TEP) content of marine snow formed from thecate dinoflagellates. *J Plankton Res* 20, 393–406.
- 3 **Arino. J, 2002.** Modélisation structurée de la croissance du phytoplancton en chemostat. Thèse de Doctorat à l'Université Joseph-Fourier - Grenoble I. Sciences et géographie.
- 4 **Bell. W, Mitchell. R, 1972.** Chemotactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products. *Biol. Bull.* 143, 265–277.
- 5 **Binny. R. N, Haridas. P, James. A, Law . R, Simpson. M. J and Plank. M. J, 2015.** Spatial structure arising from neighbour-dependent bias in collective cell movement ». *Peer J*.
- 6 **Binny. R. N, Plank. M. J., and James. A, 2015.** Spatial moment dynamics for collective cell movement incorporating a neighbour-dependent directional bias. *Journal of The Royal Society Interface*, 12 (106), 20150228.
- 7 **Bolker. B and Pacala. S.W, 1997.** Using Moment Equations to Understand Stochastically Driven Spatial Pattern Formation in Ecological System. *Theoretical Population Biology*, vol. 52, no. 3, 179-197.
- 8 **Dam. H. G, Drapeau. D. T, 1995.** Coagulation efficiency, organic-matter glues and the dynamics of particles during a phytoplankton bloom in a mesocosm study. *Deep-Sea Research II*. Vol. 42. No. I. pp. 111 -123.
- 9 **Dia. Aliou, 2013.** Etude du cycle de reproduction et de la diversité génétique spatio-temporelle chez le dinoflagellé toxique *Alexandrium minutum*. *Populations and Evolution*. Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- 10 **Dieckmann. U, and Law .R, 2000.** Relaxation projections and the method of moments, .Pages 412-455. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 11 **Dieckmann. U, Law. R and Metz. J.A.J, 2000.** The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity ». Cambridge University Press.
- 12 **Dieckmann. U, 1999.** From Individuals to Populations: Systematic Model Reduction in Evolutionary Theory and Spatial Ecology ». Rapport technique, Habilitation report - Wien University, 31.
- 13 **DUFOSSÉ.F, 2014.** Effets de la limitation en sels nutritifs, de la température et de leurs interactions sur la réponse de cinq espèces phytoplanctoniques : Approche multifactorielle expérimentale en monoculture et en communauté. Thèse de Doctorat, à l'école doctorale des sciences de la matière, du rayonnement et de l'environnement, université de Lille1 sciences et technologies. p3
- 14 **El Saadi, N and Bah. A, 2006.** On phytoplankton aggregation : a view from an IBM approach. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Biologies*, 329, 669-678.
- 15 **El Saadi, N and Bah. A, 2007.** An individual based model for studying the aggregation behavior in phytoplankton. *Ecological Modeling*, 204, 193-212.
- 16 **El Saadi. N and Arino. O, 2006.** A stochastic modeling of phytoplankton aggregation. *ARIMA*, 6, 77-91.
- 17 **El Saadi. N. (2004),** «Modélisation et études mathématique et informatique de populations structurées par variables aléatoires. Application

l'agrégation du phytoplancton». Thèse de doctorat à l'université de Pau et des pays de l'Adour, 2004.

**18 Ferrer. J, Prats. C and Lopez. D, 2008.** Individual-based Modelling: An Essential Tool for Microbiology. *J Biol Phys*, vol. 34, pages 19-37.

**19 Fitt. W.K, 1984.** The role of chemosensory behavior of *Symbiodinium microadriaticum*, intermediate hosts, and host behavior in the infection of coelenterates and molluscs with zooxanthellae. *Marine Biology* 81, 9-17.

**20 Grimm. V, Wyzomirski. T, Aikman. D and Uchmanski. J, 1999.** Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop. *Ecological Modelling*, vol. 115, no. 2-3, pages 275-282.

**21 Grimm. V and Railsback. S. F, 2005.** Individual-based modeling and ecology. Princeton University Press.

**22 Groga. N, 2012.** Structure, fonctionnement et dynamique du phytoplancton dans le lac de Taabo (Côte d'Ivoire). Thèse de doctorat de l'université de Toulouse.

**23 Haberkorn. H, 2009.** Impact du dinoflagellé toxique, *Alexandrium minutum*, sur l'huître creuse, *Crassostrea gigas* : approche intégrative. Thèse de Doctorat à l'Université de Bretagne occidentale – Brest.

**24 Jackson. G. A, 1990.** A model of the formation of marine algal flocks by physical coagulation processes. *Deep-Sea Res*, 37, 1197-1211.

**25 Jackson. G. A, Burd. A. B, 2015.** Simulating aggregate dynamics in ocean biogeochemical models. *Progress in Oceanography*, 133, 55–65.

**26 Jackson. G. A, Kiørboe. T, 2008.** Maximum phytoplankton concentrations in the sea. *Limnol. Oceanogr*, 53(1), 395–399.

**27 Jackson. G. A, Lochmann. S. E, 1992.** Effects of coagulation on nutrient and light limitation of an algal bloom. *Limnol. Oceanogr*, 37, 77-89.

**28 Jackson. G. A, 1989.** Simulation of bacterial attraction and adhesion to falling particles in an aquatic environment, *Limnol. Oceanogr*. 34 (3), 514–530.

**29 Kiørboe. T, 1997.** Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *SCI. MAR.*, 61 (Supl. 1): 141-158.

**30 Kiørboe. T, 2001.** Formation and fate of marine snow: Small-scale processes with large-scale implications. *SCI. MAR.*, 65 (Supl. 2): 57-71.

**31 Kiørboe. T, Claus. L, Michael O, Hansen. JLS. 1994.** Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom: a field experiment to test coagulation theory. *J Mar Res*, 52(2), 297–323.

**32 Kiørboe. T, Hansen. JLS, 1993.** Phytoplankton aggregate formation: observations of patterns and mechanisms of cell sticking and the significance of exopolymeric material. *J Plankton Res*, 15(9), 993–1018.

**33 Korboe. T, Tiselius. P, Mitchell-Innes. B, Hansen. J. L. S, Visser. A. W, Mari. X, 1998.** Intensive aggregate formation with low vertical flux during an upwelling-induced diatom bloom. *Limnol Oceanogr*, 43(1), 104-116.

**34 Law. R, Dieckmann. U, 2000a.** Moment approximations of individual-based models. Pages 252--270. Cambridge University Press, Cambridge, UK

**35 Law. R, Dieckmann. U, 2000.** A dynamical system for neighborhoods in plant communities. *Ecology* 81: 2137--2148.

- 36 Law. R, Murrell. D. J and Dieckmann. U, 2003.** Population growth in space and time: spatial logistic equations. *Ecology* , vol 84, 252-262.
- 37 Logan. B. E, Passow.U, Allderge. A. L, Grossart. H-P, Simon. M, 1995.** Rapid formation and sedimentation of large aggregates is predictable from coagulation rates (half-lives) of transparent exopolymer particles (TEP). *Deep-Sea Res. II* 42:203-214.
- 38 Lopez. C. Hernandez-Garcia. E, 2004.** Clustering, advection and patterns in a mode of population dynamics with neighborhood-dependent rates. *Phys Rev E*, vol. 70.
- 39 Mabrouk. N, 2010.** Analyzing individual-based models of microbial systems. Thèse de doctorat à l'université de Blaise Pascal - Clermont II.
- 40 Murray. J.D, 2001.** *Mathematical biology: I. an introduction.* Springer, 3rd ed.
- 41 Murrell. D.J, Dieckmann. U, Law. R, 2004.** On moment closures for population dynamics in continuous space. *Journal of Theoretical Biology* 229 (3) 421-432.
- 42 Passow. U, 2000.** Formation of transparent exopolymer particles, TEP, from dissolved precursor material. *Mar Ecol Prog Ser* 192, 1–11.
- 43 Passow. U, 2002.** Production of transparent exopolymer particles (TEP) by phyto- and bacterioplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 236, 1–12.
- 44 Passow. U, 2002.** Transparent exopolymer particles (TEP) in the aquatic environments. *Prog Oceanogr* 55, 287–333.
- 45 Passow. U, Alldredge. AL, 1994.** Distribution, size, and bacterial colonization of transparent exopolymer particles (TEP) in the ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 113, 185–198.
- 46 Passow. U, Alldredge. AL, 1995.** A dye-binding assay for the spectrophotometric measurement of transparent exopolymer particles (TEP). *Limnol Oceanogr* 40, 1326–1335.
- 47 Passow. U, Alldredge. AL, 1995.** Aggregation of a diatom bloom in a mesocosm: the role of transparent exopolymer particles (TEP). *Deep Sea Res II* 42, 99–109.
- 48 Passow. U, Shipe. RF, Murray A, Pak. DK, Brzezinski. MA, Alldredge. AL, 2001.** Origin of transparent exopolymer particles (TEP) and their role in the sedimentation of particulate matter. *Cont Shelf Res* 21:327–346.
- 49 Picard. N and Franc. A, 2004.** Approximating spatial interactions in a model of forest dynamics. *FBMIS Volume 1, 2004*, 91-103 ISSN 1740-5955.
- 50 ROLLAND. A, 2009.** Dynamique et diversité du phytoplancton dans le réservoir Marne (bassin versant de la Seine), Thèse de Doctorat, à l'école doctorale de SISEO, université de Savoie.
- 51 Strom. S. L, Buskey. E. J, 1993.** Feeding, growth, and behavior of the thecate heterotrophic dinoflagellate *Oblea rotunda*. *Limnol. Oceanogr*, 38 (5), 965-977.
- 52 Verity. P. G, 1988.** *Chemosensory behavior in marine planktonic ciliates.* BULLETIN OF MARINE SCIENCE, 43(3): 772-782.