

Comprendre la dynamique et la diversité du phytoplancton

Frédéric Barraquand, Coralie Picoche

Institut de Mathématiques de Bordeaux

8 Octobre 2019

`frederic.barraquand@u-bordeaux.fr`

université
de **BORDEAUX**

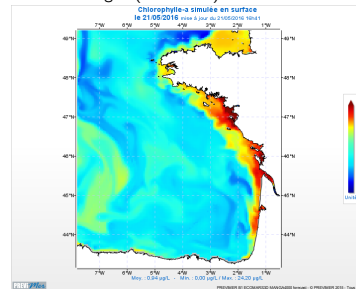


1 - Qu'est-ce qui génère les efflorescences ou "blooms"?

- Croissance exponentielle de la biomasse sur des surfaces importantes (ha à km² et plus)
- Des raisons toujours débattues
- Importance pour l'écologie : pompe à carbone, eutrophisation, toxines et intoxications (alimentaires) induites...



Phaeocystis globosa blooming in Boulogne (IFREMER)

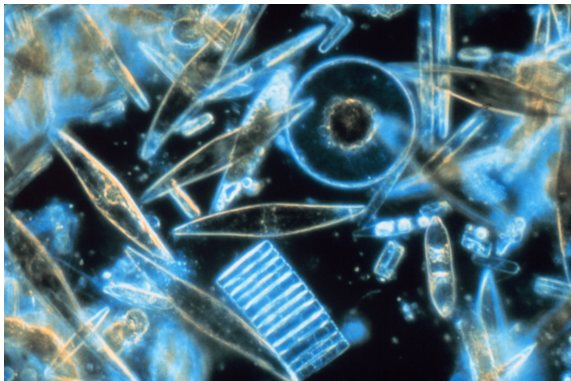


Chlorophyll a in the North Atlantic
(May 21st, 2016, PREVIMER)

2 - Qu'est-ce qui maintient la diversité du plancton?

The paradox of the plankton

[...] how it is possible for a number of species to coexist in a relatively isotropic or unstructured environment all competing for the same sorts of materials.
— Hutchinson, 1961



Blooms : les “marées rouges” – red tides



Bloom de *Karenia Brevis*, Floride. Credit: NOAA.

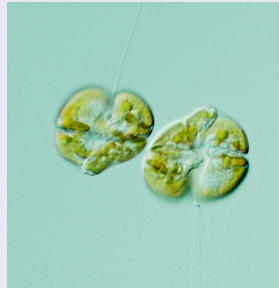
Deux protagonistes et leur histoire

Lawrence Basil Slobodkin



Tout juste sorti de thèse, écologue intéressé par la modélisation du vivant, autour de 1950.

Karenia Brevis



Entre 20 et 40 μm , 2 flagelles.
Credit: FWC Fish and Wildlife
Research Institute.

Préambule : la diffusion comme modèle de mouvement



Approximation diffusive – mouvement aléatoire des particules

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} \quad (1)$$

pour une densité d'organismes $p(x, t)$ dans l'eau. Approxime :



a) flux laminaire; b) flux turbulent

- La turbulence du fluide
- Le comportement actif des organismes
- Réorientation après chocs (mouvement Brownien original)

Observations et conjectures

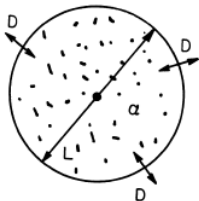


FIGURE 9.2. A water mass within which phytoplankton grow and diffusion takes place: α : growth rate; D : diffusivity; L : size of water mass.

Tiré de Okubo and Levin – Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives (2001)

- \exists Taille minimale des “red tides”
- Probablement associées aux masses d'eau de faible salinité (NB masses d'eau = $f(\text{température, salinité}) \rightarrow \text{densité}$)

The size of water masses containing plankton blooms

Kierstad and Slobodkin, Journal of Marine Research, 1953. Adapté de Okubo & Levin 2001.

$$\frac{\partial S}{\partial t} = D \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} + rS \quad (2)$$

avec

- $S(x, t) = 0$ pour $x < 0$ et $x > L$
- $S(x, 0) = f(x) > 0$ sauf aux bornes

qui a pour solution

$$S(x, t) = A_n \sum_{n=1}^{\infty} \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \exp\left(\left(r - Dn^2\pi^2/L^2\right)t\right) \quad (3)$$

avec $A_n = \frac{2}{L} \int_0^L f(x) \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right) dx$.

The size of water masses containing plankton blooms

De ce modèle on déduit

$$L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{r}} \quad (4)$$

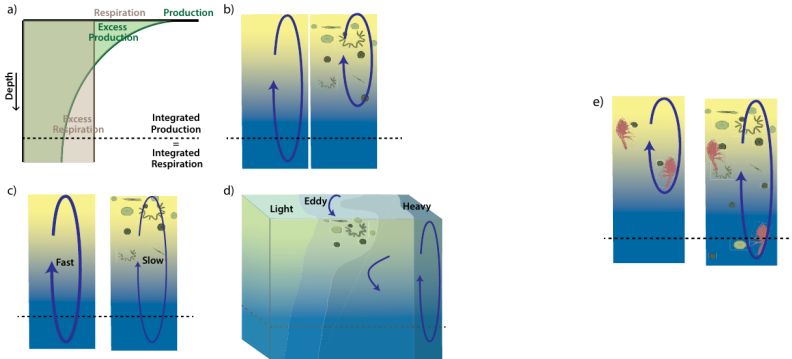
et en 2 dimensions

$$R_c = 2.4048 \sqrt{\frac{D}{r}} \quad (5)$$

- L_c Longueur et R_c rayon critique
- D diffusivité horizontale
- r taux de croissance per capita

En réalité, c'est plus compliqué...

- Distribution verticale
- Démographie complexe des espèces toxiques
- Prédateurs, parasites, etc.



Fischer *et al.*, 2014. Sixty years of Sverdrup: A retrospective of progress in the study of phytoplankton blooms. Oceanography.

Modèle de distribution verticale ($s =$ profondeur)

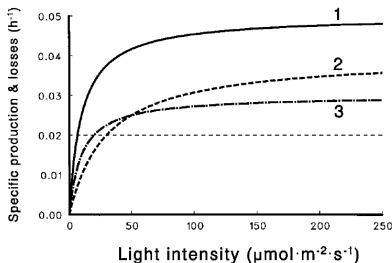
$$\begin{aligned}\frac{\partial \omega}{\partial t}(s, t) &= (p(I(s, t)) - l_d)\omega(s, t) + \nu \frac{\partial \omega}{\partial s}(s, t) + D \frac{\partial^2 \omega}{\partial s^2}(s, t) \\ I(s, t) &= I_0 \exp \left\{ - \int_0^{z_{max}} k\omega(\sigma, t) d\sigma - K_{bg} z_{max} \right\} \\ \nu \omega(s, t) + D \frac{\partial \omega}{\partial s}(s, t) &= 0 \quad \forall t, s \in \{0, z_{max}\}\end{aligned} \quad (6)$$

- $\omega(s, t)$ plankton abundance
- $p(I(s, t))$ production related to light intensity
- l_d mortality and sinking loss
- ν laminar flow (advection)
- D diffusion (turbulence)
- k light interception
- K_{bg} background turbidity

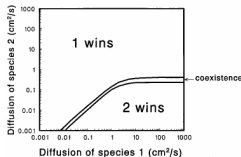
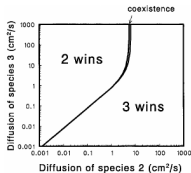
Huisman & Weissing : compétition pour la lumière

$$\frac{\partial \omega_i}{\partial t}(s, t) = (p_i(I(s, t)) - l_{i,d})\omega_i(s, t) + \frac{dD_i}{ds}(s) \frac{\partial \omega_i}{\partial s}(s, t) + D_i(s) \frac{\partial^2 \omega_i}{\partial s^2}(s, t)$$

Réponses à la lumière espèce-spécifique



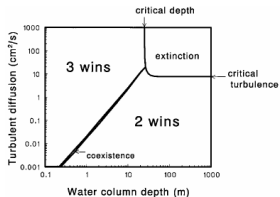
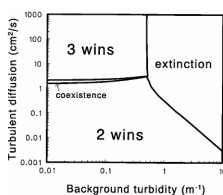
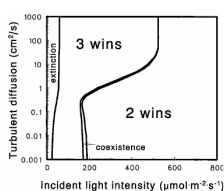
Huisman & Weissing, 1999. Species and dynamics in Phytoplankton Blooms: Incomplete Mixing and Competition for Light. *The American Naturalist*.



Huisman & Weissing : compétition pour la lumière

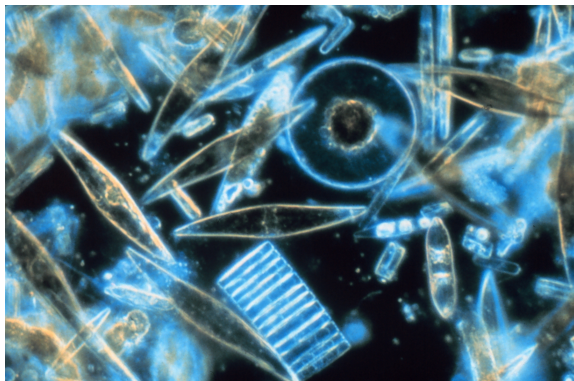
$$\frac{\partial \omega_i}{\partial t}(s, t) = (p_i(I(s, t)) - l_{i,d})\omega_i(s, t) + \frac{dD_i}{ds}(s) \frac{\partial \omega_i}{\partial s}(s, t) + D_i(s) \frac{\partial^2 \omega_i}{\partial s^2}(s, t)$$

Effet de l'environnement



Huisman & Weissing, 1999. Species and dynamics in Phytoplankton Blooms: Incomplete Mixing and Competition for Light. *The American Naturalist*.

2 - Qu'est-ce qui maintient la diversité du plancton?



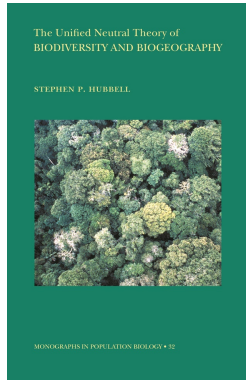
Coexistence à petite échelle spatiale, e.g. dans les mêmes 10 mL.

La coexistence dans des modèles de Lotka-Volterra (1926)

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j N_i \quad (7)$$

- $N_i > 0, N_j > 0$ si $\alpha_{ii} > \alpha_{ij}$ (et vice versa) pour $n = 2$
 - $\alpha_{ii} \gg \alpha_{ij}$ pour n grand (Barabas et al. American Naturalist 2016)
- $\alpha_{ii} \gg \alpha_{ij}$ traduit le fait que les espèces ne rentrent pas beaucoup en compétition parce qu'elles ont des
- Ressources (nutriments, lumières) différentes
 - Prédateurs différents
 - Habitats différents

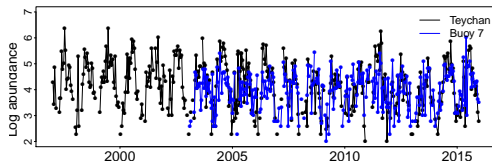
Théorie neutre de la biodiversité (2000) - espèces indistinguables (à un même niveau trophique)



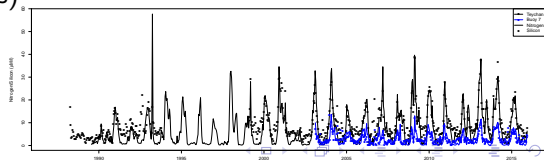
Si les espèces sont *indistinguables*, $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$ par définition.

Test des mécanismes de coexistence sur données réelles

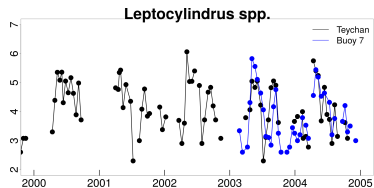
Chaetoceros spp.



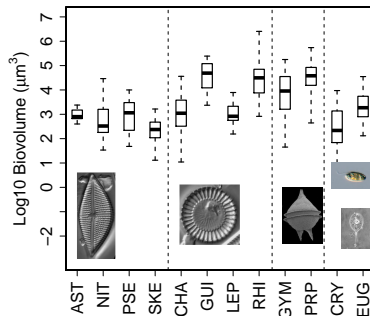
- 1987 à maintenant
- Deux sites
tous les 15 jours
- >300 taxa (\approx espèces)
- Variables
“environnementales”



Simplification du système phytoplancton



- >300 taxa → 12 groupes au niveau genre
- Généralement la même taille
- Compétiteurs possible



Hypothèses des modèles Lotka-Volterra

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j N_i \quad (8)$$

Effet linéaire des densités sur les taux de croissance par individu

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = r_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j \quad (9)$$

Modèles alternatifs

Effet non linéaire $g(N)$

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = r_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} g(N_j) \quad (10)$$

Log

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = r_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} \ln(N_j) \quad (11)$$

Astuce

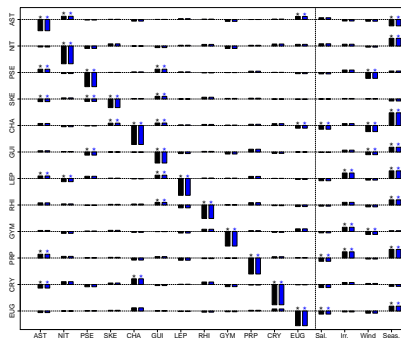
$$\frac{d \ln(N_i)}{dt} = r_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} \ln(N_j) \quad (12)$$

et finalement avec $x = \ln(N)$

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} x_j \quad (13)$$

Modèles autorégressifs multivariés (statistiques)

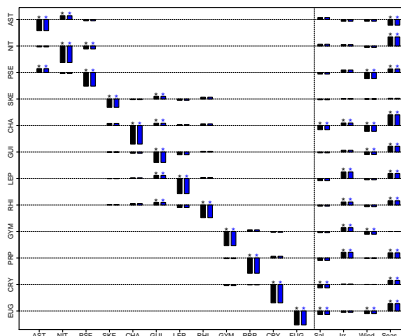
$$\mathbf{x}_t = (x_{i,t})_{i=1,\dots,12}, \mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{x}_t + \mathbf{A}\mathbf{x}_t + \mathbf{C}\mathbf{u}_t + \mathbf{e}_t, \mathbf{e}_t \sim \mathcal{N}_{12}(\mathbf{0}, \Sigma) \quad (14)$$



A à gauche, **C** à droite; \mathbf{u}_t environnement (lumière, vent, ...).

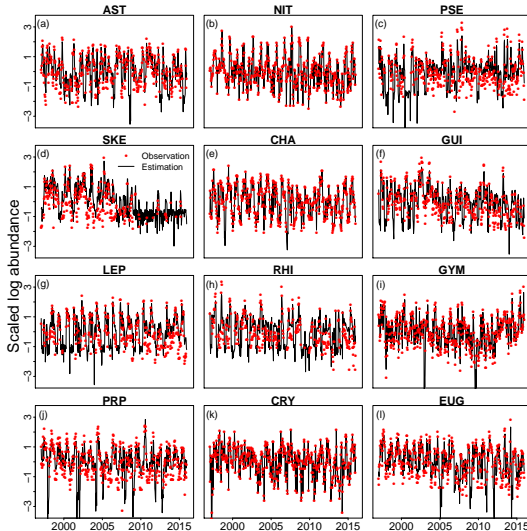
Modèles autorégressifs multivariés (statistiques)

$$\mathbf{x}_t = (x_{i,t})_{i=1,\dots,12}, \mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{x}_t + \mathbf{A}\mathbf{x}_t + \mathbf{C}\mathbf{u}_t + \mathbf{e}_t, \mathbf{e}_t \sim \mathcal{N}_{12}(\mathbf{0}, \Sigma) \quad (14)$$



\mathbf{A} à gauche, \mathbf{C} à droite; \mathbf{u}_t environnement (lumière, vent, ...).

Séries temporelles (rouge : données, noir : prédictions)



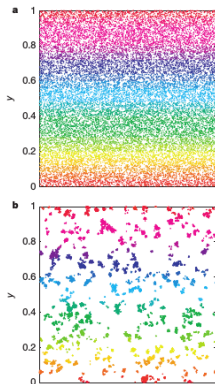
Causes possibles de la coexistence

Théorie classique (\approx Lotka-Volterra) largement confirmée (sur ce jeu de données, Barraquand et al. Oikos 2018); théorie neutre largement infirmée.

Raisons pour laquelle la compétition intra-espèce est supérieure:

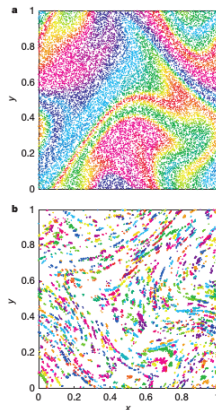
- Ressources (nutriments, lumière) différentes
- Prédateurs (zooplancton, virus). NB env. visqueux.
- Habitats \rightarrow Ségrégation spatiale (dans un milieu turbulent à l'échelle du mm au cm?)

Structuration spatiale à fine échelle liée à la reproduction?



Pas de mouvement du fluide

Young et al. Nature 2001



Avec mouvement turbulent