
Dynamique intrinsèque de l'écosystème et rôle du mélange vertical

2.1 Introduction

Le but de cette première partie est tout d'abord d'étudier la dynamique d'un modèle d'écosystème très simplifié avec deux espèces de phytoplancton. Nous verrons, après une description détaillée des caractéristiques de ce modèle d'écosystème qu'il permet d'étudier analytiquement la compétition entre espèces de phytoplancton en fonction des paramètres internes (définissant les caractéristiques et performances de l'écoystème) et externes à l'écosystème (intensité lumineuse et quantité d'azote dans le système). Nous nous focaliserons en particulier sur la coexistence entre espèces de phytoplancton. Une fois cette analyse achevée, nous intégrerons le modèle d'écosystème dans un modèle 1D de couche mélangée afin d'étudier la réaction de l'écosystème à l'intensité du mélange vertical au sein de la couche mélangée ainsi qu'à l'épaisseur de cette dernière. Tout ceci fait l'objet d'un article accepté dans 'Journal of Marine Systems' et présenté dans la partie 2.3. La principale limite du modèle d'écosystème utilisé dans cet article est son extrême simplicité : en terme de structure de l'écosystème (seulement deux espèces de phytoplancton et une espèce de zooplancton) et en terme de paramétrisation des différents flux entre les variables du modèle. Une extension à 10 phytoplanctons des résultats précédents permet-

tra d'étendre et de conforter nos conclusions en terme de diversité phytoplanctonique. Puis, nous montrerons que le type de modèle très simplifié utilisé dans l'article a un comportement tout à fait honorable dans le contexte réaliste d'une couche mélangée 1D forcée par les échanges air-mer. Ce comportement est étudié tout d'abord du point de vue de la chlorophylle totale puis de la concentration relative de nos deux espèces de phytoplancton.

2.2 Description du modèle d'écosystème

Le modèle d'écosystème que nous allons utiliser dans toute cette étude est un modèle à 5 variables N, P_1, P_2, Z, D qui sont respectivement les nutriments, le petit phytoplancton, le gros phytoplancton, le zooplancton et les détritux. L'unité d'échange entre les différentes variables du modèle est l'azote. Elles sont quantifiées en $mmol\ N.m^{-3}$. Le modèle est décrit dans le paragraphe suivant (publication) et nous n'en donnons ici que les principales caractéristiques.

Les équations non-linéaires qui définissent notre modèle d'écosystème sont les suivantes :

$$\frac{dN}{dt} = \tau D - \alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} P_1 - \alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} P_2 \quad (2.1)$$

$$\frac{dP_1}{dt} = \left(\alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} - m_p \right) P_1 - g \frac{P_1}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (2.2)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = \left(\alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} - m_p \right) P_2 - g \frac{P_2}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (2.3)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left[g\beta \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} - \varepsilon \right] Z \quad (2.4)$$

$$\frac{dD}{dt} = \left[g(1 - \beta) \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} \right] Z + m_p(P_1 + P_2) + \varepsilon Z - \tau D \quad (2.5)$$

Avec $\alpha_1 = \mu_1(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I1}}))$ et $\alpha_2 = \mu_2(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I2}}))$.

Les valeurs des paramètres sont données dans le tableau 2.1. Le modèle d'écosystème est un modèle 0D fermé. Cela signifie que la somme des équations 2.1 à 2.5 est nulle. La matière azotée est donc conservée dans le système. Elle s'exprime de la manière suivante : $C_0 = N + P_1 + P_2 + Z + D$.

On a choisi un écosystème très simplifié avec un seul prédateur. Le but est de se focaliser sur l'influence de la dynamique océanique fine-échelle sur la compétition phytoplancto-

nique. La photoacclimatation, l'influence de la température, ainsi que l'auto-ombrage ont été négligés.

L'équation 2.1 décrit l'évolution des nutriments. Ces nutriments diminuent dans le système du fait de leur consommation par les deux espèces de phytoplancton (deux derniers termes de l'équation 2.1) et augmentent grâce à la reminéralisation des détritits (premier terme de l'équation 2.1).

La population de chacune des espèces de phytoplancton (équation 2.2 et 2.3) grandit grâce à l'ingestion des nutriments et décroît du fait du broutage par le zooplancton et par mort naturelle. Les deux phytoplanctons sont paramétrisés exactement de la même manière. Le zooplancton n'a pas de préférence pour l'un ou l'autre des phytoplanctons. Le zooplancton se développe (équation 2.4) en consommant le phytoplancton et meurt naturellement.

Les détritits sont produits (équation 2.5) par la mortalité du phytoplancton et du zooplancton ainsi que par la partie non-assimilée du broutage.

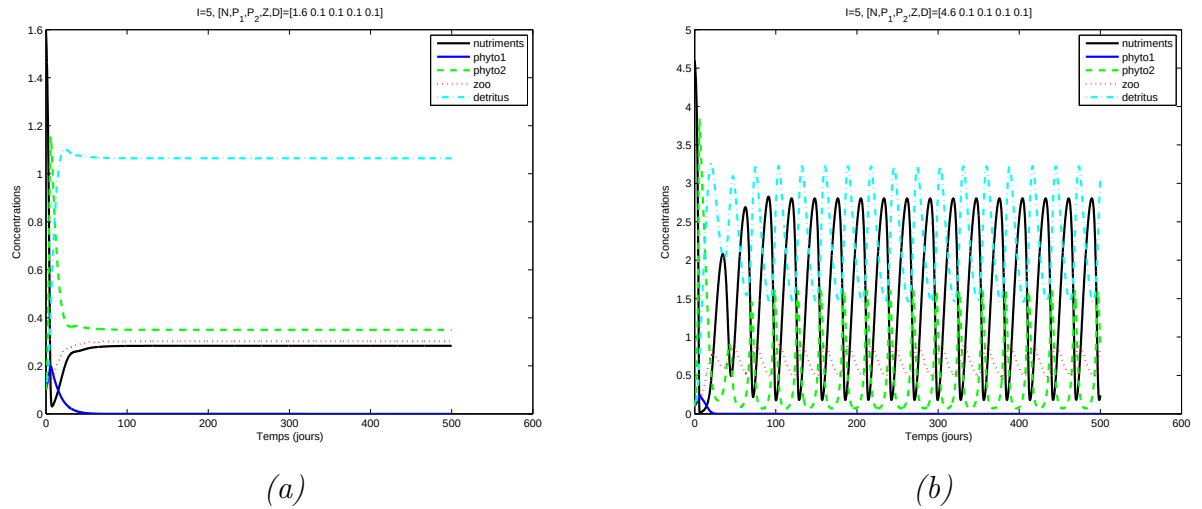


FIGURE 2.1 – Séries temporelles des différentes variables de l'écosystème, N , P_1 , P_2 , Z et D . (a) Point fixe pour $I = 5 \text{ W.m}^{-2}$ et $C_0 = 2 \text{ mmol N.m}^{-3}$; (b) Cycle limite pour $I = 5 \text{ W.m}^{-2}$ et $C_0 = 5 \text{ mmol N.m}^{-3}$.

Ce type de modèle est très sensible à la variation des paramètres et peut changer brutalement de comportement. Les deux types de comportement que nous avons observés et dont les domaines d'existence seront déterminés dans l'article qui suit, sont les points fixes et les cycles limites. Un équilibre de type point fixe se caractérise par des dérivées

Paramètre	Valeur	Unité	Description
<i>Phytoplanktons</i>			
μ_1	1.9	$jour^{-1}$	Taux de croissance maximum de P_1
μ_2	1.5	$jour^{-1}$	Taux de croissance maximum de P_2
K_{N1}	0.15	$mmol\ N.m^{-3}$	Taux de demi-saturation pour la consommation de nutriments par P_1
K_{N2}	0.6	$mmol\ N.m^{-3}$	Taux de demi-saturation pour la consommation de nutriments par P_2
K_{I1}	30	$W.m^{-2}$	P_1 Affinité de P_1 pour la lumière
K_{I2}	5	$W.m^{-2}$	P_2 Affinité de P_2 pour la lumière
m_p	0.045	$jour^{-1}$	Taux de mortalité du phytoplancton
<i>Zooplancton</i>			
g	1.5	$jour^{-1}$	Taux d'ingestion maximum
K_z	1.4	$mmol\ N.m^{-3}$	Taux de demi-saturation de l'ingestion
β	0.2		Efficacité de transfert de P_1 et P_2
ε	0.06	$jour^{-1}$	Taux de mortalité du zooplancton
<i>Detritus</i>			
τ	0.1	$jour^{-1}$	Taux de reminéralisation spécifique

TABLE 2.1 – Paramètres du modèle d'écosystème

temporelles nulles pour chaque variable : il y a équilibre entre croissance et pertes (figure 2.1a). Un équilibre de type cycle limite se caractérise par des oscillations auto-entretenues des différentes variables du système (figure 2.1b). Ce type d'équilibre oscillant a déjà été observé au sein d'écosystèmes planctoniques. En particulier, McCauley and Murdoch (1987) ont mis en évidence des oscillations au sein d'un écosystème d'eau douce dans des données issues d'une trentaine d'études in situ ainsi que dans des expériences menées en laboratoire. Ils ont prouvé que ces oscillations étaient internes à l'écosystème, c'est-à-dire ne résultaient pas de forçages saisonniers externes.

Les variables de l'écosystème, dans la suite de ce travail, seront intégrées dans un écoulement advectif ou diffusif. Elles seront considérées comme des traceurs réactifs. En effet, la dynamique océanique aura un impact sur leur développement. Par contre, cette dernière ne sera pas affectée en retour par les traceurs biologiques. Les traceurs réactifs sont à différencier des traceurs passifs ou actifs. Les traceurs passifs sont des traceurs inertes n'ayant aucune dynamique propre, ils sont simplement advectés par la dynamique océanique. Les traceurs actifs sont affectés par la dynamique océanique et exercent une rétroaction positive ou négative sur celle-ci (par exemple la température ou la salinité). Dans cette étude, on a choisi de négliger la rétroaction de la biologie sur la dynamique océanique. En effet, l'ombrage dû à la présence de phytoplancton réduit le flux solaire pénétrant en subsurface et peut donc modifier le contenu thermique des couches de surface et diminuer la température de l'eau. Ceci est susceptible de perturber l'équilibre du vent thermique et donc les courants océaniques ainsi que la couche mélangée (Löptien et al., 2009).

2.3 Phytoplankton competition and coexistence : intrinsic ecosystem dynamics and impact of vertical mixing

2.3.1 Abstract

This paper aims at studying analytically the functioning of a very simple ecosystem model with two phytoplankton species. First, using the dynamical system theory, we determine its nonlinear equilibria, their stability and characteristic timescales with a focus on phytoplankton competition. Particular attention is paid to the model sensitivity to parameter change. Then, the influence of vertical mixing and sinking of detritus on the vertically-distributed ecosystem model is investigated.

The analytical results reveal a high diversity of ecosystem structures with fixed points and limit cycles that are mainly sensitive to variations of light intensity and total amount of nitrogen matter. The sensitivity to other parameters such as re-mineralisation, growth and grazing rates is also specified. Besides, the equilibrium analysis shows a complete segregation of the two phytoplankton species in the whole parameter space.

The embedding of our ecosystem model into a one-dimensional numerical model with diffusion turned out to allow coexistence between phytoplankton species, providing a possible solution to the 'paradox of plankton' in that sense that it prevents the competitive exclusion of one phytoplankton species. These results improve our knowledge of the factors that control the structure and functioning of plankton communities.

2.3.2 Introduction

Plankton biodiversity has always intrigued biologists who wondered how it was possible that numerous phytoplankton species can coexist on a very limited number of mineral resources (the "paradox of plankton" described by Hutchinson (1961)). A few explanations have been given to this paradox (see for a review, Roy and Chattopadhyay, 2007) : predator control (Krivan, 1996, 1997), temporal forcing such as the seasonal cycle (Hutchinson, 1961), spatio-temporal effects (ocean dynamics) which will interest us in the present study, and self-organized ecosystem dynamics (Huisman and Weissing, 1999; Passarge and Huisman, 2002).

Numerous sea surveys have been conducted to answer this paradox and two methods were successively used to extract data on phytoplankton diversity : cell counts (Riley, 1957; Jeffrey and Hallegraeff, 1980; Fryxell et al., 1985) and the measurement of photosynthetic pigments used as biomarkers (Claustre et al., 1994; Vidussi et al., 2001; Vaillancourt

et al., 2003; Sweeney et al., 2003; Dandonneau et al., 2006). These studies revealed that the distribution of phytoplankton species or size class was related to dynamical structures such as cyclones, anticyclones, fronts. This showed a clear connection between the dominating species and ocean dynamics, which constrains the distribution of nutrients and light available for the plant. But these data are really difficult to interpret because they result from many possible phenomena; furthermore, they did not provide an adequate sampling to resolve the spatio-temporal biological variability.

Modelling is a way to describe interactions inside an ecosystem, which can then be embedded in a simulated ocean circulation to study its behaviour in a pelagic environment. Bracco et al. (2000) showed a slowdown of the weak species disappearance in a highly turbulent circulation. Rivière and Pondaven (2006), Lima et al. (2002a), Martin et al. (2001) examined the biological response to a fully-developped frontal dynamics using more or less complex ecosystem model, respectively, NPPZD, NPPZZD, and an even more complex model with bacteria and nitrate-ammonium differentiation. They all concluded to a distribution of their two phytoplankton species strongly influenced by mesoscale processes but they had no clear results about what dynamical processes drove their distribution, their coexistence or segregation or if these distributions were intrinsic to the biological system itself. Furthermore, the dependence of conclusions on biological parameters of the ecosystem was unknown. Anderson (2005), for instance, raises the question of the accuracy of results given by complex ecosystem models when the system dynamics and parameterisation sensitivity are not well known.

All these results motivate the following general question : Do ocean dynamics, via advection and diffusion, affect the ecosystem structure especially with respect to phytoplankton competition on a limited number of resources? To address such a question, models are ideal tools; indeed, they allow a study of dominant mechanisms, from ecosystem functioning to ocean dynamics. In the present study we choose to focus on the effects of particular dynamical process, vertical diffusion, on phytoplankton competition. Our strategy is as follows : first gain knowledge of the intrinsic dynamics of a simple ecosystem model (0D model) by means of an analytical study, and then use these results to understand the effects of vertical diffusion on phytoplankton competition.

Up to now, simple ecosystem models with one phytoplankton species were studied analytically. Franks et al. (1986) determined the equilibria of an NPZ model (Wroblewski

and O'Brien, 1976) and the sensitivity of equilibrium values to biological parameters and especially to phytoplankton growth rate. Busenberg et al. (1990), with the same model, made a more detailed analytical study with rigorous calculations of equilibria and their linear stability as a function of biological parameters. The studies of Edwards and Brindley (1999) and Edwards (2001) also used analytical and numerical techniques to determine the dynamical behaviour of their ecosystem and concentrated on sensitivity to ecosystem parameters and in particular to zooplankton mortality with NPZ and NPZD models of different complexity. The question of competition dynamics between phytoplankton species within an ecosystem model was addressed by Lima et al. (2002b). However their results were obtained numerically through integration of model equations using Runge-Kutta method. This approach is too expensive to allow a study of model parameter sensitivity. Besides, it does not give characteristic time scales of the model independent of initial conditions. In the present study we choose to use a model of intermediate level of complexity (NPPZD) to address the question of marine ecosystem structuring in an analytical way. Our model, though simple, allows the investigation of phytoplankton competition within an ecosystem.

Hereafter we first describe our ecosystem model : equations and parameters. This provides its domain of use and limits. With the mathematical tools of dynamical systems, we determine the different equilibria (fixed points and limit cycles), the transitions between them in the parameter space and the intrinsic time scales associated with each equilibrium. Then we examine the ecosystem model sensitivity to parameters with a particular focus on the influence of light and total amount of nutrient stock (particulate and dissolved). After, the ecosystem model is embedded in a one-dimensional physical model to determine the role of vertical diffusion and sedimentation on phytoplankton competition. Finally, we discuss these results with a focus on ecosystem time scales and their possible interactions with vertical diffusion and more generally with ocean dynamics.

2.3.3 Description of the ecosystem model

The ecosystem model used here has 5 prognostic variables : N, P_1, P_2, Z, D which are respectively nutrients, small phytoplankton, large phytoplankton like diatoms, zooplankton, and detritus. This model is based on the structure of classical NPZD models like

those of Fasham et al. (1990), Denman and Pena (1999), Busenberg et al. (1990), Lima et al. (2002b) and Olson and Hood (1994). The first two models were used to study the seasonal cycle of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. The two following ones were used to study the ecosystem structuring in the parameter space. The last one has the simplest equations, which allow to calculate the equilibrium solutions. Then, Olson and Hood (1994) coupled it with a one-dimensional dynamical model and showed that idealised seasonal forcings can slow down the competitive exclusion of one of the two phytoplankton species. Here, our model has an intermediate level of complexity. The modelled ecosystem is aimed at a pelagic environment. Only the autotroph level has two variables and therefore, it allows to study phytoplankton competition. For seek of simplicity, we consider nitrogen as the limiting element, acknowledging the fact that other elements like phosphorus, silicon or iron can limit phytoplankton growth. The ecosystem structure is outlined in Fig. 2.2. In this model each variable is quantified by its equivalent scalar nitrogen concentration ($mmol\ N.m^{-3}$).

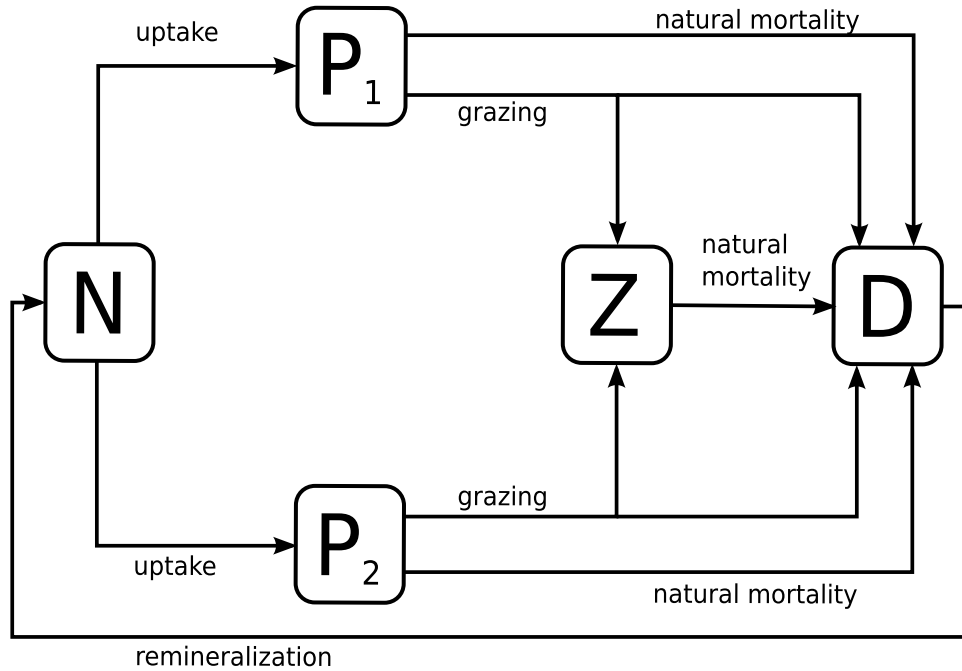


FIGURE 2.2 – Structure of the five-component ecosystem model : nitrate (N), small phytoplankton (P_1), large phytoplankton (P_2), zooplankton (Z) and detritus (D).

The non-linear model equations are :

$$\frac{dN}{dt} = \tau D - \alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} P_1 - \alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} P_2 \quad (2.6)$$

$$\frac{dP_1}{dt} = \left(\alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} - m_p \right) P_1 - g \frac{P_1}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (2.7)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = \left(\alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} - m_p \right) P_2 - g \frac{P_2}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (2.8)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left[g \beta \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} - \varepsilon \right] Z \quad (2.9)$$

$$\frac{dD}{dt} = \left[g(1 - \beta) \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} \right] Z + m_p(P_1 + P_2) + \varepsilon Z - \tau D \quad (2.10)$$

with $\alpha_1 = \mu_1(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I1}}))$ et $\alpha_2 = \mu_2(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I2}}))$.

Definitions and values of the parameters are given in Table 2.2. The sum of these equations is null so the total amount of nitrogen, C_0 , is conserved : $N + P_1 + P_2 + Z + D = C_0$. We chose a closed system and not a chemostat because it is aimed at being embedded in a vertical model with nutrient fluxes due to physics. In addition, it is more easily studied analytically. Each term of these equations is a flux between two variables and is represented by an arrow in Fig. 2.2. Phytoplankton growth is controlled by light (I) and nutrient concentration (N) in the tank. The growth rate consists in 3 factors : μ_i , the maximum growth rate (unit : day^{-1}), the Michaelis-Menten function that parameterizes the nutrient limitation (dimensionless values comprised between 0 and 1) and the light limitation (dimensionless values comprised between 0 and 1). This growth rate is multiplied by the phytoplankton concentration to obtain the term of nutrient uptake in the phytoplankton equations 2.7 and 2.8. The terms responsible for the decline of phytoplankton in equations 2.7 and 2.8 are respectively natural mortality and grazing. The formulation for the two phytoplankton species is the same, P_1 and P_2 are only differentiated by their maximal growth rate (μ_i), their affinity for either nutrients (K_{Ni}) or light (K_{Ii}).

Parameters vary according to species that are described in the ecosystem model. Their range of variations must be defined to study model parameter sensitivity. Upper and lower limits for maximal growth rates can be constrained using allometric laws. Maximal growth rates (μ_i) at 20°C range from $\sim 0.2 day^{-1}$ to $3 day^{-1}$ (see for example Banse, 1982; Moloney and Field., 1989). In open ocean phytoplankton communities, K_{Ni} is usually

Parameter	Value	Unit	Description
<i>Phytoplanktons</i>			
μ_1	1.9	day^{-1}	Maximal P_1 growth rate
μ_2	1.5	day^{-1}	Maximal P_2 growth rate
K_{N1}	0.15	$mmol\ N.m^{-3}$	Half saturation constant of P_1 for nutrient uptake
K_{N2}	0.6	$mmol\ N.m^{-3}$	Half saturation constant of P_2 for nutrient uptake
K_{I1}	30	$W.m^{-2}$	P_1 affinity for light
K_{I2}	5	$W.m^{-2}$	P_2 affinity for light
m_p	0.045	day^{-1}	Phytoplankton mortality rate
<i>Zooplankton</i>			
g	1.5	day^{-1}	Maximum ingestion rate
K_z	1.4	$mmol\ N.m^{-3}$	Half saturation constant for ingestion
β	0.2		Gross Growth Efficiency for P_1 and P_2
ε	0.06	day^{-1}	Mortality rate
<i>Detritus</i>			
τ	0.1	day^{-1}	Specific remineralisation rate

TABLE 2.2 – *Ecosystem model parameters*

$< 1 \text{ mmol N.m}^{-3}$ for nitrates (Harrison et al., 1996). We derive range of K_{I_i} using data from Taguchi (1976) who studied the relationship between photosynthesis and cell size in marine diatoms. The range for K_{I_i} varies from 2 to 50 W.m^{-2} . Finally phytoplankton natural mortality (m_p), our default value of 0.045 day^{-1} is in the range reported by Fasham et al. (1990) (modelling study) and by Marbà et al. (2007) and Agustí et al. (1998) (estimates of phytoplankton lysis).

In our model, a single zooplankton variable represents a herbivorous microzooplankton. Its mass balance is governed by a growth term minus a mortality term. The growth term is described by a Michaelis-Menten functional response which depends on the maximal ingestion rate, g , and the half saturation constant for ingestion, K_Z . In addition, part of the ingested food is not transformed into biomass. In the model, this is taken into account with the gross growth efficiency parameter, β , which is the ingested part of the grazed phytoplankton after losses by excretion and fecal pellets. Finally, a linear loss term (εZ) is used to represent natural mortality. It is a 'closure term' which represents the consumption of zooplankton by higher predators. We consider here a linear formulation for zooplankton natural mortality as was done by Fasham et al. (1990), Busenberg et al. (1990) and Edwards and Brindley (1999). Its value is equal or very close to the values of these three studies. We chose a linear term instead of a quadratic one because we checked that it did not change fundamentally our ecosystem dynamics in contrast to the results of Steele and Henderson (1992). Indeed, we have similar results to those of Edwards and Brindley (1999) with oscillations occurring across broader ranges of parameters in linear than in quadratic formulation. In order to be able to lead the analytical study as far as possible, we chose the linear term.

Ranges for ingestion rates and half saturation constants for ingestion were calculated according to Moloney and Field (1991), g varies from 6.30 day^{-1} to 0.35 day^{-1} for predator size ranging from 10^4 to 10^9 pg C , and K_Z varies from 0.46 to $3.56 \text{ mmol N.m}^{-3}$ for prey size ranging from 10^{-2} to 10^9 pg C . For β , the gross growth efficiency, Straile (1997) has shown that it is not that different between protists and copepods with a global average of about 20-30 %. Mortality rates also scale with size across a large size spectrum from protists to whales (McGurk, 1986). For microzooplankton or young stages of copepods, Kiørboe (1997) found that mortality rates range from 0.02 to 0.5 day^{-1} , with most values $< 0.2 \text{ day}^{-1}$. For adult copepods, average daily mortality rates (ε) are

around $\sim 0.1 \text{ day}^{-1}$ (Hirst and Kiørboe, 2002).

The detritus concentration in equation 2.10 increases with the non-assimilated part of grazing along with the dead organisms. It decreases through remineralisation which transforms detritus into nutrients. Finally, the tank of nutrients in equation 2.6 is fed by detritus remineralisation and is emptied by phytoplankton uptake. Specific degradation of organic matter ranges from 0.003 day^{-1} to 0.44 day^{-1} at temperature ranging from 5 to 26°C (Newell et al., 1981; Biddanda and Pomeroy, 1988; Panagiotopoulos et al., 2002; Lønborg, 2009). Here, the detritus remineralisation rate is set to 0.1 day^{-1} like Edwards (2001).

Each flux between two ecosystem variables is associated with one time scale, which is defined by parameters. But the difficulty is to deduce a global characteristic time scale from the combination of the whole set of parameters, which would quantify the ability of the system to adapt to a new environment and the rate at which it reacts. The mathematical tools of dynamical system theory, described in the next section, will allow us to determine such a time scale as a function of parameters.

The two phytoplankton species (see Table 2.2) have different preferences for nutrients and light, two essential ingredients for photosynthesis. In the open ocean, small phytoplankton species are rather encountered in nutrient-limited environments. On the contrary, large species are rather adapted to conditions propitious to blooms. Here, P_1 represents a picophytoplankton-like (e.g small flagellates) better adapted to low-nutrient and high-light conditions while P_2 represents a nano- or micro-phytoplankton-like (for example diatoms) better adapted to high-nutrient and low-light conditions (Margalef, 1978). So the sea surface conditions better suit P_1 , and P_2 is better adapted to conditions characteristic of subsurface. Indeed Fig. 2.3 shows the ratio between P_2 and P_1 growth rates as a function of light I and nutrients N . P_1 is actually stronger (ratio lower than one) with rather high light intensity whereas P_2 is dominant in low-light conditions.

This model is a simplified version of that used by Rivière and Pondaven (2006). Our goal was to find a compromise between simplicity and realism to be able to study the 0D model analytically. For this purpose, we modified the zooplankton growth term by considering only the grazing of the two phytoplankton species with fixed preferences. In this study, we want to focus on the bottom-up control of the phytoplankton species

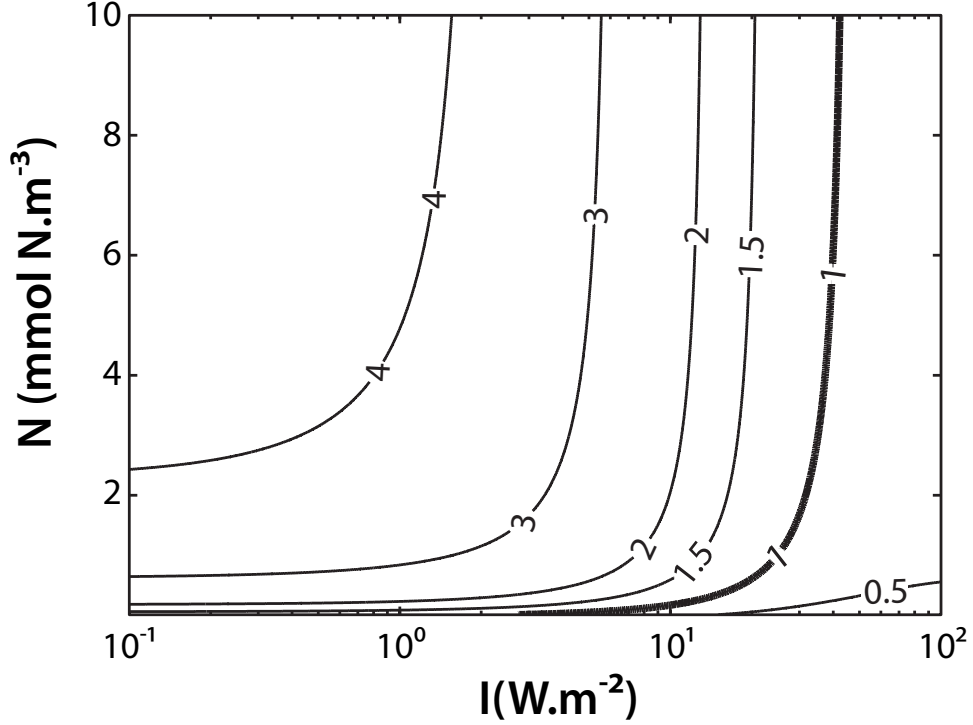


FIGURE 2.3 – Ratio between P_2 and P_1 effective growth rates as a function of light (I) and concentration of nutrients (N).

concentration by nutrients, so we consider a single zooplankton species that has a mean effect on the two phytoplankton species. It grazes as much P_1 as P_2 (same preference for the two species). The main difference with the original model of Rivière and Pondaven (2006) is that the two phytoplankton species can not coexist anymore in homogeneous conditions (without physics). They are segregated in the whole parameter space as it will be shown in the following section.

2.3.4 Intrinsic Ecosystem dynamics

The ecosystem model under focus here is a nonlinear system with 5 equations and 5 variables (equations 2.6 to 2.10). Because the system is closed it can be reduced to 4 equations and 4 variables using the relation $D = C_0 - N - P_1 - P_2 - Z$, so that the system becomes :

$$\frac{dN}{dt} = \tau(C_0 - N - P_1 - P_2 - Z) - \alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} P_1 - \alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} P_2 \quad (2.11)$$

$$\frac{dP_1}{dt} = \left(\alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} - m_p \right) P_1 - g \frac{P_1}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (2.12)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = \left(\alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} - m_p \right) P_2 - g \frac{P_2}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (2.13)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left[g \beta \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} - \varepsilon \right] Z \quad (2.14)$$

This model is a general dynamical system : $\frac{dX}{dt} = f(X, \nu)$ where $X = (N, P_1, P_2, Z)$ and $\nu = (I, C_0, \tau, \mu_1, \mu_2, K_{I1}, K_{I2}, K_{N1}, K_{N2}, m_p, g, K_Z, \varepsilon, \beta)$ are respectively the state variable vector and the parameter vector. All components of X and ν are positive.

Among the parameters of this model, I and C_0 can be classified apart. Indeed, C_0 and I vary artificially in this ecosystem model but vary in space and time in reality. Thus a detailed study of the state vector variations with C_0 and I in 0D is essential to better explain the 3D observations from the sea surface where light is intense to the subsurface where nutrients are abundant.

Now we will first characterize the equilibria of this model and their stability, and then a sensitivity study of the ecosystem model dynamics will be conducted to extract the role of key parameters.

2.3.4.1 Equilibrium solutions and their stability

The purpose is to characterize analytically the equilibria and their stability for this dynamical system in the whole parameter space defined by ν . In other words, we are looking for the asymptotic behaviour of the system as $t \rightarrow \infty$. The ecosystem structures corresponding to equilibria of the system are listed in Table 2.3. Two types of equilibrium can be reached by the system : steady equilibria (fixed points) and oscillatory regimes (limit cycles). In our case, there are five possible fixed points with different ecosystem structures and two possible limit cycles (see Table 2.3). Ecosystems n° 6 and n° 7, which involve phytoplankton coexistence, can not be achieved in such a model. All the analytical determination of the domain of validity of fixed points, bifurcation curves and intrinsic time scales are detailed in Appendix 2.3.7.1. The question of phytoplankton coexistence or segregation is dealt with, in Appendix 2.3.7.2.

The main conclusion from this analytical study is : whatever the parameter values, the two phytoplankton species can not coexist in our model at equilibrium : one of them is

n°	Ecosystem structure	Temporal behaviour
1	N	Fixed Point
2	NP_1	Fixed Point
3	NP_2	Fixed Point
4	NP_1Z	Fixed Point and Limit Cycle
5	NP_2Z	Fixed Point and Limit Cycle
6	NP_1P_2	-
7	NP_1P_2Z	-

TABLE 2.3 – *The different nonlinear equilibria of the ecosystem model*

always excluded from the system. Without zooplankton this result is a consequence of the competitive exclusion principle. With zooplankton this result can be interpreted as a consequence of the fixed preferences applied to the phytoplankton. Indeed, if one species is favoured and develops much more than the other, zooplankton does not take into account this dominance and still grazes the same proportion of each species. Zooplankton does not control the species in excessive number and does not spare the other. As we aim to study the effect of diffusion on phytoplankton competition, this model choice is important : it is the most unfavourable case for the two phytoplanktons to coexist.

2.3.4.2 Equilibria and associated time scales as a function of light (I) and total nitrogen (C_0)

With the dynamical system theory, we explored analytically the ecosystem equilibria in the whole parameter space. Here, we study the ecosystem structure at equilibrium and the associated time scales as a function of light (I) and total nitrogen (C_0), the other parameters being set to their default value (Table 2.2). These two parameters have a large range of variation in ocean. At first order, they only vary along the vertical, light is decreasing with depth while nutrient concentration is usually increasing down to the nitracline. Nevertheless they also vary horizontally through combined advection and diffusion processes for nutrients and, through shading due to phytoplankton for light. In that sense the possible values for I and C_0 define a 2D parameter space in which the

ecosystem can achieve different equilibria. Our 0D study will provide preliminary and indicative information for the 1D model to follow.

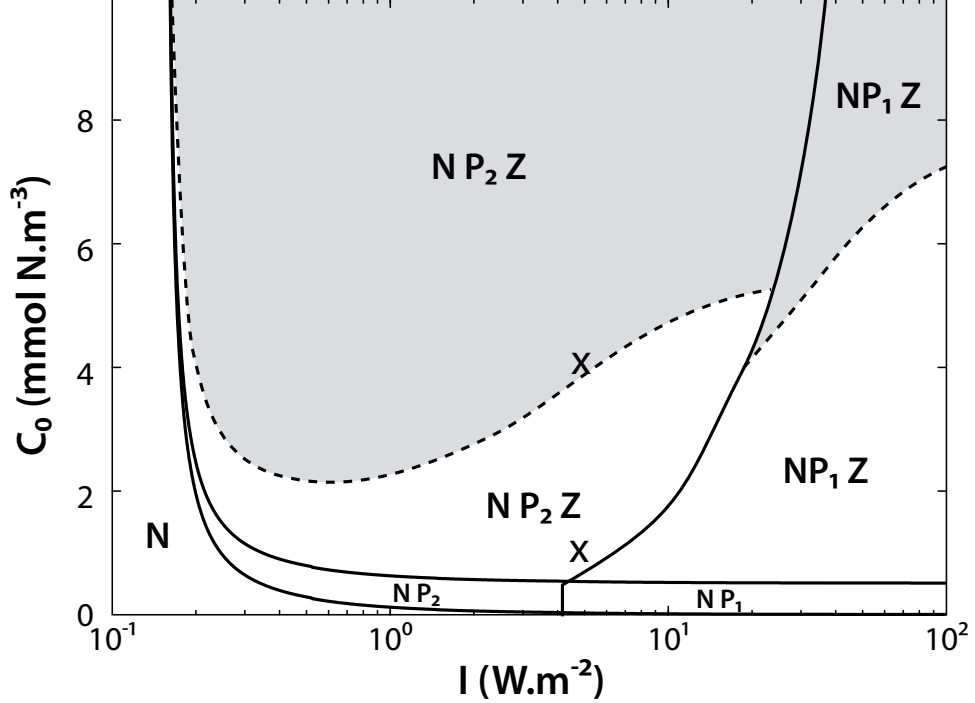


FIGURE 2.4 – Bifurcation diagram as a function of light I (W.m^{-2}) and total amount of nitrogen matter C_0 (mmol N.m^{-3}) for the default biological parameters given in Table 2.2. Grey areas indicate limit cycle equilibrium (other equilibria are fixed points). The two crosses indicate the location of (I, C_0) couples used to explore the sensitivity of the model to other parameters.

Fig. 2.4 sums up the different equilibrium solutions on a bifurcation diagram as a function of I and C_0 . As expected, varying parameters I and C_0 causes deep changes in stability of equilibrium solutions. Two types of bifurcation are observed on this diagram : trans-critical bifurcations (solid lines on Fig. 2.4) and Hopf bifurcations (dashed lines on Fig. 2.4). Fixed points are white areas whereas limit cycles are grey areas on Fig. 2.4. Each equilibrium is indicated by the emergent variables. Fig. 2.5 gives the amplitude of each variable at fixed points in the same parameter space. These figures illustrate the main results obtained by the analytical study. First, phytoplankton species do not coexist. P_1 survives for high values of I and P_2 for low values of I . Therefore, P_1 is expected to dominate in surface layers and P_2 in subsurface. Secondly, no zooplankton is observed for low values of C_0 . Thirdly, as soon as the zooplankton emerges, concentration of the subs-

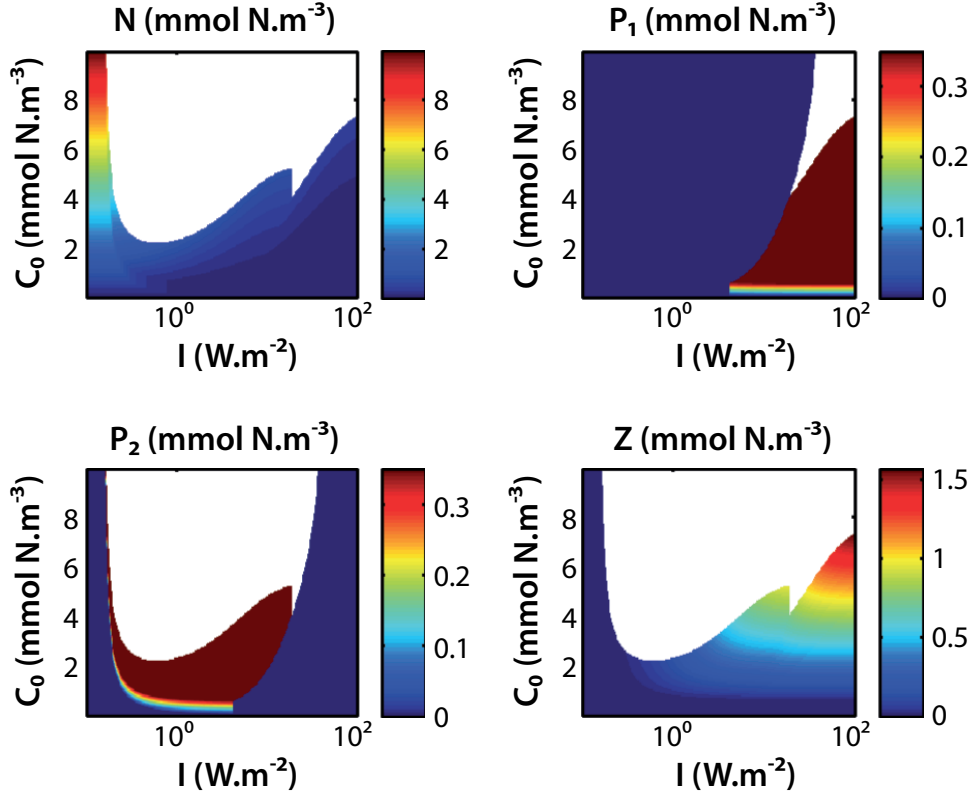


FIGURE 2.5 – *Equilibrium values of N , P_1 , P_2 and Z as a function of light I and total amount of nitrogen matter C_0 . Biological parameters are default parameters given in Table 2.2.*

ting phytoplankton remains constant, illustrating zooplankton control of phytoplankton which implies an increase of zooplankton concentration as total nitrogen (C_0) or light (I) increases. Edwards and Brindley (1999) had the same feature in their model with linear zooplankton mortality. Lastly, large values of total nitrogen lead to self-sustained oscillations between nutrient, subsisting phytoplankton and zooplankton. These oscillations occur for parameter ranges corresponding closely to subsurface chlorophyll maximum in the ocean. This kind of oscillations have already been observed with an ecosystem model by Lima et al. (2002b). As a global view of the (I, C_0) bifurcation diagram, we can conclude that phytoplankton emergence is mainly managed by I whereas zooplankton emergence and temporal behaviour is mainly managed by C_0 .

With the analytical study, time scales associated with each fixed point can be calculated as a function of light and amount of nutrients (Fig. 2.6). As expected, there are some differences between time scales associated with conditions of surface and of subsurface.

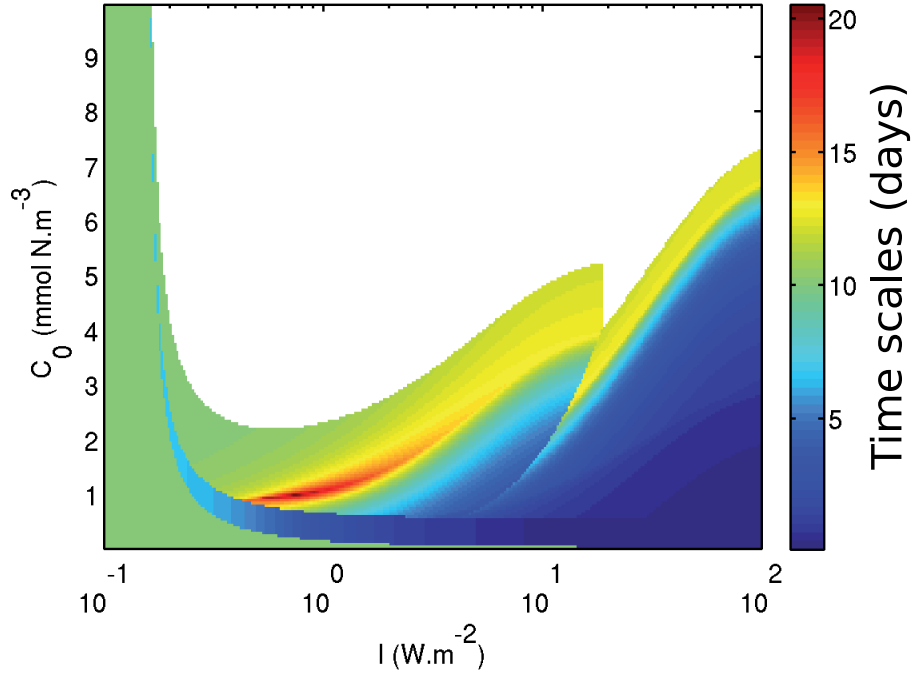


FIGURE 2.6 – Time scales (days) of the ecosystem model at fixed points as a function of light I (W.m^{-2}) and total amount of nitrogen C_0 (mmol N.m^{-3}).

At high light - low nutrient conditions often encountered in surface layers, time scales to reach equilibrium range from 1 to 5 days which is quite fast. The ecosystem is very reactive at sea surface. At low light - high nutrient conditions characteristic of subsurface layers, time scales are an order higher (10 – 20 days) and the ecological system is likely to undergo self-sustained oscillations with periods of about 50 days (not shown).

This shows that ecosystem time scales will be very different from the surface to the deep ocean. Ocean dynamics is expected to play an important role on 3D ecosystem structuring through parameters I and C_0 , and it is likely to interact with ecosystem dynamics through the coupling of their time scales as it will be dealt with in the discussion.

2.3.4.3 Influence of biological parameters on the (I, C_0) equilibrium solutions

After studying the influence of external parameters (I, C_0) on ecosystem structuring, we investigate in the sensitivity of the system to biological parameters.

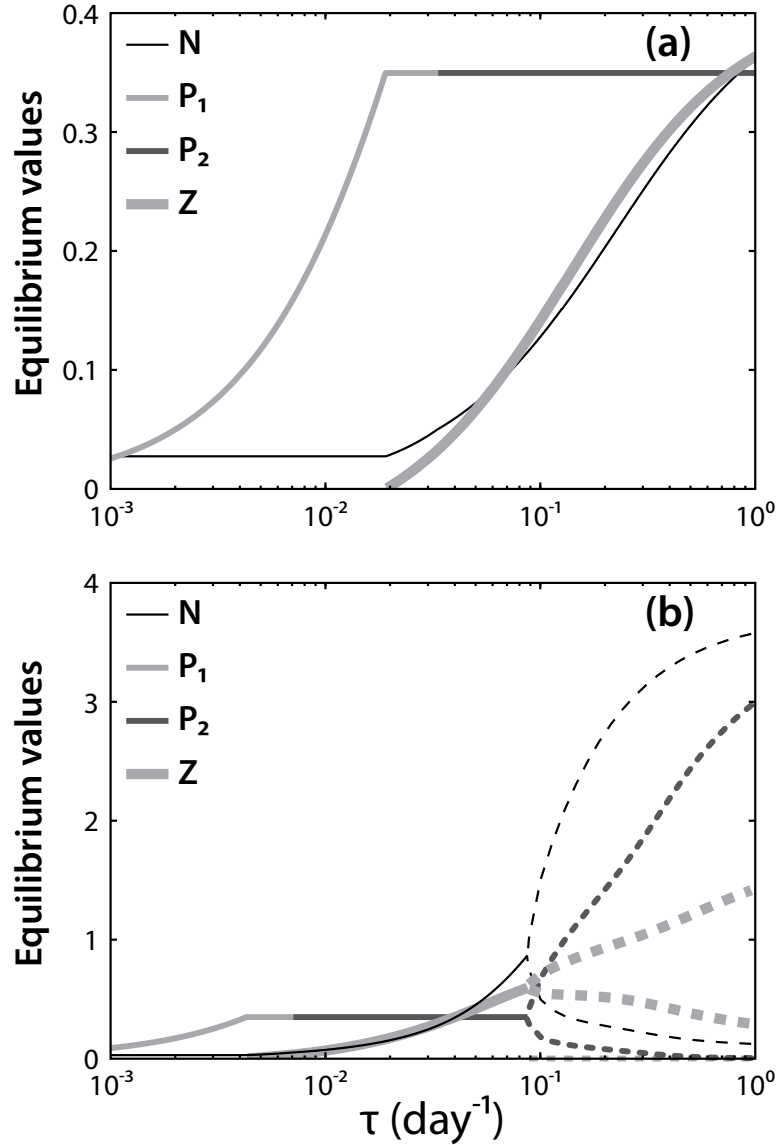


FIGURE 2.7 – Equilibrium values (mmol N.m^{-3}) of N , P_1 , P_2 and Z as a function of re-mineralisation parameter τ ; I set to 5 W.m^{-2} and (a) C_0 set to $1.2 \text{ mmol N.m}^{-3}$, (b) C_0 set to 4 mmol N.m^{-3} . The fixed points are represented with solid lines, minimum and maximum values of limit cycles are represented with dashed lines. All the other biological parameters are default parameters given in Table 2.2.

2.3.4.3.1 Sensitivity to the remineralisation rate τ

In the real ocean, re-mineralisation associated with sinking is an important process in subsurface chlorophyll maximum dynamics. In our system, re-mineralisation time scale can be thought of as a time scale related to the system closure. This time scale is supposed to be important in our model concerning the competition process between the two phytoplankton species.

Let us consider the effects of varying re-mineralisation parameter τ from 10^{-3} to 1 day^{-1} , for a fixed light intensity of $I = 5 \text{ W.m}^{-2}$ but two different total nitrogen concentrations : $C_0 = 1.2 \text{ mmol N.m}^{-3}$ and $C_0 = 4 \text{ mmol N.m}^{-3}$ (Fig. 2.7).

For $C_0 = 1.2 \text{ mmol N.m}^{-3}$ the system was reaching a fixed point of type $N^*P_2^*Z^*$ with default value of $\tau = 0.1 \text{ day}^{-1}$ (Fig. 2.4). On Fig. 2.7a, we observe that as τ increases from this value, no more bifurcation is observed, only the amplitude of N and Z increases. As τ decreases from its default value, two consecutive bifurcations are observed : first a new fixed point is achieved with a shift from P_2 to P_1 giving an $N^*P_1^*Z^*$ equilibrium and then another fixed point appears for very low τ values in which zooplankton disappears giving an $N^*P_1^*$ equilibrium. The shift from P_2 to P_1 as τ decreases can be explained as follows : for low re-mineralisation rates the process of re-mineralisation from detritus to nutrients is very slow inducing a drop in nutrient stocks at the equilibrium which is more favourable to small phytoplankton P_1 . When τ tends to 0, the $N^*P_1^*$ fixed point remains stable according to eigenvalues λ_1 and λ_2 calculated in the preceding section which remain negative, and N remains constant whereas P_1 decreases towards 0 according to equations 2.15 and 2.16 (see Appendix 2.3.7.1). In that case re-mineralisation is so slow that it can not balance uptake and thus, at equilibrium, detritus concentration increases while P_1 concentration decreases.

Fig. 2.7b shows the case in which C_0 is increased to 4 mmol Nm^{-3} . For the default τ value (Fig. 2.4) the equilibrium was a limit cycle between N , P_2 and Z . As τ is increased from this default value, this equilibrium remains stable but the amplitude of oscillations increases. Inversely as τ is decreased the periodic orbit collapses and the system reaches an $N^*P_2^*Z^*$ fixed point. Then as τ decreases we observe two more bifurcations similar to the ones observed in Fig. 2.7a with first a shift from P_2 to P_1 and then disappearance of Z giving an $N^*P_1^*$ fixed point for very low values of τ .

In conclusion, the increase of τ tends to destabilize the system giving rise to oscillations when total nitrogen concentration is sufficient. Large values of τ are favourable to a dominance of P_2 , whereas low τ values are favourable to a dominance of P_1 . Moreover large values of τ tend to increase biodiversity giving rise to a coexistence of phytoplankton and zooplankton. If we refer to the (I, C_0) bifurcation diagram of Fig. 2.4 we checked in the analytical study (see Appendix 2.3.7.1) that an increase of τ values has no influence on bifurcation lines $N^* \leftrightarrow N^*P_1^*$, $N^* \leftrightarrow N^*P_2^*$ and $N^*P_1^* \leftrightarrow N^*P_2^*$, whereas it tends to translate downwards all the remaining bifurcation curves. It is able to influence phytoplankton competition mainly for medium light values, corresponding to neighborhood of the bifurcation lines $N^*P_1^*Z^* \leftrightarrow N^*P_2^*Z^*$ and $NP_1Z \leftrightarrow NP_2Z$ (limit cycles).

2.3.4.3.2 Sensitivity to growth rates μ_1 and μ_2

The sensitivity of the model to the growth rates μ_1 and μ_2 is illustrated on the bifurcation diagram of Fig. 2.8 in which I is set to $5 \text{ } W.m^{-2}$ and C_0 is set to $1.2 \text{ } mmol \text{ } N.m^{-3}$. We can distinguish 5 regions. The first region corresponds to small values of μ_1 and μ_2 for which phytoplankton growth is too slow for them to subsist (fixed point n°1 in Table 2.3 for which eigenvalues λ_1 and λ_2 remain negative). When μ_1 or μ_2 are increased, fixed point n°1 loses its stability giving rise to fixed point n°2 or n°3 respectively (see Table 2.3). Further, if we keep increasing μ_1 or μ_2 , fixed point n°4 or n°5 appears. For low C_0 value chosen on Fig. 2.8 neither μ_1 nor μ_2 values are able to give rise to a Hopf bifurcation. For higher C_0 values, this is observed (not shown).

In conclusion, μ_1 and μ_2 are likely to make the system undergo bifurcations between fixed points (transcritical bifurcation) and even between a fixed point and a limit cycle (Hopf bifurcation, not shown). But their influence is all the same quite limited. Indeed, for $C_0 < \frac{m_p + \tau}{\tau} \frac{\varepsilon K}{g\beta - \varepsilon}$, growth rates just determine the transition between fixed points N^* and $N^*P_i^*$. Elsewhere in parameter space, given their domain of variation, μ_1 and μ_2 do not influence much the stable equilibria except close to transition lines of (I, C_0) bifurcation diagram. As expected μ_1 and μ_2 essentially play a role in the competition between the two phytoplankton species. If we refer to the (I, C_0) bifurcation diagram (Fig. 2.4), values of μ_1 and μ_2 act mainly on bifurcation curves which characterize a shift in the phytoplankton composition ($N^*P_1^* \leftrightarrow N^*P_2^*$ and $N^*P_1^*Z^* \leftrightarrow N^*P_2^*Z^*$). If μ_1 is

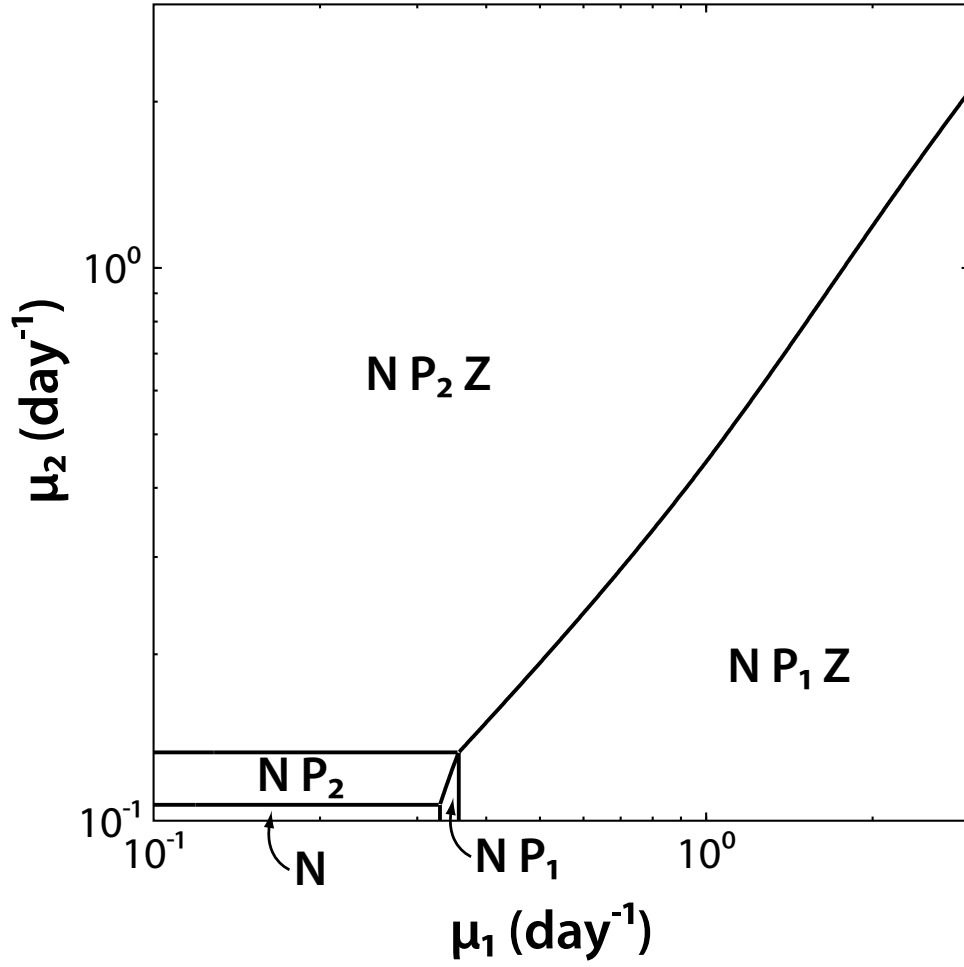


FIGURE 2.8 – Bifurcation diagram as a function of phytoplankton growth rates μ_1 and μ_2 ; I set to 5 W.m^{-2} , C_0 set to $1.2 \text{ mmol N.m}^{-3}$. All the other biological parameters are default parameters given in Table 2.2.

increased, these curves move to the left on Fig. 2.4 in the (I, C_0) space, and conversely if μ_2 is increased.

2.3.4.3.3 Sensitivity to gross growth efficiency and ingestion rate (β and g)

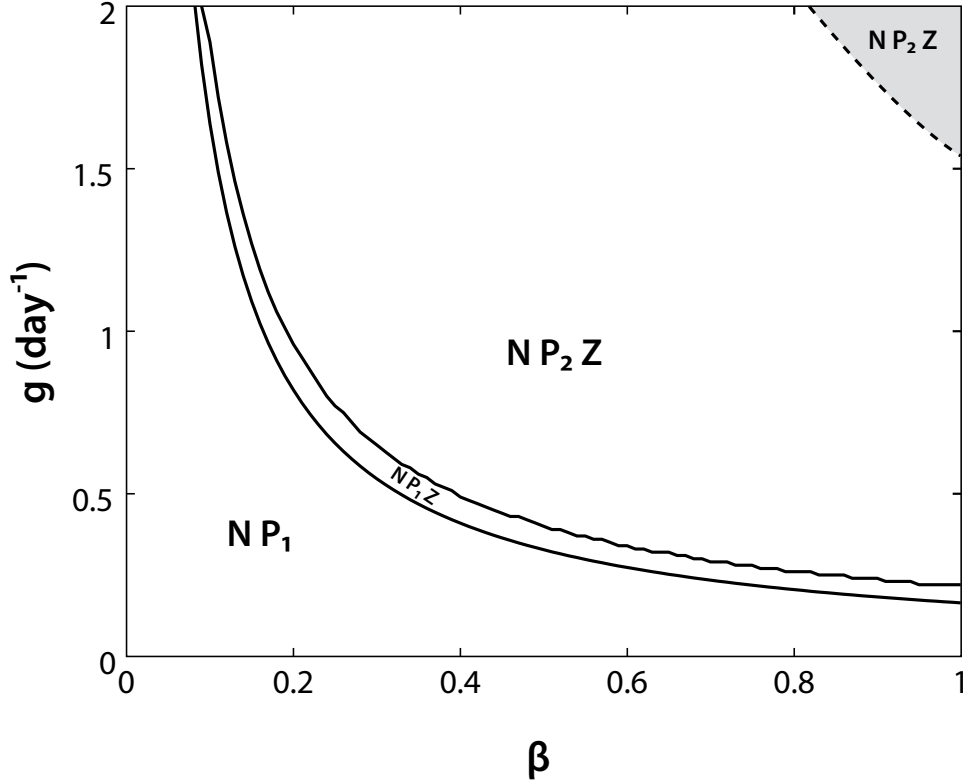


FIGURE 2.9 – Bifurcation diagram as function of zooplankton parameters : gross growth efficiency β and maximum ingestion rate g ; I set to 5 W.m^{-2} , C_0 set to $1.2 \text{ mmol N.m}^{-3}$. Grey areas indicate limit cycle equilibrium (other equilibria are fixed points).

The gross growth efficiency β for P_1 and P_2 , and the maximum ingestion rate g appear in the grazing term and define its intensity. The bifurcation diagram as a function of these two parameters is presented on Fig. 2.9. The bifurcation curves have a hyperbolic signature, which suggests that the product $g\beta$ plays an essential role in bifurcation parameter. This is the case for $\lambda_5 = g\beta \frac{P_1^*}{K_Z + P_1^*} - \varepsilon$ (see Appendix 2.3.7.1) whose zero curve is drawn on Fig. 2.9 (bifurcation $N^*P_1^* \leftrightarrow N^*P_1^*Z^*$). The product $g\beta$ has a quite important influence on the type of equilibrium solution (fixed point or limit cycle) reached by the

system. If it is small, grazing is too weak so that zooplankton subsists. On the contrary, if it is important the system loses its stability and oscillations between variables occur. The global effect of βg on the general bifurcation diagram of Fig. 2.4 is as follows : an increase of βg induces a downward translation of bifurcation curves $N^*P_1^* \leftrightarrow N^*P_1^*Z^*$, $N^*P_2^* \leftrightarrow N^*P_2^*Z^*$ and $N^*P_1^*Z^* \leftrightarrow N^*P_2^*Z^*$, and also of the Hopf bifurcation curves. The parameters g and β have therefore mainly an influence on the temporal behaviour of the system at equilibrium. Like the re-mineralisation parameter, they can influence phytoplankton competition mainly for medium light values (corresponding to neighborhood of the bifurcation curve $N^*P_1^*Z^* \leftrightarrow N^*P_2^*Z^*$).

2.3.5 The ecosystem model behaviour in 1D diffusive dynamics

Knowing the intrinsic ecosystem model dynamics, its associated time scales and its sensitivity to parameters, we can now investigate the combined effect of diffusion and sedimentation processes on ecosystem structuring and more precisely on phytoplankton competition. For this purpose, we take exactly the same ecosystem model with the default parameter set presented in Table 2.2 and embed it into a simple physical model in which we define a profile of light, a profile of vertical diffusivity (Edwards et al., 2000) and a sedimentation speed on detritus. The important thing to notice is that light profile, diffusivity profile and sedimentation are constant in time. The purpose is to study the behaviour of the 1D model at equilibrium and to free ourselves of all temporal forcing. If sedimentation and diffusion are turned off, we have at each depth a OD ecosystem model running independently and following the behaviour described on Fig. 2.4 (called hereafter ‘OD spatialized model’). If they are turned on, we have a 1D model with a vertical coupling of the different OD simulations by physical dynamics.

The diffusivity coefficient K_v is vertically homogeneous in a surface layer (from 10^{-5} up to $10^{-1} \text{ m}^2.s^{-1}$) representing an idealized mixed layer of depth varying between 50 to 200 m . It is equal to a classical background value below the mixed layer ($K_v = 10^{-5} \text{ m}^2.s^{-1}$).

We chose to study the combined effect of diffusion and sedimentation and not the two processes separately to have a more realistic vertical water column. Without diffusion, the subsistence of an ecosystem at equilibrium is not possible, because all the organic matter would be gradually drained out from the euphotic layer. Furthermore, Hodges and

Rudnick (2004) showed that the subsurface chlorophyll maximum is conditioned by the sedimentation rate on a biological compartment. Without sedimentation, organic matter gathers at surface. We chose a default sedimentation speed of 1 m.day^{-1} so that 90 % of the organic matter is remineralised between 0 and 100 m in average. This is consistent with export ratio found at the base of the euphotic zone in various regions of the ocean (Schlitzer, 2000).

The light profiles used here are exponentially decreasing, $I = I_0 \exp(-\lambda z)$. I_0 is the surface irradiance. λ is the extinction coefficient and is set to 0.04 m^{-1} . The euphotic depth is defined as the depth where light is 1% of the surface irradiance. Here, we have a euphotic layer of 115 m depth. In this 1D configuration, the two phytoplankton species move in the light and total nitrogen gradients. All the simulations we discuss here are run until equilibrium.

In this study, we mainly vary the mixed layer depth, the diffusivity coefficient K_v and also the light profile, because in 0D light is essential to determine which phytoplankton species will survive. An idealized initial profile of nutrients based on tanh function is used. It is calibrated such as the nitracline depth is the same as the mixed layer depth. Initially nutrient are scarce in the mixed layer and abundant below. We first present the results for a winter case with a 200 m mixed layer and a surface irradiance of 111 W.m^{-2} corresponding to midlatitudes (Campbell and Aarup, 1989). On Fig. 2.10, the vertical ecosystem structuring is presented at equilibrium for two configurations with a mixed layer depth of 200 m and a diffusivity coefficient of respectively $10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ (Fig. 2.10a) and $10^{-2} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ (Fig. 2.10b). On Fig. 2.10a, the two phytoplankton species coexist in the whole mixed layer whereas on Fig. 2.10b, there is a competitive exclusion of P_2 . The first conclusion is that the combined diffusion and sedimentation processes can allow the coexistence of the two phytoplankton species at equilibrium which was absolutely impossible in 0D. Secondly, the result of the competition is very dependent on the diffusivity value resulting in competitive exclusion or coexistence of phytoplanktons.

To understand the mechanisms that lead to these different outcomes, Fig. 2.10c,d present the profiles that would be obtained without diffusion and sedimentation in the two cases ('0D spatialized model'). We take care to have the same C_0 profile as the one reached at the end of the previous 1D simulations. In practice, to obtain Fig. 2.10c,d, we run a new simulation from the C_0 profile of each balanced 1D simulation but this time, by cutting

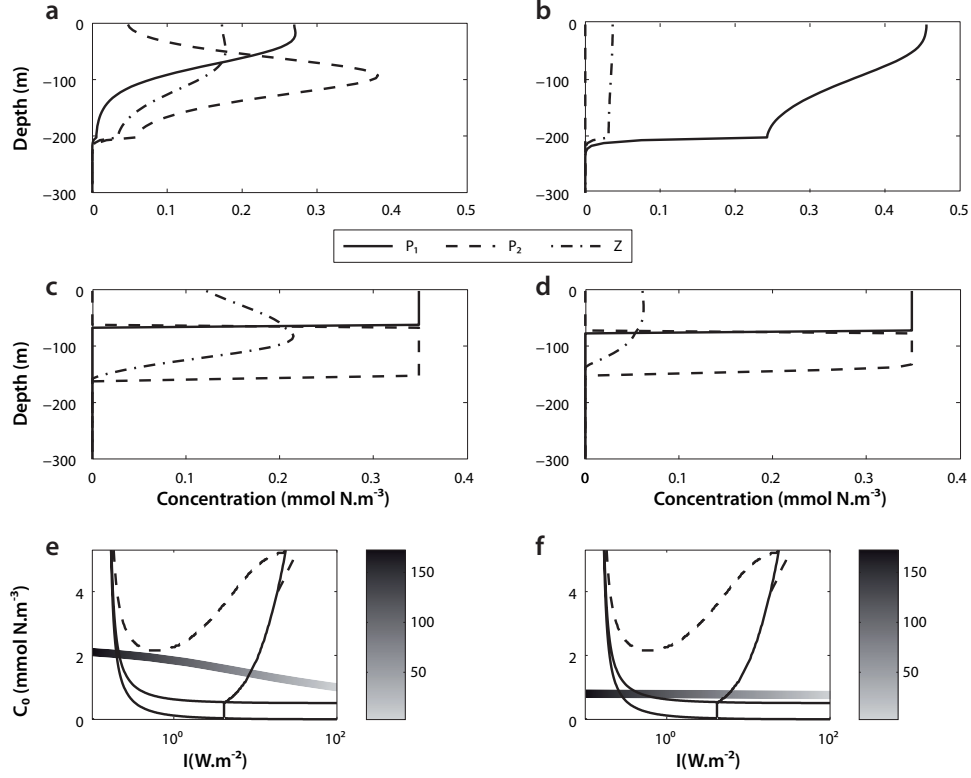


FIGURE 2.10 – Top panels : Ecosystem structuring in 1D simulations with a 200 m depth mixed layer. Profiles of P_1 (solid line), P_2 (dashed line) and Z (dashed-dotted line) at equilibrium with diffusivity coefficient in the mixed layer : (a) $K_v = 10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$, (b) $K_v = 10^{-2} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. Middle panels : Ecosystem structuring in 0D spatialized simulations. Profiles of P_1 (solid line), P_2 (dashed line) and Z (dashed-dotted line) at equilibrium : (c) C_0 profile same as (a), (d) No mixing and C_0 profile same as (b). Bottom panels : Bifurcation diagram with (I, C_0) couples at each depth : (e) C_0 profile same as (a), (f) C_0 profile same as (b)

diffusion and sedimentation. Therefore, at each depth, the system reaches an equilibrium predicted by 0D analytical study. In the two cases, the ‘0D spatialized’ simulations give the same kind of results i.e. the subsistence of P_1 in surface layers and P_2 below. The two phytoplankton species are maintained by zooplankton to a fixed concentration as described in the analytical study. To compare 0D predictions for light and amount of nutrients found along the water column and the 1D results, the corresponding (I, C_0) couples at each depth are reported on the bifurcation diagram established in the 0D analytical study (Fig. 2.10e,f). In 0D spatialized configuration, there is segregation of the two phytoplankton species with each profile of total nitrogen. But when the diffusion

and sedimentation are turned on, we have totally different vertical ecosystem structuring : the weak K_v (Fig. 2.10a) induces the coexistence of the two phytoplankton species whereas the strong K_v (Fig. 2.10b) induces the competitive exclusion of P_2 . To analyse the mechanisms that lead to these results, we study the fluxes of biological variables as a function of time (not shown). The fluxes are integrated over a surface layer corresponding to the layer of P_1 dominance in 0D spatialized simulation, and over a subsurface layer where P_2 dominates in 0D.

They reveal that strong K_v induces quick nutrient injections into the mixed layer but P_2 growth is too slow to consume enough of them. Therefore these nutrients benefit P_1 which grows rapidly near the surface; P_1 growth is followed by that of Z . P_1 and Z propagate then downwards via diffusion; they enter the layer suitable for P_2 and weaken it. Furthermore, since P_1 uses all the nutrients in surface layer, the gradient in nutrients in the mixed layer is maintained and nutrients keep being diffused to the surface layer. This has again a negative feedback on P_2 which is more nutrient-limited and a positive one on P_1 which keeps developing and spreading downwards.

For weak K_v , on the contrary, P_2 is sufficiently rapid to consume a great part of the nutrients injected into the mixed layer. This limits the growth of P_1 and allows the coexistence of the two phytoplankton species in the whole mixed layer with a dominance of each of them in its preferred layer. Moreover, the integrated fluxes at equilibrium reveal that growth rate of P_2 (respectively P_1) is less than its loss rate in surface layer (respectively in subsurface layer). Indeed, the diffusive flux maintains P_2 in surface layer (respectively P_1 in subsurface layer). Thus, mixing allows a non-zero concentration of P_2 in the surface layer (respectively P_1 in the subsurface layer) where these phytoplanktons can not sustain their own population. In other words, there is a 'source' population which spreads phytoplankton in a hostile habitat. We have therefore coexistence between the two species despite mixing, that is to say even if mixing tends to create an isotropic environment without ecological niches that shelter the weak species. And the magnitude of mixing makes the system shift between coexistence (intermediate mixing) or exclusion (strong mixing).

To complement these results retaining a winter mixed layer of 200 m depth, the surface irradiance is diminished to 50 W.m^{-2} and then to 13 W.m^{-2} which corresponds respectively to latitudes between 40 and 50° and polar latitudes (Campbell and Aarup, 1989).

With these light profiles, P_2 is favoured over a thicker layer if we refer to 0D bifurcation diagram (see Fig. 2.4). For a surface irradiance of 50 W.m^{-2} , the results are the same as those previously shown. For a surface irradiance of 13 W.m^{-2} (polar case), P_2 does exclude P_1 competitively when the diffusivity coefficient is set to $10^{-2} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. It is what is expected from the 0D study.

After having shown the importance of the mixing magnitude in a winter case, we take a shallower mixed layer (30-50 m) associated to a summer light profile (surface irradiance of 230 W.m^{-2}). In this case, there is a vertical segregation (not shown) : P_1 in the mixed layer and P_2 in the subsurface maximum. It is interesting to see that the mixed layer plays the role of an ecological niche for P_1 . Each phytoplankton is sheltered from the other and can develop itself in its part of the water column.

Last, we checked that we obtained the same results as Edwards et al. (2000) who noticed a vanishing of oscillations when the ecosystem model was spatialized vertically. Mixing and sedimentation actually couple biological dynamics along vertical dimension. In our model, this has indeed a stabilizing effect on water column and limit cycles, predicted by 0D dynamics, become fixed points in 1D configuration.

To conclude on this 1D study, combined diffusion and sedimentation can allow coexistence of two species of phytoplankton at equilibrium even if there is always competitive exclusion in 0D. Furthermore, the value of the diffusivity coefficient is essential. Indeed, there is a threshold value for which the coupled system shifts from coexistence in the whole mixed layer to a competitive exclusion of P_2 .

2.3.6 Discussion

The dynamics of an NPPZD ecosystem model was examined in the parameter space. The ecosystem structure, the type of equilibrium reached by the system (fixed point or limit cycle) and the value of each ecosystem variable at each fixed point has been obtained for each parameter set. This allowed us to deduce the parameter sensitivity and to conclude on the role of each parameter in ecosystem dynamics. Light intensity and total amount of nitrogen matter turn out to be the more important parameters. Because of their domain of variation, they allow a large variety of ecosystem structures and a large range of equilibrium values for each variable. Once a detailed knowledge of the 0D ecosystem

dynamics was obtained, the model was embedded in a vertical environment. It allowed us to study the combined effect of diffusive physics and sedimentation of detritus. Diffusion and sedimentation turned out to have an important role in the ecosystem structure along the water column. They change the phytoplankton distribution and especially allow the coexistence of the two phytoplankton species at a same depth in the water column. 1D dynamics has also a stabilizing effect on the intrinsic oscillations displayed by a vertically-distributed ecosystem model.

We showed that the diffusivity coefficient K_v in the mixed layer determines the outcome of the competition between the two phytoplankton species. More precisely, there is a threshold value beyond which one of the two species is competitively excluded. This competition result can be described by the classical diversity index of Shannon-Weaver H' as well. It is defined by $H' = -\sum_{i=1}^2 \frac{P_i}{P_1+P_2} \log_2 \frac{P_i}{P_1+P_2}$. It varies between 0 and 1. This index is generally used with many species of phytoplankton. In our case, it is averaged in the mixed layer and it gives a quantification of coexistence (close to $H' = 1$) and exclusion or vertical segregation ($H' = 0$) and thus a new highlight of the results. The Shannon-Weaver index, averaged within the mixed layer, is plotted on Fig. 2.11a as a function of diffusivity. It shows an increase of H' with K_v between 10^{-5} to $2.10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ and a sharp decrease towards zero as soon as K_v exceeds a threshold value of $2.10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. This indicates a bifurcation of the 1D system between a fixed point with coexistence of the two phytoplankton species and a fixed point with competitive exclusion. Moreover, the maximum of H' is almost correlated with the maximum of total biomass ($P_1 + P_2 + Z + D$) in the system (Fig. 2.11b). It is slightly shifted from $1.10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. These model results are in line with enclosure experiments of Flöder and Sommer (1999) who showed that species diversity index H' reaches a maximum at intermediate level of disturbance (mixing).

Our '0D spatialized model' (Fig. 9c,d) shows that the two phytoplankton species are vertically segregated. Both of them survive at different levels because of the heterogeneity of the environmental conditions (I and C_0 vary along depth). Introducing vertical diffusion tends to mix this vertical distribution of phytoplankton and thus it is reasonable to expect a coexistence of the two phytoplankton species at a same depth. In the winter case, when the mixed layer is deeper than the euphotic layer, the two phytoplankton species

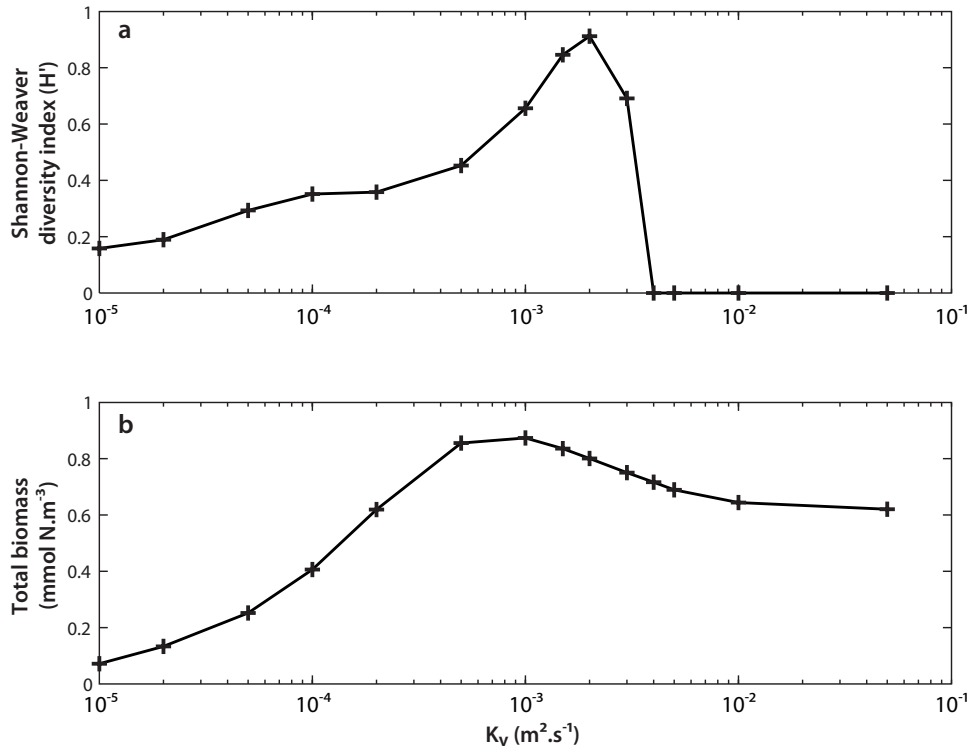


FIGURE 2.11 – (a) Vertical mean of Shannon-Weaver Diversity index H as a function of diffusivity coefficient K_v ; Mixed layer depth of 200 m (b) Total biomass ($P_1 + P_2 + Z + D$ in $\text{mmol N} \cdot \text{m}^{-3}$) as a function of diffusivity coefficient K_v

have to face each other, with two solutions : either they coexist or one dies. We showed that the outcome crucially depends on the value of diffusivity. If mixing is sufficiently weak (below a threshold value) phytoplankton almost does not feel the vertical gradients in 'physical parameters' (namely I and C_0). Each phytoplankton species develops in its preferential part of the mixed layer and then slowly diffuses in the whole mixed layer. Thus the two phytoplankton species coexist. If, on the contrary, mixing is sufficiently intense, light and total nitrogen received by the two phytoplankton species have an amplitude that is about the average of I and C_0 in the mixed layer. In this case, physical and biological dynamics decouple and the results become identical to those of the 0D model (competitive exclusion).

In this study we considered a model with an intermediate level of complexity to address the question of phytoplankton competition : two phytoplankton species competing for one nutrient and light. Without external forcing (0D model), light is a fixed parameter. There are more phytoplankton species than limiting resources. As a consequence, we observe

Parameter	Value	Unit	Description
μ_1	1.7	day^{-1}	Maximal P_1 growth rate
μ_2	1.7	day^{-1}	Maximal P_2 growth rate
μ_3	1.3	day^{-1}	Maximal P_3 growth rate
K_{N1}	0.15	$mmol\ N.m^{-3}$	Half saturation constant of P_1 for nutrient uptake
K_{N2}	0.4	$mmol\ N.m^{-3}$	Half saturation constant of P_2 for nutrient uptake
K_{N3}	1	$mmol\ N.m^{-3}$	Half saturation constant of P_3 for nutrient uptake
K_{I1}	25	$W.m^{-2}$	P_1 affinity for light
K_{I2}	5	$W.m^{-2}$	P_2 affinity for light
K_{I3}	1	$W.m^{-2}$	P_3 affinity for light

TABLE 2.4 – 3-phytoplankton ecosystem model : Parameters of the three phytoplankton species P_1 , P_2 , P_3 . All the other parameters are the same as in Table 2.2

a competitive exclusion of one phytoplankton whatever the parameters in accordance with the competitive exclusion principle (Hardin, 1960). In the 1D model things are less simple : the fixed vertical gradient of light combined with the physical forcing induced by vertical mixing may be thought as an “active” limiting factor. Therefore we should expect a possible coexistence of the two phytoplankton species on the two limiting factors. This is why we have also tested a three-phytoplankton species model competing for the same two resources (light and nutrient) to see if vertical mixing is always able to make these three phytoplankton species coexist. The results are shown on Fig. 2.12. The ecosystem model used here is very similar to the one previously studied but now with three phytoplankton species : one better adapted to surface conditions, a second better adapted to intermediate depths, and the third better adapted to even deeper depths. Parameters of the three phytoplankton are indicated in Table 2.4. As expected, the 0D model predicts a competitive exclusion of two phytoplankton species at each point of the parameter space. But Fig. 2.12 reveals a coexistence of the three phytoplankton species together over the mixed layer which confirms our preceding results : the effect of vertical

mixing is able to maintain a greater number of phytoplankton species than the number of limiting resources. Therefore, this one-dimensional process is another potential answer to the ‘paradox of plankton’ in the sense that it is able to prevent the competitive exclusion of one or more phytoplankton species at equilibrium.

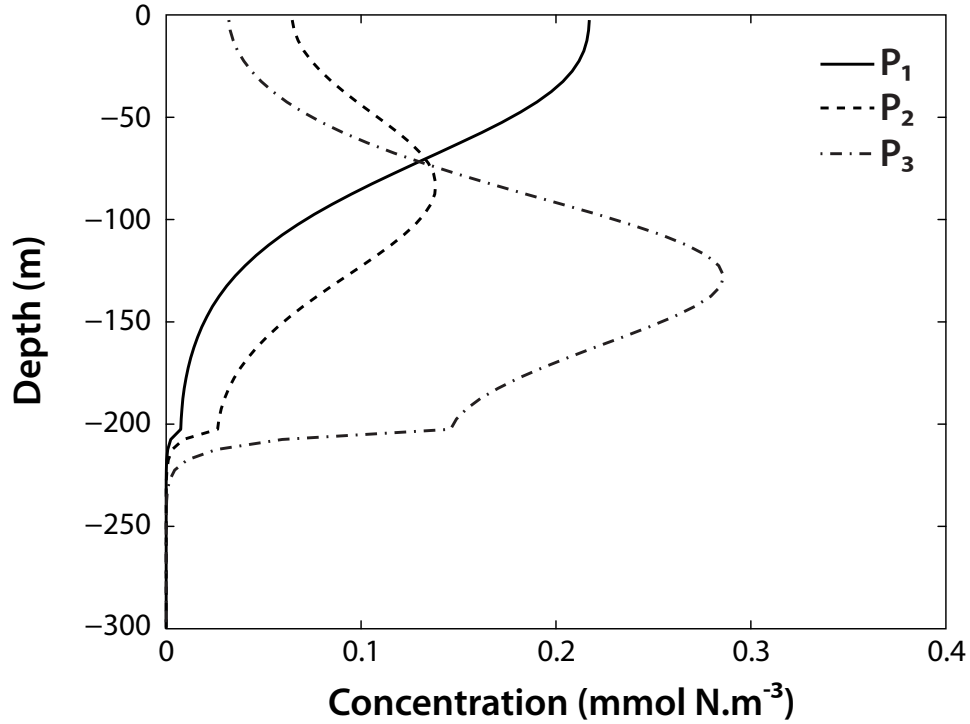


FIGURE 2.12 – 1D simulation with 3 phytoplankton species : Vertical profile of P_1 , P_2 and P_3 at equilibrium with a 200 m depth mixed layer and $K_v = 10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. P_1 (solid line) is better adapted to surface conditions, P_2 (dashed line) to intermediate depths and P_3 (dashed dotted line) to even deeper depths.

This two or three species coexistence at equilibrium can be explained by the coupling between mixing and biological dynamics. Let us describe the different time scales inherent in the system and then discuss the possible influence of turbulent vertical injections of nutrients in the mixed layer. The ecosystem time scales determined in the analytical study (Fig. 2.6) were 1-5 days in surface layer, and 10-20 days in subsurface. The ecosystem could also undergo self-sustained oscillations with periods of about 50 days. Concerning one-dimensional dynamics, a diffusivity coefficient of 10^{-4} to $10^{-2} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ corresponds to time scales of around 100 to 1 days respectively if we consider a vertical length scale of 25 m corresponding to the scale of the nutrient gradient. These similar time scales show

that, in the mixed layer, diffusion may interact with ecosystem dynamics and couple the ecosystems at different depths. This explains the strong sensitivity of the ecosystem structuring to the diffusivity value revealed by 1D simulations.

Lastly, if we consider a three-dimensional environment, time scales corresponding to turbulent vertical injections can be estimated. To schematize, we classify oceanic motions in three scales : large scale, mesoscale and submesoscale. The first one corresponds for instance to wind-induced gyres with horizontal scales of a few thousand kilometers and with vertical time scales of the order of 100-1000 days (around 300 days according to Flierl and McGillicuddy, 2002). The second one corresponds to phenomena like eddies or meanders, characterized by length scale of about 100 km and time scales of 10-100 days (Klein and Lapeyre, 2009). The last class results from the interaction between mesoscale structures which forms filaments characterized by strong gradients on scales of 10 km. The time scale of nutrient injections in these filaments is about 1 day (Klein and Lapeyre, 2009). The comparison of these time scales with biological ones indicates how efficient the coupling between physical and biological dynamics can be.

Ecosystem time scales were diagnosed in the analytical study (Fig. 2.6). At large scale and in surface layers, ecosystem dynamics is therefore expected to be much faster than ocean dynamics so the ecosystem feels the evolution of physical environment as a change in initial conditions. Immediately, it reacts to the perturbation and reaches a new fixed point. Thus, the 0D ecosystem model predictions concerning phytoplankton competition should be similar to in situ data in a weakly turbulent domain. Our model predicts a dominance of the small species (picophytoplankton P_1), which is in accordance with data collected during several surveys. Indeed, Claustre et al. (1994) reported a dominance of cyanobacteria and flagellates (nano- and pico- phytoplankton) in surface layers in the areas adjacent to the front between Mediterranean and Atlantic waters whereas the frontal zone was diatom-dominated. Dandonneau et al. (2006) also showed a clear dominance of picophytoplankton (75%) at sea surface of South Pacific subtropical gyre (highly oligotrophic region). The results of Vidussi et al. (2001) also confirm this clear dominance and stability of small phytoplankton species in surface waters at large scale. They show the predominance of pico- and nano- phytoplankton in oligotrophic areas of the Levantine basin (eastern Mediterranean).

Deeper in the ocean, conclusions seem to be less simple. Physics and biology evolve

approximately at the same rate. Our ecosystem model, at equilibrium, predicts either a fixed point with an associated time scale of 10-20 days or self-sustained oscillations with a 50-day period. But ocean dynamics might disguise these potential oscillations (Koszalka et al., 2007). It might account for the very few observations of fluctuations of the deep chlorophyll maximum. Only Huisman et al. (2006) reported such sustained oscillations in oligotrophic waters of subtropical Pacific Ocean and ascribed it to intrinsic ecosystem dynamics (and not to seasonal forcing).

At meso- and submeso- scale, data are still too scarce and scattered for us to be able to draw a conclusion. According to a few studies (Fryxell et al., 1985; Vidussi et al., 2001; Jeffrey and Hallegraeff, 1980) it seems that at sea surface, at eddy edge, there is a shift in size of the phytoplankton community structure towards small species (pico- and nano-phytoplankton). But these observations are difficult to relate to biological and physical time scales.

At eddy centre, there is no rule either. Phytoplankton dominance depends on the class of motion (cyclone, anticyclone, mode-water eddy) and on the eddy age (Claustre et al., 1994; Fryxell et al., 1985; Vidussi et al., 2001; Sweeney et al., 2003; Vaillancourt et al., 2003; Jeffrey and Hallegraeff, 1980). This variety of ecosystem size distribution in eddy centre seems to support the hypothesis that physics and biology are indivisible at this scale. Ecosystems are presumably never at equilibrium. At meso- and submeso-scale, high biodiversity observed may thus be explained by non-equilibrium conditions imposed by physical forcing. Ocean submeso- and mesoscale structures should play a role of shelter for less-competitive species and thus allow them to survive (Bracco et al., 2000; Pasquero et al., 2004).

The purpose of this study was to focus on the dynamics of an NPPZD ecosystem and on its behaviour when submitted to mixing, and particularly in terms of phytoplankton competition. The spatially extended and coupled system exhibits a wider range of ecosystem structures, allowing for instance coexistence between the two phytoplankton species over the first 200 meters of the water column. This provides an additional solution to the ‘paradox of the plankton’, complementing the overview drawn up by Roy and Chattopadhyay (2007). The examination of physical and biological time scales allowed us to conclude on the likely coupling between ecosystem and ocean dynamics in three dimensions, except in weakly-turbulent ocean surface layers. Further work has to be

done in new numerical process studies using simplified three-dimensional ocean dynamics models, including 3D advection (at mesoscale and submesoscale) and interactions with mixed layer dynamics for instance. These new process studies should complement our conclusions issued from the timescale analysis, in particular concerning the influence of fine scale dynamical structures on phytoplankton competition within an ecosystem.

Acknowledgements

This work was funded by the INSU-CNRS CYBER-LEFE programme through the TWIS-TED action, and the french research ministry.

2.3.7 Appendix

2.3.7.1 Calculation of the equilibria

It can be easily shown that for such an ecosystem, no trivial equilibrium can be attained if $N = 0$ or $N = P_1 = P_2 = 0$ (in other words phytoplankton needs nutrients to survive and zooplankton needs phytoplankton to survive). A fixed point (defined by $f(X, \nu) = 0$) becomes unstable if any eigenvalue of its Jacobian matrix has a real part which becomes positive as parameters vary. The condition for this change of sign can be translated into a relation between the parameters (here C_0 and I for instance). This relation defines a bifurcation curve between two equilibria. When this change of sign occurs for a single eigenvalue, the new equilibrium is a fixed point and the bifurcation is called transcritical. When it occurs for a pair of complex conjugate eigenvalues, the new attractor is a limit cycle reached via a Hopf bifurcation. When a fixed point is stable, the smallest inverse of the negative real part of its eigenvalues defines the e -folding time T . When the equilibrium is slightly perturbed, T is the time needed for this perturbation to decrease by a factor e in the return to equilibrium. State variables at a fixed point will be referred to with the symbol ** .

Fixed point n° 1 : This is the trivial "no life" equilibrium ($N^* = C_0$, $P_1^* = P_2^* = Z^* = 0$) corresponding for instance to the deep ocean or the nutrient depleted surface layer. This fixed point is defined in the whole parameter space but becomes unstable as soon as any phytoplankton species is able to develop.

The eigenvalues of the Jacobian matrix at this fixed point are the following :

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= \alpha_1 \frac{C_0}{K_{N1} + C_0} - m_p \\ \lambda_2 &= \alpha_2 \frac{C_0}{K_{N2} + C_0} - m_p \\ \lambda_3 &= -\tau \\ \lambda_4 &= -\varepsilon\end{aligned}$$

Among them, the first two (λ_1 and λ_2) are the bifurcation parameters (they are real and can change sign) unlike the last two (λ_3 and λ_4) which are always real negative because of the ecosystem parameter positivity. λ_1 is associated with a bifurcation towards fixed point $N^*P_1^*$ whereas λ_2 is associated with a bifurcation towards fixed point $N^*P_2^*$. Thus these two bifurcation parameters are fundamental to understand the competition between phytoplankton species : as soon as λ_1 (respectively λ_2) becomes positive, P_1 (respectively P_2) emerges and excludes P_2 (respectively P_1). As expected, parameters μ_i , K_{Ni} , and K_{Ii} , which define the phytoplankton competitiveness for light and nutrients, constrain the emergence of one or the other phytoplankton. The fixed point destabilizes all the faster as the values of parameters C_0 , I , μ_1 and μ_2 are higher or K_{N1} , K_{N2} , K_{I1} , K_{I2} and m_p are lower.

Here, depending on the ecosystem parameter values, either $T = 1/\tau$ or $T = 1/\varepsilon$ or $T > 1/m_p$. Given the permitted values (discussed before), we can say that $T = 1/\tau$ over a large part of the parameter space. With the default parameter values (Table 2.2), this time scale is $T = 1/\tau = 10$ days. The dynamics of this no-life fixed point is mainly controlled by the remineralisation process, and logically its associated time scale depends on τ except for very high zooplankton or phytoplankton mortality rates. Moreover τ only defines the time scale for the system to reach the equilibrium without playing any role in the bifurcation towards other fixed points, according to bifurcation parameters λ_1 and λ_2 .

Fixed points n°2 and n°3 : They consist of $N^*P_1^*$ and $N^*P_2^*$. Because P_1 and P_2 (with their associated parameters) play symmetric roles in equations 2.11 to 2.14, results concerning any of these fixed points can be easily deduced from the other by exchanging subscripts 1 and 2. This is why we only analyse fixed point n°2 : $N^*P_1^*$ (supposing that

P_1 outclasses P_2 , that is to say $\lambda_1 = \alpha_1 \frac{C_0}{K_{N1} + C_0} - m_p$ becomes positive first). In that case the equilibrium point reached by the dynamical system is the following :

$$N^* = \frac{K_{N1} m_p}{\alpha_1 - m_p} \quad (2.15)$$

$$P_1^* = \frac{\tau}{m_p + \tau} (C_0 - N^*) \quad (2.16)$$

This fixed point exists if and only if $C_0 > \frac{K_{N1} m_p}{\alpha_1 - m_p}$.

The Jacobian matrix eigenvalues at this equilibrium are :

$$\begin{aligned} \lambda_5 &= g\beta \frac{P_1^*}{K_Z + P_1^*} - \varepsilon \\ \lambda_6 &= \alpha_2 \frac{N^*}{K_{N2} + N^*} - m_p \\ \lambda_7 &= -\frac{\tau + A_1}{2} + \sqrt{\left(\frac{\tau + A_1}{2}\right)^2 - A_1(m_p + \tau)} \\ \lambda_8 &= -\frac{\tau + A_1}{2} - \sqrt{\left(\frac{\tau + A_1}{2}\right)^2 - A_1(m_p + \tau)} \end{aligned}$$

With $A_1 = \alpha_1 \frac{K_{N1}}{(K_{N1} + N^*)^2} P_1^*$

λ_5 and λ_6 are the bifurcation parameters (they are real and are likely to change sign) unlike λ_7 and λ_8 whose real part is always negative. λ_5 is responsible for the transition to fixed point $N^* P_1^* Z^*$ and λ_6 for the transition to fixed point $N^* P_2^*$. λ_5 controls the growth of zooplankton whereas λ_6 manages the competition between phytoplankton species. Contrary to λ_5 , bifurcation parameter λ_6 is independent of the total amount of nitrogen in the system (C_0). This means that without zooplankton, only light, and not background nitrogen concentration, controls competition between phytoplanktons.

Let us now study in more detail the sensitivity of these two bifurcation parameters to parameter values. Concerning bifurcation parameter λ_5 we have :

$$\text{sign}(\lambda_5) = \text{sign} \left(\left(\frac{g\beta}{\varepsilon} - 1 \right) \frac{\tau}{m_p + \tau} \left(C_0 - \frac{K_{N1} m_p}{\alpha_1 - m_p} \right) - K_Z \right)$$

If $g\beta/\varepsilon < 1$ the fixed point is always stable (λ_5 is always negative) and the zooplankton is not sufficiently efficient to develop. $g\beta/\varepsilon$ is the ratio between the assimilation rate of

zooplankton and its mortality rate and thus represents the efficiency of the zooplankton species. When $g\beta/\varepsilon > 1$ the fixed point can destabilize and then cross the bifurcation towards the $N^*P_1^*Z^*$ fixed point as $\tau, C_0, I, g\beta/\varepsilon$ increase or K_{N1}, K_{I1}, K_Z, m_p decrease. Concerning bifurcation parameter λ_6 we have :

$$\text{sign}(\lambda_6) = \text{sign}\left(\frac{K_{N1}}{\alpha_1 - m_p} - \frac{K_{N2}}{\alpha_2 - m_p}\right)$$

It shows that fixed point $N^*P_1^*$ will tend to destabilize more quickly towards $N^*P_2^*$ if parameters K_{N1}, K_{I1} and μ_2 are large and parameters K_{N2}, K_{I2} and μ_1 are small. These parameters define the affinity of each phytoplankton species for light and nutrients and therefore the phytoplankton competitiveness according to the surrounding environment (nutrients and light availability).

Let us discuss now the time scale T associated to this fixed point. We have $T > 1/\varepsilon$ (according to λ_5) or $T > 1/m_p$ (according to λ_6) or $T < \left(\frac{1}{2}\left(\tau + \frac{(\alpha_2 - m_p)^2}{\alpha_2 K_{N2}}\right)\right)^{-1}$ (according to λ_8). According to the parameter domain of variation, except for very low values of τ , the e -folding time is given by the real part of λ_8 . It can be noticed that, in that case, the intrinsic time scale is independent of light.

Fixed points n°4 and n°5 : They correspond to $N^*P_1^*Z^*$ or $N^*P_2^*Z^*$. They appear if eigenvalue λ_5 (with the right choice of subscripts 1 and 2) managing zooplankton development becomes positive. As in the previous paragraph we only analyse fixed point $N^*P_1^*Z^*$. The other one can be deduced easily by interchanging subscripts 1 and 2. Values at equilibrium are the following :

$$N^* = -\frac{a - C_0 + b\alpha_1}{2} + \sqrt{\frac{(a - C_0 + b\alpha_1)^2}{4} - (d - K_{N1}C_0)} \quad (2.17)$$

$$P_1^* = \frac{\varepsilon K_Z}{g\beta - \varepsilon} \quad (2.18)$$

$$Z^* = \frac{\beta}{\varepsilon} \left(\alpha_1 \frac{N^*}{K_{N1} + N^*} - m_p \right) P_1^* \quad (2.19)$$

With, $a = K_{N1} + P_1^* \left(1 - \frac{\beta}{\varepsilon} m_p\right)$, $b = P_1^* \left(\frac{\beta}{\varepsilon} + \frac{1}{\tau}\right)$, $d = P_1^* K_{N1} - \frac{\beta}{\varepsilon} m_p K_{N1} P_1^*$

This fixed point is defined when $d - K_{N1}C_0 \leq 0$ (equivalently $C_0 \geq \frac{\varepsilon K}{g\beta - \varepsilon} \left(1 - \frac{\beta}{\varepsilon} m_p\right)$),

$\frac{g\beta}{\varepsilon} > 1$ and $N^* \geq \frac{K_{N1}m_p}{\alpha_1 - m_p}$.

The equilibrium value P_1^* only depends on zooplankton parameters : neither parameters that define phytoplankton features nor I and C_0 have an influence on the equilibrium phytoplankton value. It means that as soon as Z develops, it totally controls phytoplankton concentration. The more efficient zooplankton is, that is to say the greater $g\beta/\varepsilon$ is, the lower phytoplankton concentration is at equilibrium. And whatever the phytoplankton efficiency, zooplankton is going to balance it by eating more or less phytoplankton. The more food zooplankton finds, the more it eats. This is in agreement with the results of Edwards and Brindley (1999) with linear zooplankton mortality. An important implication is that phytoplankton value at the equilibrium is the same whatever species emerges (P_1^* or P_2^*), so that phytoplankton characteristics will only affect zooplankton and nutrient concentrations.

Among the four Jacobian matrix eigenvalues related to this equilibrium, one can easily be obtained analytically :

$$\lambda_9 = \alpha_2 \frac{N^*}{K_{N2} + N^*} - \alpha_1 \frac{N^*}{K_{N1} + N^*}$$

This bifurcation parameter is always real and changes sign as parameters vary. It is clearly related to a bifurcation towards fixed point $N^*P_2^*Z^*$. Thus it governs the competition between phytoplanktons in presence of zooplankton, that is to say the switch between the two phytoplankton species. The three other eigenvalues are given by the following third degree equation :

$$\begin{aligned} \lambda^3 &+ \lambda^2 [Z^* (V - W) + U + \tau] \\ &+ \lambda [Z^* ((U + \tau) (V - W) + UW + \beta VW P_1) + U (m_p + \tau)] \\ &+ Z^* \beta V [(U + \tau) W P_1 + U \tau] = 0 \end{aligned}$$

with

$$U = \frac{K_{N1} \alpha_1 P_1^*}{(K_{N1} + N^*)^2}, \quad V = \frac{g K_Z}{(K_z + P_1^*)^2}, \quad W = \frac{\varepsilon}{\beta P_1^*}$$

whose solutions via Cardan formulae are too complicated to provide a clear interpretation of their analytical form. They are computed numerically from these formulae. The sensitivity of these eigenvalues to parameter variations will be discussed in the following section. We only mention here that for the default parameter set (Table 2.2) and all

the values of C_0 and I considered here, one of these eigenvalues is responsible for the transition towards fixed point $N^*P_1^*$ while the other two are complex conjugates with a real part that change sign when parameters vary. These last two eigenvalues are thus bifurcation parameters associated with a classical Hopf bifurcation. This bifurcation is characterized by a transition towards a limit cycle with the ecosystem structure NP_1Z when the real part of the eigenvalues becomes positive. Identically, from fixed point n°5, we find the same types of bifurcations, either towards fixed point n°4, or toward fixed point n°3, or towards an NP_2Z limit cycle.

Such self-sustained oscillations are usual in ecosystem models (Huisman and Weissing, 1999; Lima et al., 2002b; Edwards and Brindley, 1999; Edwards, 2001). They still raise numerous questions and debates among ecologists about the existence of such oscillations. But lately, a few publications set forth a different view. First, the deep chlorophyll maximum was shown to commonly develop oscillations in temperate region (Huisman et al., 2006) whereas they are usually considered as stable features. This shows that it is possible to find sustained fluctuations of biogeochemical variables. In addition, McCauley and Murdoch (1987) observed internally-driven cycles in riparian ecosystems. Evidence of marine phytoplankton oscillations (chaos) was also very recently given in the context of a long term laboratory mesocosm experiment with constant external conditions (Benincà et al., 2008). Besides, according to Huisman and Weissing (1999), such oscillations are a potential solution to the paradox of the plankton (Hutchinson, 1961). They may allow coexistence between numerous phytoplankton species with a very limited number of mineral resources. Last, Koszalka et al. (2007), in a numerical study, showed that oscillations present in 0D are attenuated or somewhat concealed in Eulerian measurements when they are subject to turbulent ocean dynamics.

2.3.7.2 Segregation of the two phytoplankton species

We now study the question of coexistence of the two phytoplankton species, that is to say, ecosystem structures n°6 and n°7 in Table 2.3. The question is : with such a model, is it possible that the two species stably coexist somewhere in parameter space? First, let us consider the case of fixed points. If we suppose that a fixed point without zooplankton but with $P_1^* \neq 0$ and $P_2^* \neq 0$ simultaneously exists, then equations 2.12 and 2.13 give :

$$\alpha_1 \frac{N^*}{K_{N1} + N^*} - m_p = 0 \quad \text{and} \quad \alpha_2 \frac{N^*}{K_{N2} + N^*} - m_p = 0$$

which is equivalent to :

$$N^* = \frac{K_{N1} m_p}{\alpha_1 - m_p} = \frac{K_{N2} m_p}{\alpha_2 - m_p}$$

This means that without zooplankton, we can not find a fixed point with a coexistence of P_1 and P_2 except on the curve defined by $\frac{K_{N1}}{\alpha_1 - m_p} - \frac{K_{N2}}{\alpha_2 - m_p} = 0$ which is exactly the bifurcation curve $\lambda_6 = 0$ between equilibria n°2 ($N^* P_1^*$) and n°3 ($N^* P_2^*$). If we define variables $\bar{P} = P_1 + P_2$ and $P' = P_1 - P_2$, defining the symmetric and asymmetric parts of the total phytoplankton, it can be shown that on this bifurcation curve, $\bar{P} = \frac{\tau(C_0 - N^*)}{m_p + \tau}$ whatever the value of P' , $|P'| \leq \bar{P}$. Elsewhere each fixed point without zooplankton verifies $P' = \pm \bar{P}$ which means $P_1 = 0$ or $P_2 = 0$.

This is consistent with the competitive exclusion principle (Hutchinson, 1961; Passarge and Huisman, 2002) which states that at equilibrium the number of coexisting species can not exceed the number of limiting resources. Here, only variable N is limiting, thus phytoplankton species can not coexist without a predator in the system.

If we suppose now that a fixed point exists with $P_1^* \neq 0$, $P_2^* \neq 0$ and $Z^* \neq 0$, then equations 2.12 and 2.13 give :

$$\alpha_1 \frac{N^*}{K_{N1} + N^*} - m_p - g \frac{1}{K_Z + \bar{P}^*} Z^* = 0$$

$$\alpha_2 \frac{N^*}{K_{N2} + N^*} - m_p - g \frac{1}{K_Z + \bar{P}^*} Z^* = 0$$

which implies :

$$\alpha_1 \frac{N^*}{K_{N1} + N^*} - \alpha_2 \frac{N^*}{K_{N2} + N^*} = 0$$

This means that at a fixed point in the presence of zooplankton P_1 and P_2 cannot coexist, except on the bifurcation curve defined by $\lambda_9 = 0$ between the fixed points n°4 ($N^* P_1^* Z^*$) and n°5 ($N^* P_2^* Z^*$). It can be shown that on this bifurcation curve, $\bar{P} = \frac{K_Z \varepsilon}{g\beta - \varepsilon}$ whatever the value of P' , $|P'| \leq \bar{P}$. Elsewhere each fixed point without zooplankton verifies $P' = \pm \bar{P}$ which means $P_1 = 0$ or $P_2 = 0$.

The second way for phytoplankton species to coexist at equilibrium is to oscillate. Is it possible for our dynamical system to reach a limit cycle with N, P_1, P_2 or N, P_1, P_2, Z ? First, the limit cycle without zooplankton (NP_1P_2) may appear either from a fixed point or another limit cycle. The first case which comes immediately to mind is a bifurcation from fixed point NP_1P_2 to the corresponding limit cycle. As this fixed point does not exist, this transition is not possible. The second case is a bifurcation from fixed points $N^*P_i^*$ or $N^*P_i^*Z^*$ to the limit cycle, with $i = 1$ or 2 . It is not possible because no eigenvalues of the Jacobian matrix has been found before for such a bifurcation. And the last case would be a transition of the system towards another limit cycle than that considered. This would require a projection of the system on a Poincaré map with determination of the eigenvalues in this new basis. But the calculation is too complex to be solved analytically. Such a transition is, however, unlikely, since in no part of the parameter explored (beyond that presented here) did we find a limit cycle with co-existence of P_1 and P_2 . The same reasoning can be conducted for the limit cycle with zooplankton (NP_1P_2Z) to attain the same conclusions.

2.4 Influence du mélange sur la diversité phytoplanktonique

L'intérêt du modèle d'écosystème utilisé dans l'article qui précède est sa simplicité mathématique, qui permet dans un premier temps d'étudier analytiquement la compétition entre deux espèces de phytoplancton. L'influence du mélange sur cette compétition entre deux espèces est ensuite examiné, puis étendu à trois espèces dans la partie "Discussion". Ainsi, nous montrons que trois espèces peuvent coexister à l'équilibre, dans un milieu où seulement deux ressources limitantes sont présentes : l'intensité lumineuse et un nutriment. L'objet de ce paragraphe est d'étendre ces résultats à une diversité plus importante, "plus fidèle à la réalité". Pour cela, nous avons réalisé des expériences numériques à l'aide d'un modèle à dix espèces de phytoplancton, celles-ci étant paramétrisées de la même manière que dans le modèle à deux phytoplanctons. L'objectif est d'une part de vérifier qu'il est possible de faire coexister plus de trois espèces à l'équilibre dans une couche mélangée de 200 m, et surtout de mieux quantifier la diversité avec un indice de

diversité de Shannon-Weaver étendu à plusieurs espèces.

La stratégie adoptée est de choisir les paramètres de croissance du phytoplancton de telle sorte que chaque espèce de phytoplancton ait son domaine de prédominance dans la colonne d'eau. En effet, comme nous l'avons montré avec le modèle d'écosystème à deux espèces de phytoplancton, chaque espèce exclut l'autre dans une partie de l'espace des paramètres lorsque l'écosystème est isolé. Ce résultat reste valable lorsqu'on augmente le nombre d'espèces de phytoplancton. En fait, l'espace (I, C_0) en 0D se divise en dix sous-régions disjointes dans lesquelles seule une des dix espèces survit à l'équilibre. Dans cette expérience, notre démarche est la même que dans l'article qui précède : on intègre le modèle d'écosystème contenant dix espèces de phytoplancton dans un modèle de couche mélangée 1D. Le mélange est paramétrisé par un terme de diffusion turbulente (diffusivité indépendante du temps) et on définit également un terme de sédimentation sur les détritits. On teste plusieurs valeurs de coefficient de diffusivité (entre 10^{-5} et $10^{-2} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$) dans la couche mélangée et on impose une valeur de $10^{-5} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ en dessous. Le même profil de lumière idéalisé avec une irradiances de 111 W.m^{-2} en surface est appliqué. Les paramètres de croissance de chacun des phytoplanctons sont donnés dans le tableau 2.5. Ils sont choisis afin que chacune des espèces ait sa profondeur de prédilection pour se développer. Chaque espèce est donc plus compétitive que toutes les autres dans une couche donnée de la colonne d'eau. Les espèces de surface ont des affinités faibles pour la lumière (K_I élevé) et des constantes de demi-saturation faibles (K_N) pour pouvoir réagir très vite à la moindre apparition de nutriments et inversement pour les espèces de subsurface. En ce qui concerne les taux de croissance, Moloney and Field. (1989) ont montré qu'une loi allométrique liait la taille et le taux de croissance des espèces phytoplanctoniques : la taille des espèces est inversement proportionnelle à leur taux de croissance. De plus, les zones oligotrophes sont principalement colonisées par des petites espèces en surface et des grandes espèces en subsurface. Nous avons donc choisi des espèces caractéristiques de la subsurface ayant des taux de croissance maximum μ_i plus faibles que ceux des phytoplanctons adaptés à la surface (tableau 2.5). Les valeurs minimales et maximales des paramètres K_I , K_N et μ ont été choisies à partir des estimations de Taguchi (1976) et MacIntyre et al. (2002) pour K_I , de Eppley et al. (1969) et Harrison et al. (1996) pour K_N , et de Harding et al. (1981) pour μ .

	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6	P_7	P_8	P_9	P_{10}
K_I	154	85	66	40	25	8	4	2	0.7	0.4
K_N	0.02	0.04	0.06	0.15	0.3	0.8	1.3	2.2	2.8	2.8
μ	2	2	2	2	1.8	1.2	1	0.9	0.6	0.45

TABLE 2.5 – Paramètres de croissance des 10 espèces de phytoplancton

Dans tout ce qui suit, nous ne nous intéresserons qu'à la répartition des espèces dans la couche mélangée dont la profondeur est fixée à 200 m. Les paramètres biologiques ainsi fixés (tableau 2.5) et avec un coefficient de diffusivité de $5.10^{-4} \text{ m}^2.s^{-1}$, on obtient une coexistence de six phytoplanctons à l'équilibre dans la couche mélangée sur les dix qui peuvent potentiellement émerger. Les profils à l'équilibre des six espèces survivantes sont présentés sur la figure 2.13. Cette valeur de diffusivité a été choisie ici car elle correspond au maximum de diversité obtenu, comme nous le verrons par la suite. Les pics de chacune des espèces sont décalés sur la verticale avec une nette dominance de P_3 vers 40 m de profondeur. La distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique totale, du zooplancton et des détritus est représentée sur la figure 2.14a. Celle de la biomasse totale et des nutriments est représentée sur la figure 2.14b. La concentration du zooplancton, qui se nourrit de toutes les espèces de phytoplancton avec la même préférence, est corrélée à la distribution de la biomasse phytoplanctonique totale. Les détritus qui sont produits par le phytoplancton et le zooplancton suivent également la distribution de la biomasse phytoplanctonique mais sont légèrement décalés vers le bas du fait de la sédimentation. Le maximum de biomasse totale (figure 2.14b) est donc légèrement décalé vers le bas, à environ 60 m de profondeur, par rapport au phytoplancton dominant (P_3). Le profil de nutriments (figure 2.14b) montre que les espèces de subsurface ont accès à de grandes quantités de nutriments alors que celles de surface sont très carencées en nutriments.

Pour mieux caractériser l'effet de la diffusion sur la diversité phytoplanctonique, nous représentons sur la figure 2.15a les taux de croissance de chacun des phytoplanctons en fonction de la profondeur (terme de la forme $\mu(1 - \exp(-I/K_I))\frac{N}{K_N+N}$) en prenant le profil de nutriments $N(z)$ obtenu à l'équilibre de la simulation avec un coefficient de diffusivité K_v de $5.10^{-4} \text{ m}^2.s^{-1}$. On voit que chaque espèce a un taux de croissance supérieur à tous

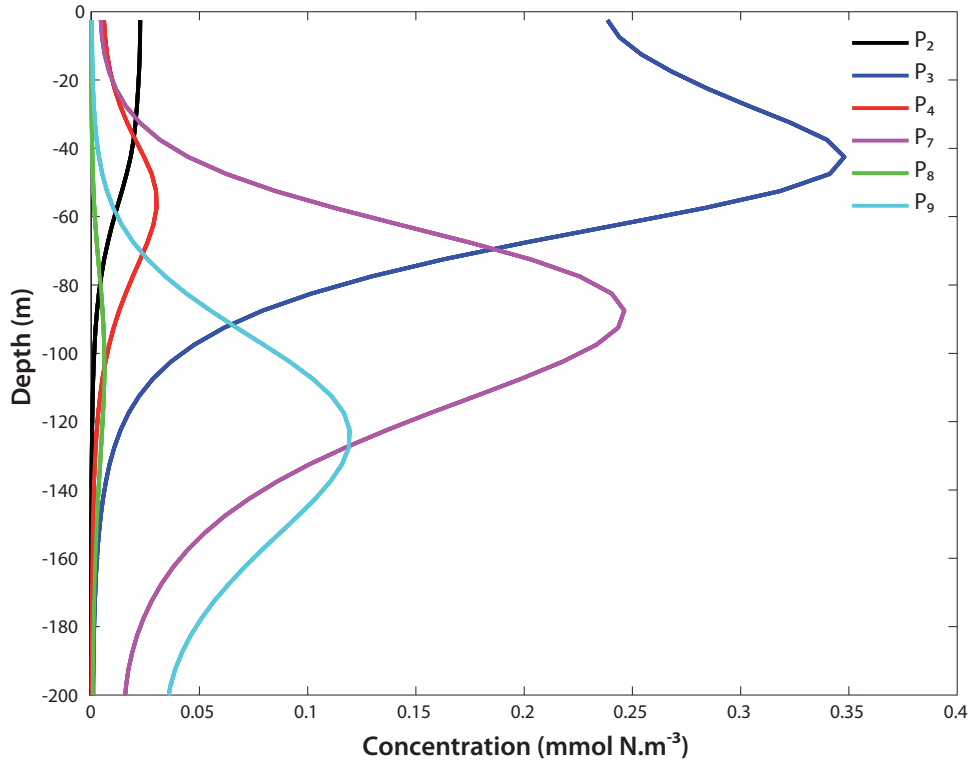


FIGURE 2.13 – Profils des six espèces émergentes en fonction de la profondeur dans la couche mélangée de 200 m caractérisée par un coefficient de diffusivité K_v de $5.10^{-4} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$

les autres dans une sous-couche de la couche mélangée et est donc potentiellement dominant dans cette sous-couche. Pour compléter cette vision de la dominance d'une espèce à chaque profondeur, on effectue une simulation sans diffusion et sans sédimentation avec le même profil de matière azotée totale que dans la simulation avec diffusion. La figure 2.15b montre les concentrations des différents phytoplanctons à l'équilibre. On a bien un seul phytoplancton émergeant à chaque profondeur. La colonne d'eau est divisée en deux parties : une où le système atteint un point fixe et l'autre où le système atteint un cycle limite (partie grisée). Au niveau des points fixes, la concentration du phytoplancton qui exclut tous les autres à chaque profondeur est donnée par $P_i^* = \frac{\varepsilon K_Z}{g\beta - \varepsilon} = 0.35$ (équation 2.18). Au niveau des cycles limites, on a représenté la concentration moyenne du phytoplancton survivant. Ces deux figures confirment que sans mélange vertical, chaque phytoplancton possède sa niche écologique où il est dominant au sein de la colonne d'eau. Le mélange met en compétition les différentes espèces qui ont chacune leur profondeur

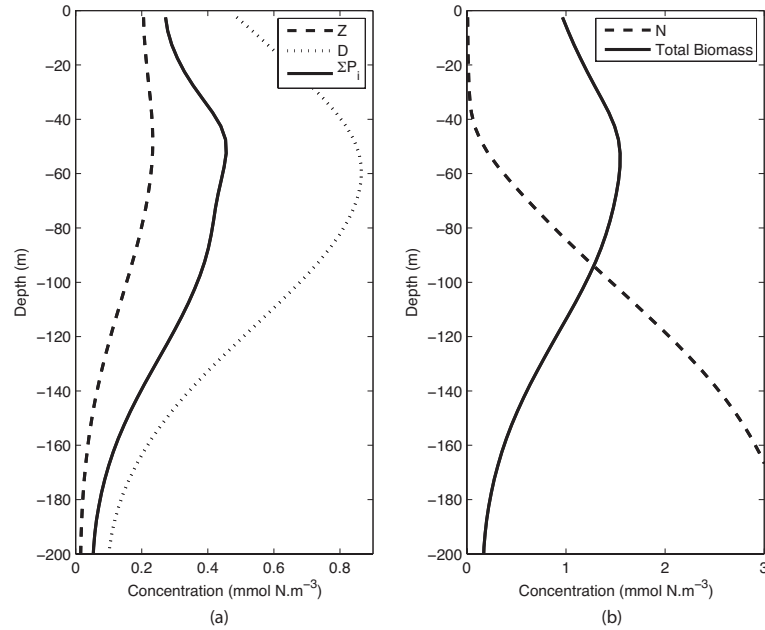


FIGURE 2.14 – (a) Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique totale (trait plein), du zooplancton (tirets), et des détritux (trait pointillé) à l'issue de la simulation avec diffusion et sédimentation. (b) Distribution verticale de la biomasse totale $P_1 + P_2 + Z + D$ (traits pleins) et des nutriments (traits pointillés)

de prédilection. Pour une valeur de diffusivité de $5 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$, il en résulte la coexistence de six espèces parmi les dix de départ. A chaque profondeur, il y a une population source. Le mélange permet à cette population source de répandre sur la verticale. Plusieurs espèces se chevauchent à une profondeur donnée. Mais seule une de ces espèces se développe à cette profondeur, les autres sont alimentées par une source à une autre profondeur. On n'a donc pas coexistence au sens strict dans le sens où seule une espèce a un taux de croissance net positif à une profondeur donnée.

Cette expérience confirme et étend les résultats obtenus dans la publication qui précède : la diffusion rend la coexistence entre six espèces de phytoplancton possible à l'équilibre. Chacune des six espèces a sa couche de prédilection dans la couche mélangée. Leur maximum de concentration est situé au niveau de leur couche de prédilection définie sur la figure 2.15b. Ces six espèces sont en compétition sur seulement deux ressources limitantes. La diffusion est un mécanisme physique qui favorise la diversité et la coexistence de nombreuses espèces.

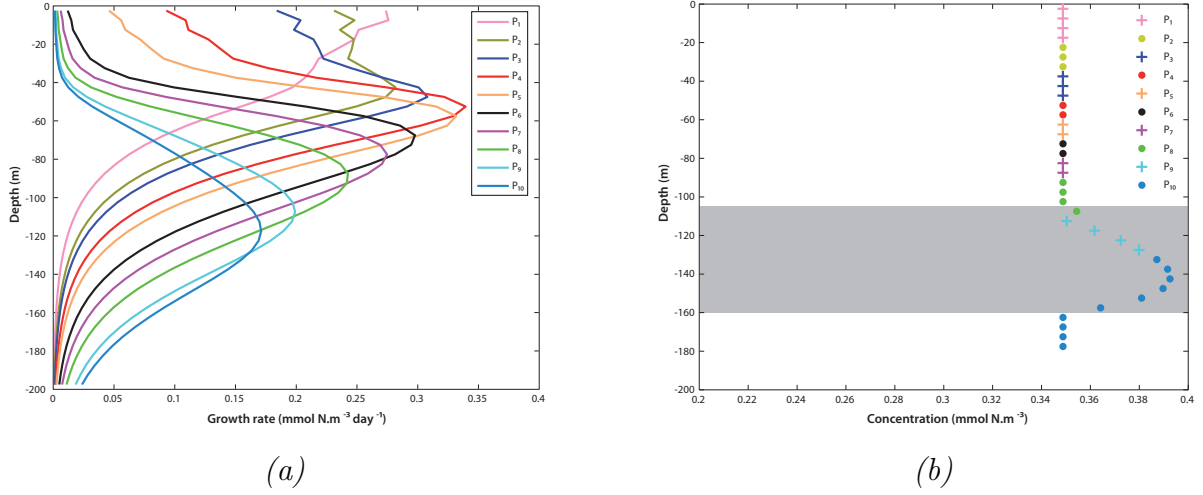


FIGURE 2.15 – (a) Taux de croissance $(\mu(1 - \exp(-I/K_I))N/(K_N + N))$ des différentes espèces de phytoplancton en fonction de la profondeur. Le profil de lumière par défaut est utilisé. Le profil de nutriments N est celui correspondant à l'équilibre de la simulation avec diffusion et sédimentation. (b) Profil à l'équilibre des dix phytoplanctons obtenu à la fin de la simulation sans diffusion et sans sédimentation. Le profil de lumière par défaut est utilisé. Cette simulation est initialisée avec le même profil de matière azotée totale (C_0) que celui utilisé à l'équilibre de la simulation avec diffusion et sédimentation.

Pour quantifier le niveau de diversité dans la couche mélangée, nous calculons l'indice de diversité H' dans la couche mélangée à chaque profondeur (étendu à un nombre N d'espèces par rapport à sa définition dans l'article) :

$$H' = - \sum_{i=1}^N \frac{P_i}{P_{tot}} \ln \frac{P_i}{P_{tot}} \quad (2.20)$$

Avec $P_{tot} = \sum_{i=1}^N P_i$ et N est le nombre d'espèces émergentes.

Cet indice est calculé à partir de la concentration des espèces. Il est maximum à une profondeur z si toutes les espèces coexistent avec une concentration égale. Son maximum est égal à :

$$H'_{max} = \ln(S) \quad (2.21)$$

Avec S la richesse spécifique c'est-à-dire le nombre d'espèces qui coexistent à une profondeur donnée. Dans l'océan, il existe toujours une concentration résiduelle de quelques cellules de phytoplancton par litre. Ici, on considère qu'une espèce survit si sa concentration est détectable par les appareils de mesure. La limite de détection par chroma-

tographie en phase liquide (HPLC) est d'environ 1 ng de pigments par litre d'eau de mer, ce qui correspond à environ $3.10^{-4} \text{ mmol } N.m^{-3}$ (avec un rapport carbone/pigment de 25 g C/g pigment et un rapport de Redfield de 106/16). Les petites diatomées par exemple, contiennent 1 à $2.10^{-12} \text{ mol } N$ par cellule ce qui signifie que la limite de détection équivaut à environ $10^5 \text{ cellules}.m^{-3}$ ou $100 \text{ cellules}.L^{-1}$. Nous choisissons le critère suivant pour comptabiliser une espèce : il faut que sa concentration soit supérieure à $10^{-4} \text{ mmol } N.m^{-3}$.

Dans cette expérience avec dix espèces, l'indice de diversité a un degré de liberté supplémentaire. En effet, il peut être grand pour deux raisons : lorsque les concentrations des différentes espèces sont proches ou qu'il y a beaucoup d'espèces. Il reflète à la fois la diversité et le degré de coexistence des différentes espèces de phytoplancton (à la différence de celui calculé dans l'article de JMS qui ne reflétait que le degré de coexistence). Dans notre cas, son maximum (H'_{max}) est atteint si la biomasse phytoplanctonique est identiquement répartie entre les différentes espèces de phytoplancton survivantes et si les dix espèces survivent à la fin de la simulation ($H'_{max} \sim 2.3$). Pour quantifier le degré de coexistence et s'affranchir du nombre d'espèces, on définit l' 'Evenness' :

$$E = H' / \ln(S) \quad (2.22)$$

La figure 2.16 montre le profil de l'indice de diversité H' en fonction de la profondeur (même simulation que sur la figure 2.13). On voit ainsi que son maximum est situé vers 70 m de profondeur et est légèrement décalé par rapport au maximum de biomasse phytoplanctonique. En effet, le maximum de biomasse est capturé principalement par deux espèces dominantes, les autres ayant des concentrations très faibles, alors que le maximum de l'indice de diversité est dû à une meilleure répartition de la biomasse phytoplanctonique entre les différentes espèces.

La valeur du coefficient de diffusivité dans la couche mélangée a une grande influence sur la diversité. Pour illustrer cela, on représente l'indice de diversité moyenné dans la couche mélangée en fonction de la valeur du coefficient de diffusivité (figure 2.17a). Le maximum est obtenu pour un niveau intermédiaire de mélange c'est-à-dire pour un coefficient de diffusivité de $10^{-3} \text{ m}^2.s^{-1}$. Il est à noter qu'il correspond à six espèces de phytoplancton coexistantes. Pour les autres valeurs de mélange, on a toujours moins d'espèces qui coexistent à l'équilibre. Pour les valeurs faibles de K_v , c'est l'espèce la

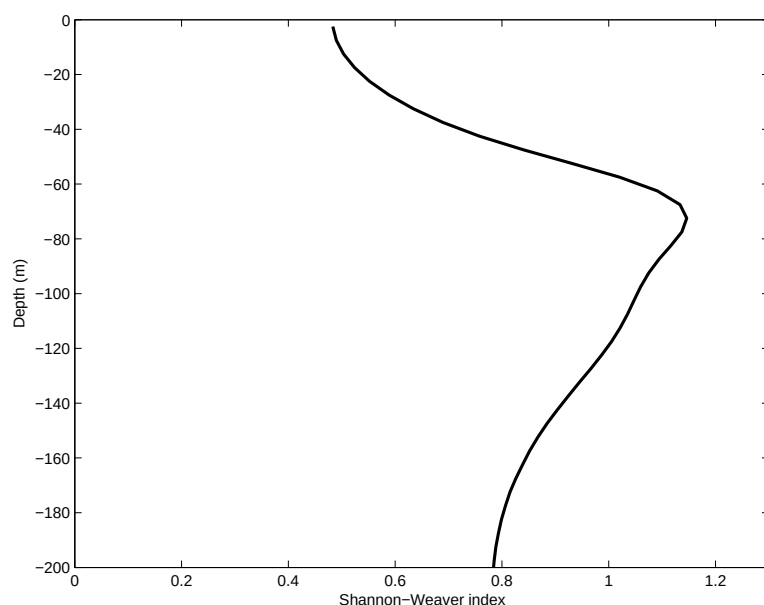


FIGURE 2.16 – (a) Indice de diversité de Shannon-Weaver en fonction de la profondeur à l'équilibre de la simulation avec diffusion et sédimentation ($K_v = 5.10^{-4} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$).

plus adaptée à la subsurface qui surpasse les autres. Elle consomme une grande partie des nutriments injectés par diffusion dans la couche mélangée et n'en laisse que très peu aux espèces plus superficielles. Par contre, si le mélange est intense (au-delà de $10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$), seule une espèce subsiste. On retrouve le même comportement qu'en 0D avec disparition de tous les phytoplanctons sauf une espèce. L'indice de diversité s'annule brusquement passé cette valeur seuil. Il y a probablement découplage entre le mélange et la biologie. Le mélange est tellement rapide que les phytoplanctons ressentent une valeur moyenne de l'intensité lumineuse et de la concentration en nutriments. Ce changement brutal de comportement correspond à une bifurcation du système couplé 1D : on passe d'un équilibre caractérisé par la coexistence des espèces à un équilibre caractérisé par l'exclusion compétitive par l'espèce dominante de toutes les espèces concurrentes.

On trace également la richesse spécifique, l'Evenness et la biomasse moyenne dans la couche mélangée. On voit que les maxima d'évenness, d'indice de diversité H' et de biomasse sont superposés à une valeur de diffusivité de $K_v = 10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. La corrélation entre H' et E montre que les variations de H' sont plutôt dictées par le degré de coexistence que par le nombre d'espèces. Le maximum de richesse spécifique est quand à lui situé à $K_v = 5.10^{-4} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. Tout ceci confirme et étend les résultats obtenus dans la discussion

de la publication dans JMS. Le maximum de diversité est obtenu pour pour une diffusivité de $10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$ (valeur très proche du maximum avec deux espèces de la publication dans JMS).

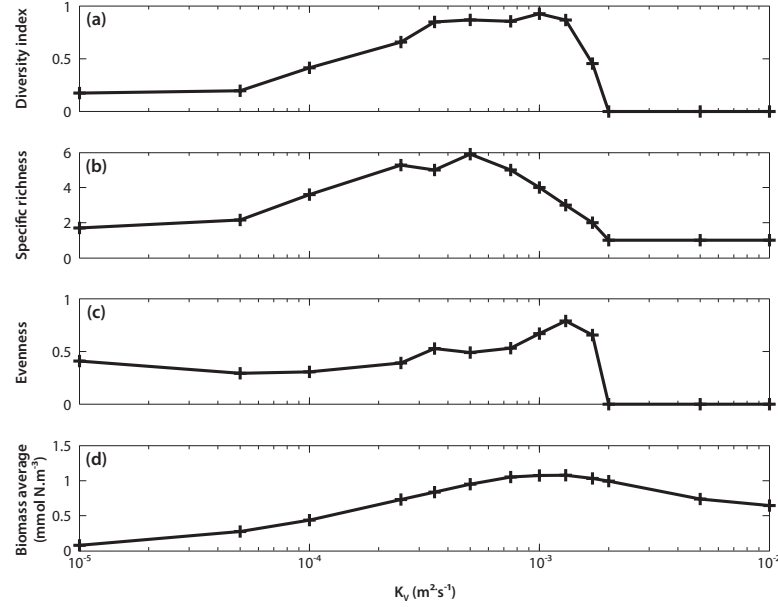


FIGURE 2.17 – (a) Indice de diversité de Shannon-Weaver H' moyenné dans la couche mélangée en fonction du coefficient de diffusivité imposé dans la couche mélangée. (b) Richesse spécifique S moyennée dans la couche mélangée. (c) Evenness E moyennée dans la couche mélangée. (d) Biomasse totale $P_1 + P_2 + Z + D$ moyennée dans la couche mélangée (mmol N.m⁻³)

Avec la paramétrisation de la consommation des nutriments par le phytoplancton que nous avons choisie, les domaines de dominance des espèces phytoplanctoniques spécialistes de la subsurface sont très étendus sur la verticale (figure 2.15 a et b) ce qui laisse peu de place aux espèces de surface pour survivre. Il est donc difficile d'obtenir un nombre supérieur à six d'espèces coexistantes à l'équilibre. Pour avoir une plus grande diversité, il faudrait peut-être une paramétrisation plus fine de la croissance du phytoplancton.

Cette investigation 1D du rôle du mélange sur la coexistence de dix espèces de phytoplancton à l'équilibre montre la grande sensibilité du système à l'intensité du mélange dans la couche mélangée. Cette sensibilité se traduit à la fois au niveau du nombre d'espèces et du degré de coexistence entre les différentes espèces. Le maximum de diversité est obtenu pour une valeur de mélange de $10^{-3} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$. Ces expériences confirment que le mélange

dans la couche mélangée peut favoriser la diversité phytoplanctonique dans l'océan. Ceci complète la vision habituellement évoquée que ce sont les conditions non-équilibrées du cycle saisonnier qui assurent la diversité dans la couche mélangée.

2.5 Validation du modèle d'écosystème dans un contexte réaliste

Nous connaissons maintenant la dynamique intrinsèque de notre modèle d'écosystème dans l'espace des paramètres et son comportement dans une couche mélangée idéalisée qui n'est pas soumise au cycle saisonnier. La simplicité de notre modèle d'écosystème nous a permis d'en faire une étude analytique approfondie. On peut naturellement se demander si cette simplicité n'altère pas la capacité du modèle à reproduire la réalité observée dans l'océan. En effet, le modèle est-il capable de reproduire la variabilité saisonnière phytoplanctonique mesurée à un endroit donné ?

Pour préciser le comportement de ce modèle très simple dans un contexte réaliste, nous avons choisi de tester le modèle à la station BATS¹ située dans la mer des Sargasses (31°40'N, 64°10'W) où une longue série temporelle de données a été acquise. L'intérêt de ce site réside dans la longueur de la série temporelle et dans la richesse des paramètres mesurés sur toute la colonne d'eau. Les prélèvements sont mensuels. Ils permettent l'acquisition des paramètres hydrologiques classiques (température, salinité, oxygène...), biogéochimiques (chlorophylle, carbone, azote, phosphore, silice...) mais aussi les pigments permettant de quantifier la concentration de phytoplancton par classe de taille. Ces dernières mesures nous intéressent particulièrement car elles nous permettent de distinguer deux classes de phytoplancton et donc de comparer à nos deux espèces de phytoplancton génériques.

La station BATS est située dans les latitudes subtropicales en milieu très oligotrophe. En surface, les organismes autotrophes sont donc fortement limités en nutriments tandis qu'en subsurface ils sont plutôt limités en lumière. La succession phytoplanctonique est la suivante : il y a un bloom en fin d'hiver lorsque la couche mélangée est profonde et un bloom en été, en subsurface. Pendant l'hiver, la couche mélangée s'approfondit en

1. <http://bats.bios.edu/index.html>

entraînant des nutriments en son sein. A la fin de l'hiver, lorsqu'elle commence à se restratifier, le premier bloom se déclenche dès que le phytoplancton reçoit suffisamment de lumière. En été, la lumière est très intense et la couche de surface, très mince, est quasi épuisée en biomasse, il y a donc très peu d'auto-ombrage, le phytoplancton se développe par conséquent en subsurface.

Nous intégrons donc notre modèle d'écosystème dans un modèle 1D (Anderson and Pondaven, 2003). Le mélange vertical y est paramétré grâce à l'équation de l'énergie cinétique turbulente (TKE) (Gaspar et al., 1990). Ainsi, grâce aux forçages à l'interface air-mer (tension de vent en surface, flux de chaleur et de sel) fournis par le modèle global à assimilation de données ECMWF (données toutes les 6 heures), le modèle prédit la dynamique de la couche mélangée c'est-à-dire plus précisément son coefficient de diffusivité turbulente. Lorsque les forçages atmosphériques apportent de l'énergie en surface, la diffusion turbulente augmente à l'intérieur de la couche de surface et celle-ci s'approfondit en entraînant des nutriments du fond vers l'intérieur de la couche mélangée. Lorsque les forçages sont très faibles, la couche mélangée se restratifie et devient très superficielle. Un coefficient de diffusivité faible mais non nul est considéré en dessous de la couche mélangée ($10^{-5} \text{ m}^2.\text{s}^{-1}$). De plus, un cycle de lumière diurne (fourni par ECMWF) est imposé en surface. Le profil de lumière pure décroît exponentiellement avec la profondeur. De plus, l'auto-ombrage est pris en compte avec le modèle optique de Morel (1991) dans une forme simplifiée (Anderson and Pondaven, 2003). On ajoute également une vitesse de sédimentation de 1 m.jour^{-1} sur les détritiques pour que la matière organique ne s'accumule pas en surface. Cela permet de reproduire le maximum de chlorophylle en subsurface comme l'ont démontré Hodges and Rudnick (2004). Cette vitesse de chute contrôle également la disponibilité en nutriments dans la couche mélangée ainsi que le temps de résidence de la matière azotée dans la couche mélangée. On garde bien sûr comme dans tout ce qui précède, exactement le même modèle d'écosystème avec les mêmes paramètres que dans l'article accepté dans 'Journal of Marine Systems' (équations 2.6 à 2.10 et tableau 2.2).

On effectue tout d'abord un spin-up d'une année de forçage que l'on applique plusieurs fois en boucle afin que le cycle saisonnier du modèle d'écosystème se stabilise. La simulation finale dure 6 ans, de 1990 à 1995. La figure 2.18 est la série temporelle de la

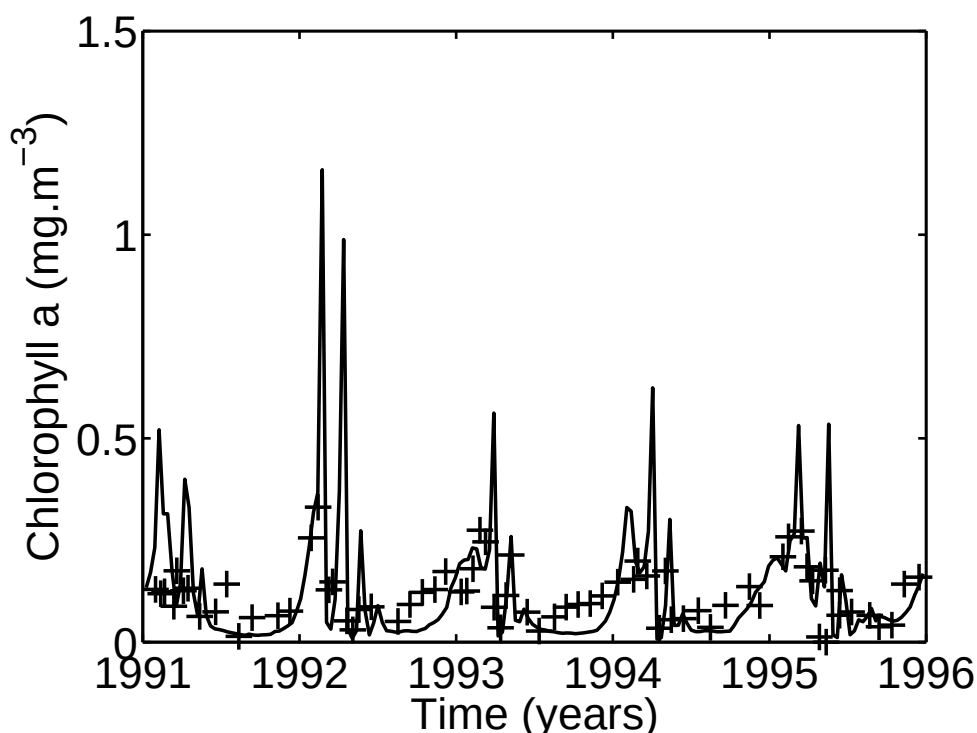


FIGURE 2.18 – Evolution temporelle durant 5 ans de la chlorophylle intégrée dans la couche mélangée. Ligne continue : résultats d'une la simulation 1D avec forçages réalistes. Croix : données de chlorophylle a à BATS

concentration intégrée de chlorophylle dans la couche mélangée prédite par le modèle (trait continu) et observée dans les données (croix). On voit qu'en première approximation, il y a une bonne adéquation entre modèle et données. Il y a quasiment absence de chlorophylle dans la couche de surface en été en raison de la restratification estivale et de l'épuisement très rapide de la couche de surface en nutriments. A la fin de l'hiver, il y a un important bloom du fait de la profusion de nutriments dans la couche mélangée. Le modèle prédit des valeurs ponctuelles très fortes en hiver que l'on ne retrouve pas dans les données. Il est probable que ces pics n'apparaissent pas dans les données du fait de la fréquence d'échantillonnage trop faible (une à deux fois par mois). En effet, le taux de croissance des cellules phytoplanctoniques étant très grand, leur multiplication est donc très rapide. Leur population peut doubler en un jour. Et de même, elles peuvent décroître très vite si les ressources viennent à s'amenuiser. Avec une à deux mesures par mois, il paraît logique qu'on puisse 'manquer' le pic. Celui-ci est également très temporaire dans le modèle. Mise à part cette différence entre modèle et données, les résultats sont très

proches en ce qui concerne la chlorophylle en surface. On a des résultats très similaires à ceux de Anderson and Pondaven (2003) qui ont un modèle d'écosystème beaucoup plus complexe que le nôtre.

A présent, nous allons dans un premier temps caractériser nos deux espèces modélisées de phytoplancton par rapport aux classes d'espèces observées dans l'océan puis, dans un deuxième temps nous étudierons le comportement de notre modèle d'écosystème en terme de compétition phytoplanctonique par rapport à la réalité. Comme nous l'avons indiqué dans la description du modèle d'écosystème, P_1 représente plutôt un petit phytoplancton caractéristique des couches de surface, fortement carencées en nutriments. P_2 est plutôt une grosse espèce de phytoplancton adaptée aux conditions de subsurface où il y a beaucoup de nutriments mais très peu de lumière. P_2 sera également très compétitif durant les phases de bloom où des conditions optimales de lumière et nutriments sont réunies.

Ces deux espèces représentent deux classes de phytoplancton génériques que l'on peut différencier par leur taille. En effet, la taille des espèces est un paramètre clé. Si l'on considère l'ensemble des espèces connues, il a été constaté qu'il existe des lois dites allométriques qui relient la taille des espèces phytoplanctoniques à leurs caractéristiques intrinsèques (taux de croissance, d'excretion, de respiration etc...). Par exemple, si l'on considère l'ensemble du spectre des phytoplanctons, leur taille est corrélée à leur taux de croissance maximum (Moloney and Field., 1989; Tang, 1995). Plus l'espèce est petite, plus elle peut grossir vite dans des conditions non limitées en ressources. Par contre, si l'on se focalise sur une espèce donnée, il est plus difficile de trouver une dépendance du taux de croissance à la taille (Banse, 1982). Dans notre modèle, on choisit deux espèces génériques. On a choisi une valeur médiane de 2 microns dans le spectre des tailles pour différencier nos deux phytoplanctons (Chisholm, 1992). Le premier (P_1), petit, est caractéristique de la surface (jusqu'à environ 50m) et le second (P_2), grand est caractéristique du maximum de subsurface. P_1 représente par exemple des espèces comme *synechococcus* ou *prochlorococcus* ou *chlorophycées* qui ont des taux de croissance maximum assez élevés en moyenne (André et al., 1999; Veldhuis et al., 2005; Tang, 1995) et P_2 représente plutôt des dinoflagellées ou des diatomées.

Pour avoir une idée de la fiabilité de notre modèle en terme de distribution de nos deux

espèces sur la colonne d'eau, nous utilisons des données de pigments photosynthétiques qui proviennent d'échantillons prélevés à la station BATS et analysés par des techniques² de chromatographie en phase liquide (HPLC). Les pigments suivants sont mesurés :

- Chlorophylle a (chl_a)
- Chlorophylle b (chl_b)
- Peridinine
- 19'butanoyloxyfucoxanthine (19'BF)
- 19'hexanoyloxyfucoxanthine (19'HF)
- Fucoxanthine
- Zeaxanthine
- Alloxanthine

On peut diviser l'ensemble des phytoplanctons en trois classes de taille (Vidussi et al., 2001) :

- Picophytoplancton ($< 2\mu m$) caractérisé par la présence de deux pigments : la zeaxanthine et la chlorophylle b
- Nanophytoplancton ($2-20\mu m$) caractérisé par la présence d'alloxanthine, 19'BF, 19'HF
- Microphytoplancton ($> 20\mu m$) caractérisé par la présence de fucoxanthine et de peridinine

Bricaud et al. (2004) ont quantifié de manière empirique le pourcentage de chlorophylle attribué à ces trois classes de phytoplancton :

$$\% \text{ picophyto} = 100(0.86[\text{zeaxanthin}] + 1.01[\text{chl}_b])/DP \quad (2.23)$$

$$\% \text{ nanophyto} = 100(1.27[19'HF] + 0.35[19'BF] + 0.6[\text{alloxanthin}])/DP \quad (2.24)$$

$$\% \text{ microphyto} = 100(1.41[\text{fucoxanthin}] + 1.41[\text{peridinin}])/DP \quad (2.25)$$

Où $DP = 0.86[\text{zeaxanthin}] + 1.01[\text{chl}_b] + 1.27[19'HF] + 0.35[19'BF] + 0.6[\text{alloxanthin}] + 1.41[\text{fucoxanthin}] + 1.41[\text{peridinin}]$

Pour obtenir deux classes de phytoplancton, nous avons regroupé les deux dernières classes. La concentration de P_1 est donc à comparer à la classe 'picophytoplancton' et celle de P_2 est à comparer à la classe 'nano+microphytoplancton'. La figure 2.19 présente

2. <http://bats.bios.edu/methods/chapter13.pdf>

la concentration des deux phytoplanctons dans le modèle (traits continus) et les données (pointillés) avec en haut, la succession phytoplanctonique durant une année et demi et en bas, trois profils (deux en été et un en hiver). La série temporelle de données de pigments photosynthétiques n'est disponible que sur les années 1994 à 1996 et est donc moins longue que celle de la chlorophylle *a* (montrée sur la figure 2.18).

En hiver, la couche mélangée est profonde et le mélange est intense. On voit sur le profil hivernal qu'il y a une homogénéisation des concentrations de phytoplancton sur la verticale à la fois sur les données et le modèle. Au début de la restratification, un bloom démarre (figure 2.19, en haut). Dans le modèle, P_1 est plus compétitif au départ du bloom et P_2 prend le dessus ensuite. Dans les données, il y a également un décalage de phase entre les pics des deux classes, mais la classe *nano + micro* est dominante tout le temps du bloom.

En été, l'océan est très stratifié et les nutriments sont pratiquement épuisés dans la couche mélangée, le petit phytoplancton est donc plus adapté mais se développe faiblement (figure 2.19, haut). Durant cette période (estivale), modèle et données prédisent des résultats avec les mêmes ordres de grandeur dans la couche mélangée. En subsurface, en été, les profils montrent une moins bonne adéquation entre modèle et données (profil estival, figure 2.19, en bas). Premièrement, le maximum de subsurface se forme plus profondément dans les données que dans le modèle (décalage d'environ 50 *m*). Cela signifie que la profondeur de la nitracline est trop superficielle dans le modèle. Anderson and Pondaven (2003) ont également relevé la même imperfection dans leur modèle. Il y a deux explications à cette nitracline trop superficielle : la première est que notre hypothèse d'un rapport carbone sur chlorophylle constant n'est pas tout à fait exacte, le phytoplancton s'adapte à des luminosités très faibles en changeant ce rapport dans ses cellules ; la seconde vient de la paramétrisation du mélange elle-même. En effet, le mélange dans la couche de surface est calculé à partir des forçages atmosphériques. En été, quand la couche mélangée est inexistante, on définit quand même une valeur très faible de mélange afin que l'océan ne soit pas trop stratifié et qu'il y ait une remontée très réduite de nutriments dans la couche euphotique, mais permettant le développement phytoplanctonique en subsurface. En hiver, cette valeur de base a pour effet de faire remonter la nitracline. Il y a donc un compromis à trouver qui n'est jamais pleinement

satisfaisant. Deuxièmement, on observe dans les données un pic de picophytoplancton en subsurface quasi-superposé à celui de la grande classe de taille. Dans les prédictions du modèle, P_1 se développe en surface et présente un léger pic juste sous la couche mélangée et disparaît brutalement plus profondément. P_1 n'est pas adapté à la subsurface (avec très peu de lumière). En fait, Hess et al. (2001) a découvert deux populations de picophytoplancton à BATS, l'une, comme P_1 , caractéristique de la surface et l'autre, s'étant adaptée progressivement à la subsurface (photoadaptation). Cela expliquerait cette différence entre modèle et données en subsurface.

Nous pouvons donc conclure que notre modèle sous-estime quelque peu la profondeur de la nitracline et ne prédit pas de pic de picophytoplancton en subsurface. Cependant, bien qu'extrêmement simplifié, il reproduit correctement les grandes évolutions temporelles et la distribution verticale de deux classes de phytoplancton. Les deux espèces de phytoplancton modélisées réagissent convenablement dans un contexte réaliste et ont donc une légitimité à représenter deux phytoplanctons génériques différenciés par leur classe de taille dans un contexte dynamique idéalisé.

2.6 Conclusion

Dans cette étude, on a considéré un modèle d'écosystème de type NPZD contenant deux espèces de phytoplancton. Isolé de la dynamique océanique, ce modèle d'écosystème est un système fermé dont on peut étudier la dynamique intrinsèque grâce à la théorie des systèmes dynamiques. Ceci nous a permis de déterminer la structure de l'écosystème, le type d'équilibre (point fixe ou cycle limite) en chaque point de l'espace des paramètres et de connaître la répartition de la matière azotée dans chaque compartiment du système au niveau des points fixes. Le comportement de l'écosystème s'avère être extrêmement sensible à l'intensité lumineuse et à la quantité de matière azotée dans le système. L'écosystème subit notamment des oscillations auto-entretenues très amples pour des concentrations élevées de matière azotée alors que pour de faibles valeurs, il s'équilibre sur un point fixe où les concentrations des différents compartiments biologiques sont conservées au cours du temps. Par ailleurs, l'étude analytique démontre la complète ségrégation des deux espèces de phytoplancton dans l'ensemble de l'espace des paramètres. Les deux espèces de phytoplancton ne peuvent jamais coexister et le passage

de l'une à l'autre est très brutal (bifurcation). Il n'y a pas de zone 'tampon' où les deux espèces coexistent avec un changement de dominance progressif. Cette caractéristique du modèle d'écosystème, défavorable à la coexistence des espèces phytoplanctoniques permet de révéler explicitement l'effet de la dynamique océanique sur la coexistence.

Ce modèle de complexité intermédiaire a l'avantage d'être suffisamment simple pour être étudié analytiquement tout en ayant un comportement plus qu'honorable dans le contexte réaliste d'une couche mélangée soumise au cycle saisonnier. En effet, il donne des résultats aussi satisfaisants que le modèle de Anderson and Pondaven (2003) en terme de distribution verticale de la chlorophylle au cours du cycle saisonnier. Pourtant, le modèle de Anderson and Pondaven (2003) prend en compte plus de processus (différencie ammonium et nitrate, modélise les bactéries, préférences variables du zooplancton etc.) que notre modèle d'écosystème. De plus, la comparaison de la succession phytoplanctonique prédite par notre modèle avec celle déduite des concentrations de pigments au cours du cycle saisonnier donne également de bons résultats. Le principal défaut de ce modèle est qu'il considère un rapport carbone/chlorophylle constant alors que certaines espèces phytoplanctoniques sont capables de s'adapter aux faibles intensités lumineuses en augmentant la concentration de pigments notamment de chlorophylle dans leur cellule pour améliorer leur efficacité pour capter l'énergie lumineuse (photoadaptation). Ceci induit un décalage sur la verticale de la population phytoplanctonique de subsurface.

La deuxième partie de l'étude porte sur l'étude de l'impact du mélange et de son intensité sur la compétition phytoplanctonique à l'équilibre. Pour s'affranchir des effets du cycle saisonnier et se focaliser sur le mélange, un modèle 1D idéalisé a été considéré avec une valeur de diffusivité indépendante du temps imposée dans une couche mélangée de profondeur constante. Deux conclusions principales ont été déduites de cette étude. Premièrement, la combinaison de la diffusion et de la sédimentation joue un rôle-clé dans la structure d'un écosystème et en particulier, permet la coexistence de plusieurs espèces de phytoplancton sur deux ressources limitantes (lumière et nutriments). Le mélange est un élément de réponse supplémentaire au paradoxe du plancton (Hutchinson, 1961). L'indice de Shannon-Weaver a permis de caractériser la diversité d'une part d'un point de vue du nombre d'espèces en présence et d'autre part, du degré de coexistence. Deuxièmement, l'étude de la sensibilité à l'intensité du mélange montre que le système atteint un équilibre où plusieurs espèces coexistent (faibles diffusivités) jusqu'à une valeur seuil au delà de la-

quelle une espèce exclut toutes les autres (comme en 0D). Ce seuil proche de $10^{-3} m^2.s^{-1}$ se traduit par une modification soudaine de la structure de l'écosystème. Le système bifurque d'un équilibre à plusieurs espèces coexistantes à un équilibre avec une seule espèce.

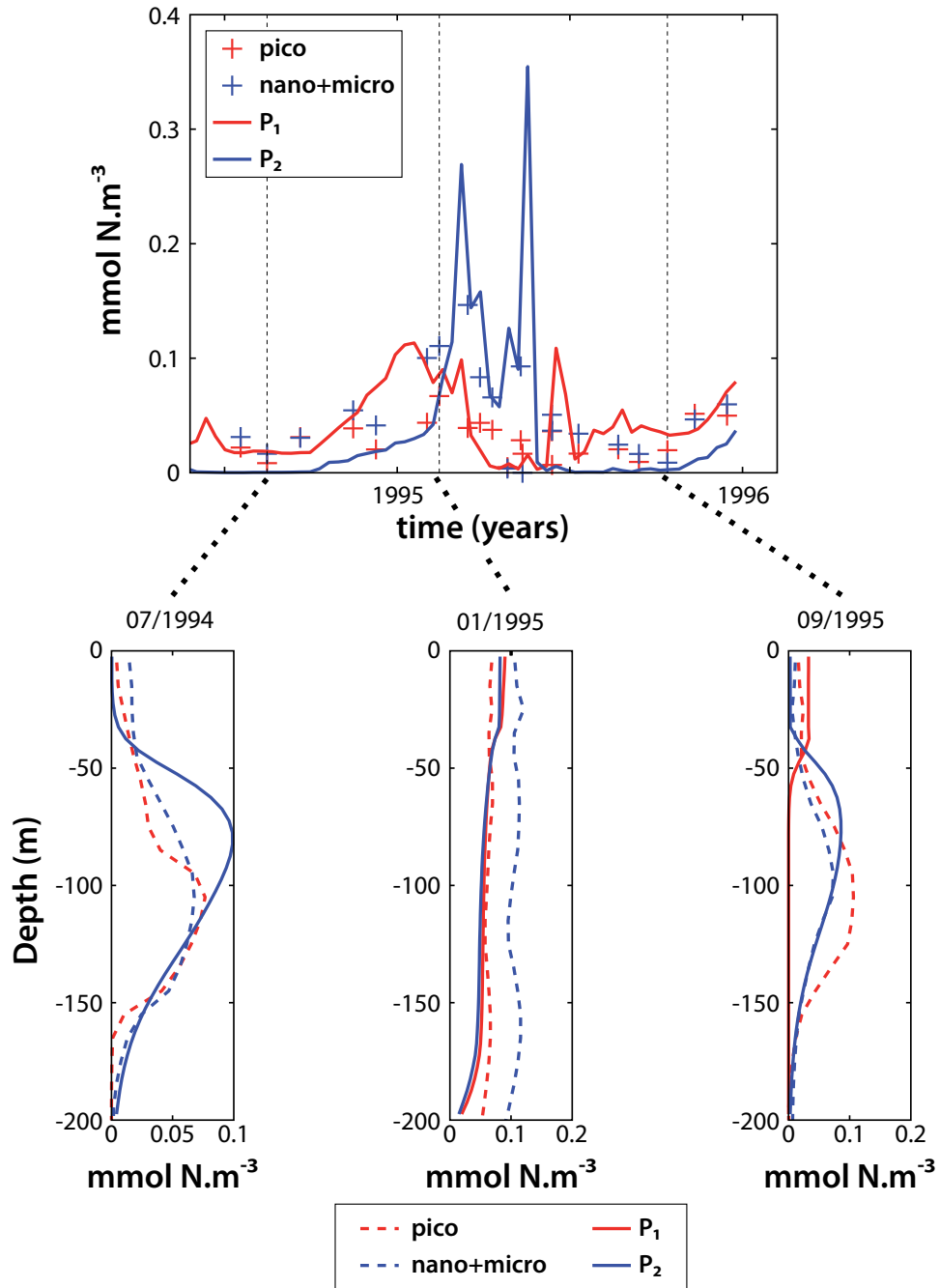


FIGURE 2.19 – Comparaison entre données et modèle en terme de compétition phyto-planctonique. En haut : évolution temporelle des deux classes de phytoplancton intégrées dans la couche mélangée. Lignes continues : modèle ; Croix : données BATS. En bas : profils de la répartition des deux classes de phytoplancton sur la verticale à trois dates données indiquées par des traits noirs sur la série temporelle du haut. Lignes continues : modèle ; Pointillés : données BATS. Les couleurs rouge et bleu correspondent respectivement à la petite (pico-) et à la grande (nano- et micro-) classe de phytoplancton