



Modélisation de l'écosystème pélagique en mer Ligure. Application à la campagne DYNAPROC 2 (Sep-Oct 2004).

Virginie Raybaud

► To cite this version:

Virginie Raybaud. Modélisation de l'écosystème pélagique en mer Ligure. Application à la campagne DYNAPROC 2 (Sep-Oct 2004).. Océan, Atmosphère. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2008. Français. NNT : . tel-00410147

HAL Id: tel-00410147

<https://theses.hal.science/tel-00410147>

Submitted on 18 Aug 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Présentée par

Virginie RAYBAUD

MODELISATION DE L'ECOSYSTEME PELAGIQUE EN MER LIGURE

Application à la campagne DYNAPROC 2 (Septembre-Octobre 2004)

Soutenue le 8 décembre 2008 devant le jury composé de :

Paul NIVAL	Directeur
Philippe FRAUNIE	Rapporteur
Jean-Henri HECQ	Rapporteur
Jean-Marc GUARINI	Examineur
Philippe PONDAVEN	Examineur
Louis PRIEUR	Examineur

Cette thèse a été préparée au
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV)
UMR 7093

Sous la direction de Valérie ANDERSEN puis de Paul NIVAL

Remerciements

*Je voudrais adresser ma première pensée à la mémoire de **Valérie Andersen**, qui a été ma directrice de thèse pendant un an et demi. Je regrette qu'elle n'ait pas pu voir l'aboutissement du travail qu'elle m'avait confié mais j'espère que cette thèse pourra contribuer à perpétuer sa vision de l'océanographie.*

*En deuxième lieu, j'adresse mes sincères remerciements à **Paul Nival** pour m'avoir proposé de reprendre la direction de ma thèse. Merci pour ses nombreux conseils, son foisonnement d'idées et sa grande disponibilité. Il a toujours su trouver le bon équilibre pour guider ma réflexion tout en me laissant une grande liberté dans les orientations de cette thèse.*

*Je tiens aussi à adresser mes vifs remerciements à **Louis Prieur** pour son aide précieuse, ses conseils avisés et ses explications. Avec lui, tous les phénomènes compliqués apparaissent simples (enfin presque !). Merci pour nos longues discussions et l'intérêt que vous avez toujours porté à mon travail.*

*J'adresse mes remerciements à l'ensemble des membres du jury pour avoir accepté de juger ce travail : **Philippe Fraunié, Jean-Henri Hecq, Jean-Marc Guarini, Philippe Pondaven et Louis Prieur.***

*Je remercie aussi le directeur du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, **Louis Legendre**, pour m'avoir accueillie dans son laboratoire. Merci à l'ensemble des chercheurs et notamment **John Dolan et Antoine Sciandra** pour leur aide précieuse.*

*Je remercie l'ensemble des personnes qui m'ont fourni des données : **David Antoine, Guy Caniaux, Bernard Gentili, Rodolphe Lemée, Jean-Claude Marty, Juan-Carlos Miquel, Laure Mousseau, Patrick Raimbault et Louis Prieur.** Je remercie également l'ensemble des personnes qui étaient à bord du Thalassa lors de la campagne ainsi que les étudiants de l'ombre qui ont effectué les comptages.*

*Je remercie **Madeleine Goutx et Louis Prieur**, responsables du projet PECHE, ainsi que l'ensemble de la communauté de ce projet (les « **pêcheurs** ») d'avoir accepté de financer les trois derniers mois de cette thèse.*

*Je remercie aussi tous ceux avec qui j'ai partagé des moments de détente au labo : **Raffa, Lama, Corinne, Isabelle, Anne-Marie, Martine, Eve, Bernard, Rodolphe, Linda, Marc, Aurélie, Amélie, Francis**,... la liste est longue (j'espère n'avoir oublié personne). Je garderai un excellent souvenir des moments partagés avec vous.*

*Merci aussi à mes anciens colocataires de bureau (**Marc et Isabelle**). J'espère que vous serez bien dans les nouveaux espaces qui sont en train d'être refaits !*

***Philippe**, merci de m'avoir accompagnée depuis de nombreuses années, de m'avoir soutenue et de m'avoir encouragée à faire ce que j'aime.*

*Pour finir, merci à toi **maman**, qui m'a donné la voie à suivre mais qui m'a toujours laissée libre de mes choix.*

Table des matières

Introduction	1
Chapitre 1 : La campagne DYNAPROC 2.....	25
1.1 Présentation générale de la campagne	25
1.1.1 Site d'étude et période d'observation	27
1.1.2 Objectifs de la campagne	29
1.1.3 Stratégie d'échantillonnage	29
1.2 Conditions environnementales	31
1.2.1 Conditions météorologiques	31
1.2.2 Hydrologie	33
1.2.3 Contenu thermique de la couche 0-40m et flux net de chaleur cumulé ...	37
1.3 Caractéristiques générales de l'écosystème	39
1.3.1 Sels nutritifs	39
1.3.2 Phytoplancton	43
1.3.3 Protozoaires	45
1.3.4 Mésozooplancton et macrozooplancton	45
1.4 Relation entre la densité, les sels nutritifs et la fluorescence.....	57
Chapitre 2 : Le modèle de base	59
2.1 Le modèle physique	63
2.1.1 Modèle initial de Gaspar et al. (1990)	63
2.1.2 Paramétrisation de l'advection verticale	67
2.2 Le modèle biologique	71
2.2.1 Modèle biologique de base et modifications apportées	71
2.2.2 Les différents compartiments du modèle biologique	73
2.2.3 Mécanismes biologiques considérés	77
2.3 Flux à l'interface océan – atmosphère	87
2.3.1 Eclairement solaire de surface et pénétration de la lumière dans la colonne d'eau	87
2.3.2 Flux net de chaleur	89
2.4 Discrétisation des équations	95
2.5 Conditions initiales et conditions aux limites.....	95

Chapitre 3 : Résultats du modèle de base	99
3.1 Température	101
3.2 Sels nutritifs	107
3.2.1 Nitrates	107
3.2.2 Phosphates	109
3.2.3 Rapport N/ P	109
3.3 Phytoplancton	111
3.3.1 Compartiment P1 : diatomées	111
3.3.2 Compartiment P2 : nanophytoplancton et dinoflagellés	113
3.3.3 Compartiment P3 : Picophytoplancton	117
3.4 Zooplancton	117
3.4.1 Compartiment Z1 : ciliés	117
3.4.2 Compartiment Z2 : copépodes	119
 Chapitre 4 : Deux méthodes de prise en compte des intrusions d'eau dessalée dans le modèle 1D	 121
4.1 Introduction	123
4.2 Relaxation aux données de température	127
4.2.1 Méthode de calcul de la température reconstruite pour la relaxation	127
4.2.2 Formulation du terme de relaxation	129
4.2.3 Application du terme de relaxation aux autres variables du modèle	131
4.3 Méthode IDA (Isopycnal Depth Adjustment)	131
4.3.1 Introduction	131
4.3.2 Principe de la méthode IDA	135
4.4 Résultats des modèles "relaxation" et IDA	139
4.4.1 Variables physiques	139
4.4.2 Sels nutritifs	147
4.4.3 Phytoplancton	149
4.4.4 Zooplancton	155
 Chapitre 5 : Analyse de la performance des différents modèles	 161
5.1 Etat des connaissances sur les méthodes de validation et de quantification des erreurs des modèles	163
5.2 Principe du diagramme de Taylor	171
5.3 Comparaison de la performance des différentes variables avec le modèle de base	173

5.4 Comparaison de la performance des différents modèles par diagramme de Taylor sur la couche 0-200m	177
5.4.1 Variables physiques	177
5.4.2 Sels nutritifs	179
5.4.3 Phytoplancton	181
5.4.4 Zooplancton	181
5.5 Comparaison de la performance des différents modèles par diagramme de Taylor sur la couche 0-100m	183
5.5.1 Variables physiques	185
5.5.2 Sels nutritifs	185
5.5.3 Phytoplancton	187
5.5.4 Zooplancton	187
5.6 Conclusion	187
Chapitre 6 : Etude de quelques propriétés et exploitation du modèle	191
6.1 Etudes des anomalies dans le modèle IDA	193
6.2 Etude de sensibilité	199
6.2.1. Introduction	199
6.2.2. Calcul du critère de sensibilité	201
6.2.3. Sensibilité du modèle à la valeur des paramètres relatifs à l'ajout de la variable PO ₄	203
6.2.4. Sensibilité du modèle à la valeur des paramètres relatifs à l'ajout du compartiment Z1 (ciliés)	205
6.2.5. Sensibilité du modèle aux paramètres relatifs au changement d'expression de la mortalité	209
6.3 Etude des flux de matière dans l'écosystème	213
6.3.1. Flux moyens sur l'ensemble de la campagne	213
6.3.2. Comparaison des flux au début et à la fin de la campagne	215
6.4 Analyse de mécanismes physiques et biologiques dans chacun des modèles	219
6.4.1. Effet de la structure physique des modèles sur les mécanismes biologiques du phytoplancton	219
6.4.2. Effet de la structure physique des modèles sur les mécanismes biologiques du zooplancton	223
6.4.3. Bilan des termes physiques et biologiques dans les deux modèles avec assimilation	227
Conclusions-Perspectives	231
Références bibliographiques	247
Annexes	

Introduction

Introduction

Notion d'échelle temporelle et spatiale

Les structures physiques, chimiques et biologiques de l'océan varient à toutes les échelles de temps et d'espace, de quelques minutes à quelques millions d'années, du millimètre au millier de kilomètres (Haury et al., 1978). Dans le cadre du changement global, de nombreux travaux portent sur les changements à long terme, c'est-à-dire sur quelques dizaines d'années (Licandro et al., 2001 ; Beaugrand et al., 2003 ; Molinéro et al., 2005). D'autres étudient la variabilité annuelle (Bégovic et Copin-Montégut, 2002 ; Cuny et al., 2002 ; Stemmann et al., 2002) et saisonnière (Boucher et al., 1987 ; Tunin-Ley et al., 2007) dans l'océan global ou à l'échelle du bassin (Atlantique, Méditerranée, Pacifique, ...). Depuis une quinzaine d'années, les océanographes ont progressivement pris conscience de l'importance des processus se déroulant aux petites échelles de temps sur l'évolution des systèmes à plus long terme (Marine Zooplankton Colloquium 1, 1989; Platt et al., 1989; Longhurst, 1991).

En effet, il existe un grand nombre de phénomènes impulsionnels dans l'océan qui peuvent influencer de manière significative les flux de matière au sein du réseau trophique et le fonctionnement de l'écosystème. Par exemple, un fort coup de vent peut provoquer un apport de sels nutritifs profonds dans la couche de surface, stimuler les communautés phyto- et zooplanctoniques et provoquer ainsi une augmentation du flux exporté (Haury et al., 1990; Marra et al., 1990; Kiørboe, 1993).

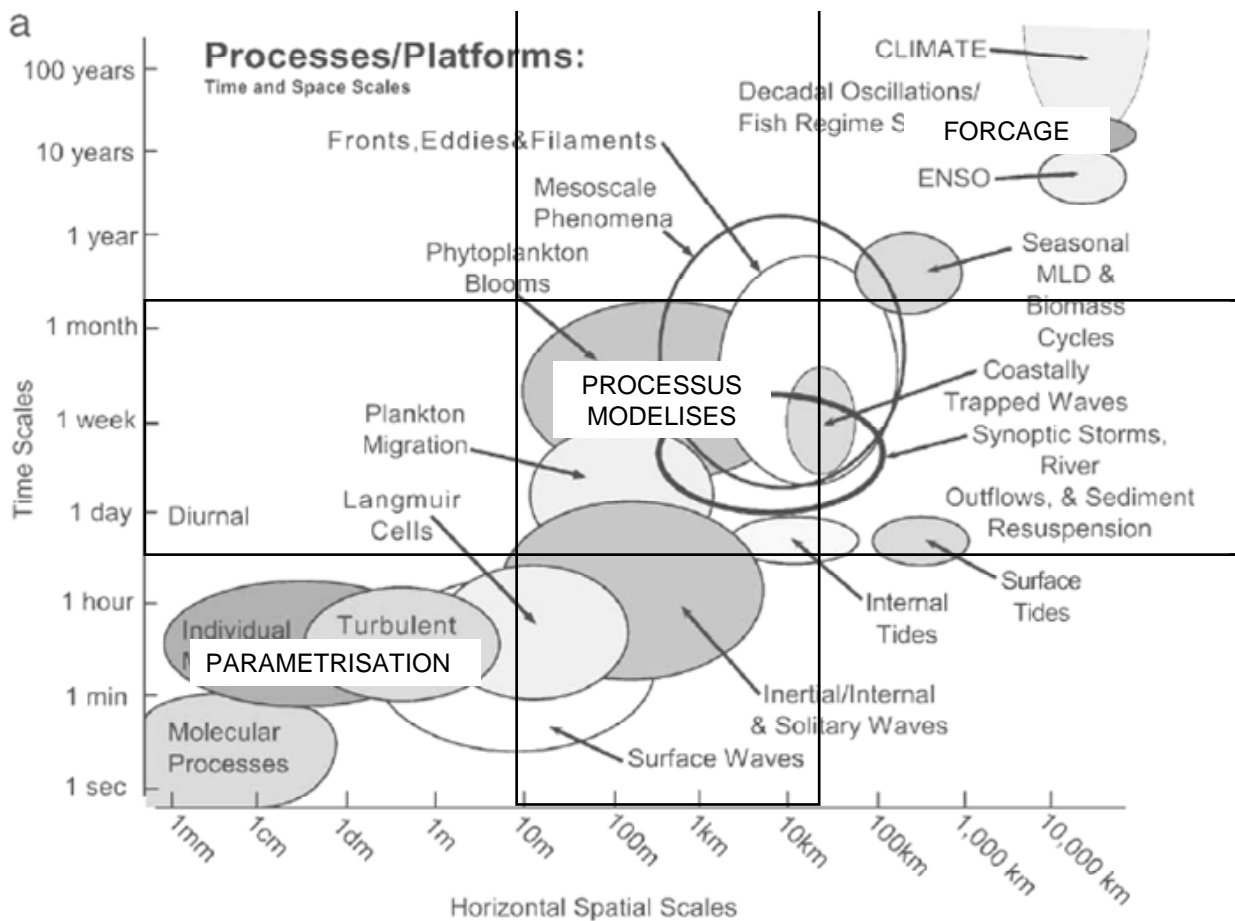


Fig 0.1 : Diagramme de Dickey illustrant la relation entre les échelles de temps et d'espace des différents mécanismes physiques et biologiques observables dans l'océan. En bleu : échelle de temps et d'espace de notre étude. (Modifié d'après Dickey, 2003).

Un développement rapide de salpes (filtreur gélatineux) peut entraîner une diminution considérable de la biomasse des petites particules en surface (phytoplancton, ciliés, petits copépodes, détritiques) car ces organismes sont capables de filtrer des quantités considérables d'eau de mer. De plus, elles produisent de très grosses pelotes fécales, qui sédimentent très vite. Un bloom de salpes provoque donc une augmentation très forte de la quantité de matière exportée vers le fond des océans (Andersen et Nival, 1988).

C'est dans ce contexte d'études à petite échelle que s'inscrit la campagne pluridisciplinaire DYNAPROC 2 (DYNAmique des PROCessus rapides dans la colonne d'eau) dont le but était d'étudier, à courte échelle de temps, comment l'écosystème pélagique au large de la mer Ligure, passait de l'oligotrophie estivale à la mésotrophie automnale. En effet, "les périodes de transition saisonnière, qui caractérisent les zones tempérées, paraissent particulièrement critiques car elles conditionnent la variabilité interannuelle. Ces périodes apparaissent gouvernées par la combinaison et la succession de processus rapides, de l'ordre de quelques heures à quelques jours" (<http://www.obs-vlfr.fr/proof/vt/op/ec/peche/pec.htm>). Cette campagne a permis de recueillir un jeu de données formidable, aussi bien physiques, chimiques que biologiques.

Le but de notre étude est d'utiliser la modélisation comme un outil, permettant de comprendre la dynamique de l'écosystème observé pendant la campagne. En effet, les modèles peuvent avoir plusieurs objectifs : ils peuvent servir à prédire les caractéristiques des systèmes (modèles prédictifs), à gérer des ressources comme par exemple les stocks de poissons (modèles de gestion) ou encore à comprendre comment fonctionnent les écosystèmes (modèles explicatifs).

Quelque soit l'objectif fixé, il faut toujours définir l'échelle temporelle et spatiale du modèle avant de commencer toute étude de modélisation. Selon Dickey (2003), il existe une relation entre les échelles de temps et d'espace pour tous les processus physiques et biologiques de l'océan (Fig 0.1) ; tous les mécanismes se trouvant sur la diagonale du graphique. Une fois que l'échelle temporelle et spatiale d'un modèle est choisie, tous les processus d'échelle plus petite seront paramétrisés (c'est-à-dire représentés par des fonctions empiriques) alors que les mécanismes dont l'échelle est plus grande que celle du modèle

Tableau 0.1 : Caractéristiques générales des modèles d'écosystèmes couplés physique-biologie appliqués à la zone centrale de la mer Ligure.

Auteurs	Dim- ension	Echelle verticale	Echelle de temps	Sels nutritifs	Phytoplancton	Zooplancton	Détritus	Bactéries	Modèle physique
Tusseau et al. (1997)	1D	200m	année	NO ₃ , NH ₄ , Si(OH) ₄	diatomées, flagellés	1	MOD, MOD	oui	Tassin (1986)
Lacroix et Nival (1998)	1D	600m	année	1	diatomées, flagellés	1	MOP, MOD	non	GHER
Levy et al. (1998a)	1D	300m	année	NO ₃ , NH ₄	1	micro, méso	2 MOP, 2 MOD	oui	Gaspar et al. (1990)
Levy et al. (1998b, 1999, 2000)	3D	2500m	mois	1	1	1	1	non	OPA
Chifflet et al. (2001)	1D	200m	mois	NO ₃ , NH ₄	micro, nano, pico	1	2 MOP	non	Gaspar et al. (1990)
Memery et al. (2002)	1D	300m	année	NO ₃ , NH ₄	1	1	MOP, MOD	non	Gaspar et al. (1990)
Faugeras et al. (2003)	1D	400m	année	NO ₃ , NH ₄	1	1	MOP, MOD	non	Gaspar et al. (1990)
Faugeras et al. (2004)	1D	400m	année	NO ₃ , NH ₄	1, mais qui est divisé en 3 compartiments (couplage avec le modèle BIOLOV)	1	MOP, MOD	non	Gaspar et al. (1990)
Raick et al. (2005, 2006, 2007)	1D	400m	année	NO ₃ , NH ₄ , Si(OH) ₄	micro, nano, pico	méso, micro, nano	2 MOP, 1 MOD	oui	GHER

MOD : Matière Organique Dissoute, MOP : Matière Organique Particulaire, BIOLOV : modèle de croissance phytoplanctonique développé par Pawlowski (2004), GHER : modèle hydrodynamique 3D développé par Nihoul et Djenidi, (1987), OPA : modèle numérique 3D développé au LODYC (Madec et al., 1991a; Delecluse et al., 1993)

seront considérés comme des forçages (c'est-à-dire des fonctions continues à basse fréquence, imposant la valeur de certains coefficients).

Pendant DYNAPROC 2, l'échelle temporelle des mécanismes étudiés est comprise entre 12h et 1mois. En effet, les prélèvements à haute fréquence pendant le mois de campagne ont permis d'observer des mécanismes nycthémeraux comme par exemple la migration verticale du zooplancton. L'échelle spatiale est comprise entre 10m et 50km. Pour que notre modèle soit capable d'expliquer les phénomènes observés, il doit être à la même échelle temporelle et spatiale que la série de mesures (Fig 0.1).

Les modèles d'écosystèmes appliqués à la zone centrale de la mer Ligure

Plusieurs études de modélisation ont déjà été appliquées à la zone centrale de la mer Ligure. Le tableau 0.1 présente les principales caractéristiques des modèles d'écosystèmes couplés physique-biologie appliqués à cette zone. Les eaux centrales de la mer Ligure étant considérées comme isolées des apports latéraux, la majorité de ces modèles sont unidimensionnels. Seuls Levy et al. (1998b, 1999, 2000) ont travaillé avec un modèle 3D.

Selon leur objectif, les différents auteurs ont utilisé des réseaux trophiques plus ou moins complexes, allant de 4 variables (Levy et al., 1998b, 1999, 2000) à 19 (Raick et al., 2005). Par contre, dans leur étude suivante, Raick et al (2006) travaillent sur la diminution du nombre de variables de leur modèle et concluent qu'un modèle à 9 compartiments est suffisant.

Parmi l'ensemble de ces modèles, nous avons cherché celui qui se rapprochait le plus de nos objectifs afin qu'il serve de base à notre étude. L'échelle de temps la plus couramment utilisée est l'année. En effet, la plupart des auteurs veulent étudier la dynamique de l'écosystème au cours des quatre saisons. Seuls les modèles de Lévy et al. (1998b, 1999, 2000) et Chifflet et al. (2001) étudient les variations de l'écosystème à l'échelle du mois. Comme nous possédons une base de données acquise pendant 1 mois à une station fixe lors de la campagne DYNAPROC 2, nous avons choisi, comme base d'étude, le modèle 1D de Chifflet et al. (2001).

La notion de complexité dans les modèles d'écosystèmes

L'augmentation de la puissance des ordinateurs a permis de rendre les modèles d'écosystèmes plus complexes et donc plus réalistes. L'introduction de la complexité ne se résume pas seulement à la multiplication du nombre de compartiments (ou variables d'états) mais peut aussi résider dans la représentation de plusieurs cycles biogéochimiques au sein d'un même modèle (Touratier et al., 2003) ou bien au couplage entre un modèle d'écosystème et un modèle de dynamique de population (Carlotti, 1998).

On peut s'attendre à ce que l'augmentation de la complexité dans un modèle le rende plus réaliste. Pour un biologiste qui connaît la diversité des organismes, le rôle de chacun au sein des écosystèmes, ainsi que le nombre d'interactions qui apparaissent, il n'est pas réaliste de réduire la dynamique biologique dans l'océan à seulement 4 compartiments comme le font grand nombre de modélisateurs avec les modèles NPZD (Nutriments, Phytoplancton, Zooplancton, Détritiques).

L'introduction de la complexité dans les modèles a toujours été source de polémique. En 1966, Levins avait déjà une approche fataliste en disant que les modèles ne peuvent satisfaire à la fois que deux des trois vertus suivantes : généralisme, réalisme et précision. En effet, « les modèles qui sacrifient le généralisme sont capables de prédictions quantitatives précises pour certains systèmes particuliers et maximisent le réalisme en capturant autant de détails que possible. Les modèles qui sacrifient le réalisme sont basés sur des hypothèses irréalistes et ne décrivent les systèmes que dans leur globalité » (Levins, 1966). En 1973, May avertissait déjà que l'augmentation de la complexité pouvait rendre les modèles instables. En 2003, Denman va dans le même sens et montre que le nombre de paramètres dans les modèles augmente approximativement comme le carré du nombre de compartiments, et dépasse rapidement notre capacité à les établir d'après les observations.

D'autres auteurs ont des points de vue différents. La tendance actuelle est plutôt d'augmenter la complexité des modèles de l'océan mondial afin d'en augmenter les performances (Gregg et al., 2003; Le Quéré et al., 2005; Moore et al., 2002).

Cependant, la polémique autour de l'introduction de la complexité dans les modèles n'a pas disparu, et au contraire, elle s'est plutôt intensifiée (Anderson, 2005; Le Quéré, 2006; Flynn, 2006; Anderson, 2006). Anderson (2005) pense qu'il est prématuré d'introduire trop de complexité dans les modèles car, pour lui, nous ne connaissons pas assez le fonctionnement intime des écosystèmes et il y a un manque cruel de données pour calibrer et valider ces modèles. Le Quéré (2006) répond à cette critique que des données expérimentales sur la physiologie des organismes existent quand même et que les images satellitaires telles que celles de SEAWIFS nous fournissent des données continues de chlorophylle en surface à l'échelle planétaire sur plusieurs années. Flynn (2005) rappelle les propriétés qui dépendent de mécanismes complexes comme l'assimilation de sels nutritifs par les autotrophes ou comme la nutrition du zooplancton. Il se fait l'avocat d'une coopération étroite entre biologistes et modélisateurs pour tenir compte raisonnablement de la complexité qui apparaît.

Certains auteurs vont plus loin que la polémique et proposent des solutions alternatives afin de réduire le nombre de degrés de liberté dans les modèles. Par exemple, Denman (2003) proposait déjà des solutions alternatives à l'ajout de nouveaux compartiments : (i) en utilisant les relations allométriques reliant les processus physiologiques à la taille des organismes, (ii) en représentant implicitement la reminéralisation qui se produit grâce à la boucle microbienne. Raick et al. (2006) proposent une méthode objective afin de comparer la performance de différents modèles à la complexité croissante. Le but de cette étude est de donner un outil permettant de déterminer le meilleur niveau de complexité en mesure de reproduire de façon réaliste la dynamique des écosystèmes.

Le choix des variables d'états dans les modèles d'écosystèmes

Les modèles de type NPZD et ses descendants

Les premiers modèles d'écosystèmes pélagiques étaient du type NPZ pour Nutriments, Phytoplancton, Zooplancton (Riley 1946, Steele 1958). Les détritiques ont ensuite été ajoutés pour former le fameux modèle NPZD. Ce type de modèle continu néanmoins à être utilisé dans les représentations théoriques d'écosystèmes pélagiques.

Ils présentent l'avantage d'être extrêmement simples, mais ils traduisent la dynamique principale des écosystèmes. Franks pense qu'ils sont « des outils particulièrement utiles pour des études préliminaires de la dynamique physique-biologie donnant une bonne image de la réponse des communautés planctoniques au forçage physique » (Franks, 2002). Parce qu'ils sont extrêmement simples, les modèles NPZD ont été les premiers modèles biologiques couplés aux modèles 3D de circulation générale (Sarmiento et al., 1993; Six et Maier-Reimer, 1996). Ils sont encore utilisés à l'heure actuelle (Koné et al., 2005 ; Tranier et al., 2005 ; Crispi et al., 2006 ; Liu et al., 2007).

Certains auteurs ont pris comme base de travail le modèle NPZD, mais ont doublé un ou plusieurs compartiments pour introduire de nouvelles propriétés. Par exemple, Rivière et Pondaven (2006) ont séparé le phytoplancton en deux compartiments afin d'étudier la dynamique de deux classes de tailles de phytoplancton en compétition pour le même nutriment : modèle type NP₂ZD.

Kone et al. (2005) ont doublé chaque compartiment, c'est à dire chaque étape trophique, d'un modèle NPZD pour créer un modèle N₂P₂Z₂D₂. Ils ont appliqué les deux modèles à l'écosystème du Benguela et ont montré que le modèle à compartiments doubles présentait des résultats plus réalistes.

Chifflet et al. (2001), qui ont étudié plus particulièrement le phytoplancton dans la mer Ligure ont divisé le compartiment phytoplanctonique en trois classes de tailles (N₂P₃ZD₂) afin de pouvoir étudier l'évolution temporelle des classes de taille des autotrophes, micro-, nano- et picophytoplancton.

Un autre descendant des modèles du type NPZD est le modèle NNPZD-DOM qui considère les nitrates, l'ammonium, le phytoplancton, le zooplancton, les détritiques, et la matière organique dissoute. Le modèle LOBSTER (Lodyc Ocean Biogeochemical SysTem for Ecosystem and Resources) est un modèle de ce type qui a été utilisé dans de nombreuses études de modélisation (Levy, 2001; Mémery, 2002; Faugeras, 2003; Karleskind et al., 2006).

Les modèles qui incluent la boucle microbienne

La boucle microbienne correspond aux voies particulières du réseau trophique par lesquelles les nutriments et le carbone arrivent aux niveaux trophiques supérieurs par l'intermédiaire du picophytoplancton, des bactéries et du microzooplancton. Les premiers modèles d'écosystème (Riley, 1946; Steele, 1958) ne prenaient pas en compte la boucle microbienne. L'importance de ces petits organismes n'était alors pas connue. Pomeroy (1974) a été le premier à s'intéresser au plancton de petite taille et aux microbes de l'océan. Plus tard, Azam (1983) propose un nouveau schéma conceptuel du réseau trophique incluant la boucle microbienne. Il fut suivi par Pace (1984) qui a légitimé l'utilisation de la boucle microbienne dans les modèles d'écosystèmes. Dans les années 1980, la prise en compte des éléments du réseau microbien dans les modèles d'écosystèmes s'est généralisée, tout en restant très simplifiée (Pace et al., 1984; Frost, 1987; Fasham, 1990; Taylor and Joint, 1990). Andersen et Rassoulzadegan (1991) ont été les premiers à proposer un modèle avec une représentation détaillée de la boucle microbienne. Steele (1998) a choisi une approche alternative en simulant implicitement l'effet de la boucle microbienne. Thingstad a aussi largement contribué aux connaissances actuelles du réseau microbien par des études expérimentales et des modèles théoriques. Il propose un nouveau schéma conceptuel de la chaîne alimentaire minimale incluant la boucle microbienne (Thingstad et al., 2007).

Les modèles dans lesquels l'azote n'est pas le seul élément limitant la production primaire

Les modèles de type NPZD et ses descendants ne sont pas applicables à toutes les zones de l'océan et il est parfois nécessaire d'ajouter des compartiments supplémentaires. Par exemple, dans les zones HNLC (High Nutrient Low Chlorophyll), il est maintenant bien établi que le manque de fer peut limiter la production primaire. Cependant, un modèle classique NPZD où la biomasse phytoplanctonique dépend essentiellement de la quantité d'azote disponible, ne pourra jamais simuler correctement l'écosystème dans les zones HNLC. Fasham et al. (2006) se sont intéressés à ces zones et ont cherché à les modéliser. Ils ont donc ajouté un compartiment pour le fer qui intervient aussi dans la limitation de la croissance des autotrophes.

Il existe d'autres zones de l'océan avec une forte concentration en nitrate et une teneur en chlorophylle assez basse, mais qui sont moins connues que les HNLC: il s'agit des LSHNLC pour Low-Silicate, High-Nitrate, and Low-Chlorophyll (Dugdale et al., 1995). Chai et al. (2002), pour modéliser ces écosystèmes du pacifique équatorial, ont du introduire les silicates ainsi que les diatomées dans leur modèle.

Les modèles dont l'objectif est d'étudier une espèce planctonique particulière

Pour étudier une espèce particulière dans un écosystème et prédire son évolution, certains auteurs utilisent un modèle d'écosystème et y ajoutent un compartiment supplémentaire pour l'espèce en question. Ce type d'approche a été particulièrement utilisé pour étudier les espèces toxiques qui pullulent et produisent les HAB (Harmful Algae Bloom). Une variable phytoplancton qui représente implicitement toutes les espèces autotrophes ne peut convenir puisqu'il s'agit de représenter la dynamique spécifique de l'une d'elles. Par exemple, Loyer et al. (2001) et Vanhoutte et al. (2008) ont modélisé les blooms de *Karenia mikimotoi* (*Gymnodinium mikimotoi*) ; les premiers dans le Golfe de Gascogne et les seconds dans la Manche et le sud de la Mer du Nord. Dans ce type de modèles, on s'intéresse souvent à des espèces dont la physiologie a déjà été étudiée en laboratoire à cause de leur toxicité pour l'homme. La paramétrisation du compartiment qui est ajouté est donc fondée sur des données expérimentales et non pas des ajustements mathématiques.

Les modèles incluant des variables de type PFTs (Plankton Functional Types)

Certains modélisateurs ont choisi de regrouper les organismes en groupes fonctionnels (PFTs). Ces groupes fonctionnels sont définis comme des groupes d'organismes qui présentent les mêmes fonctions dans l'écosystème. D'après cette définition, les groupes fonctionnels n'ont aucune ressemblance phylogénétique, ce ne sont pas des groupes taxonomiques. Ils sont composés d'organismes appartenant à différentes espèces mais qui sont supposés avoir des fonctions biogéochimiques communes (Hood et al., 2006).

Legendre et Rivkin (2005) proposent un modèle d'écosystème basé sur 5 PFTs : phytoplancton, bactéries hétérotrophes, microzooplancton, mésozooplancton et macrozooplancton microphage. Un autre modèle très connu utilisant les PFTs est celui du consortium "Green Ocean Project" qui se nomme Planktom 10 (Le Quéré et al., 2005) et qui ne contient pas moins de 10 PFTs : picohétérotrophes, picoautotrophes, phytoplancton fixateur de N₂, phytoplancton produisant du DMS, phytoplancton utilisant la silice, autre phytoplancton, protozooplancton, mésozooplancton, macrozooplancton. Ces deux modèles nous présentent quelques exemples de PFTs, mais de nombreuses classifications en PFTs sont possibles en fonction de la question à laquelle le modèle doit répondre (Claustre, 1994 ; Falkowski et al., 1998 ; Bouman et al., 2003).

Ces modèles basés sur les PFTs, ont été créés afin d'être plus réalistes que les modèles simples du type NPZD, dans lesquels les flux biologiques calculés dépendent entièrement des processus physiques (Le Quéré et al., 2006). Cependant, les modèles de type PFTs ne font pas l'unanimité. Anderson (2005) admet que les cycles biogéochimiques dans les systèmes marins sont intimement liés à l'activité spécifique des types fonctionnels de plancton, mais il pense que ce type d'approche est encore prématuré. Il pense qu'il ne faut pas aller trop vite dans l'utilisation des PFTs, et qu'il faut attendre d'avoir assez de données pour paramétriser et valider ces modèles.

Les modèles basés sur la taille

Il est connu depuis longtemps que les taux physiologiques des organismes dépendent plus de leur taille que de leur position dans la classification taxonomique (Fenchel, 1974 ; Peters, 1983). En d'autres termes, Baird and Suthers (2007) rappellent que "le régime alimentaire, les prédateurs, la vitesse de nage, les taux métaboliques d'une larve de poisson de 3mm sont plus proches de ceux d'un copépode de 3mm que de ceux d'un poisson de 30cm de la même espèce". Dans les modèles basés sur la taille, la structure de la communauté et les flux dépendent de la taille et tous les paramètres du modèle sont déterminés en utilisant des relations allométriques empiriques (Moloney and Field, 1991).

Certains auteurs préfèrent utiliser les modèles basés sur la taille plutôt que les modèles classiques du type NPZD dans lesquels l'ensemble des communautés phytoplanctoniques (et zooplanctoniques) sont représentées chacune par une seule variable (Gin et al. 1998).

Baird et Suthers (2007), ont étudié les propriétés de ces modèles et concluent qu'ils sont sensibles à certaines relations allométriques et à la résolution dans les tailles, en plus des causes de variation communes à tous les modèles. De plus, selon ces auteurs, ces modèles ne peuvent pas être utilisés pour prévoir l'évolution temporelle d'une classe de taille particulière. Ils ne peuvent donc pas être utilisés comme outils pronostiques mais restent de bons outils diagnostiques.

Application à notre étude

Nous venons donc de présenter différentes notions et concepts qui sont liés à toutes les études de modélisation : notion d'échelle temporelle et spatiale, notion de complexité du réseau trophique, choix des variables. Cet état de l'art nous amène donc à définir quelques règles indispensables que nous nous appliquerons à suivre dans ce travail. Notre modèle doit :

- être adapté à l'objectif de l'étude et à la base de données disponible,
- respecter les échelles de temps et d'espace définies par la stratégie de mesures de la campagne, mais aussi par les questions posées,
- tenir compte de tous les sels nutritifs limitants,
- rester le plus simple possible, de manière à pouvoir rester vérifiable, c'est à dire ne comporter qu'un minimum de variables non mesurées, tout en étant capable d'expliquer de façon réaliste les phénomènes observés.

Chapitre 1

La campagne DYNAPROC 2

1.1 Présentation générale de la campagne	25
1.1.1 Site d'étude et période d'observation	27
1.1.2 Objectifs de la campagne	29
1.1.3 Stratégie d'échantillonnage	29
1.2 Conditions environnementales	31
1.2.1 Conditions météorologiques	31
1.2.2 Hydrologie	33
1.2.3 Contenu thermique de la couche 0-40m et flux net de chaleur cumulé ...	37
1.3 Caractéristiques générales de l'écosystème	39
1.3.1 Sels nutritifs	39
1.3.2 Phytoplancton	43
1.3.3 Protozoaires	45
1.3.4 Mésozooplancton et macrozooplancton	45
1.4 Relation entre la densité, les sels nutritifs et la fluorescence.....	57

Chapitre 1

La campagne DYNAPROC 2

1.1 Présentation générale de la campagne

La campagne pluridisciplinaire DYNAPROC 2 (DYNAmique des PROCessus rapides dans la colonne d'eau) s'est déroulée en mer Ligure (Méditerranée Nord Occidentale), à bord du navire océanographique « Thalassa II », entre le 14 septembre et le 17 octobre 2004. Cette campagne fait partie du projet PECHE (Production and Exportation of Carbon : control by HEterotrophic organisms at small time scales), conçu pour obtenir une meilleure estimation du contrôle de la production primaire et du flux exporté en profondeur. Il est axé sur l'étude des organismes hétérotrophes (de la bactérie au macrozooplancton) et des réponses du système aux perturbations impulsives, telles que les coups de vent. Ce projet et les études *in situ* qu'il comporte sont soutenus par le programme LEFE-CYBER (Les Enveloppes Fluides et l'Environnement - CYcles Biogéochimiques, Ecosystèmes et Ressources).

La campagne DYNAPROC 2 fait suite à la première campagne DYNAPROC réalisée en période de postfloraison printanière (mai 1995). Cette première campagne avait permis de saisir l'impact de coups de vent sur la dynamique de l'écosystème à l'échelle de quelques heures à quelques jours, mais aussi leur répercussion sur la transition de la mésotrophie à l'oligotrophie caractéristique de l'été.

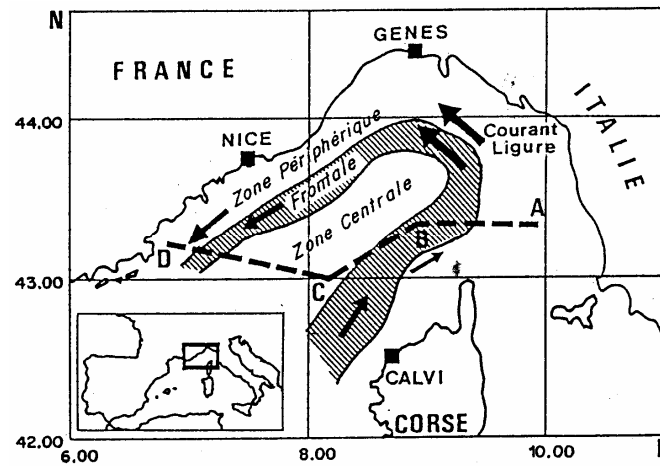


Fig 1.1 : Carte de la mer Ligure schématisant la position de la zone périphérique, de la zone frontale et de la zone centrale (d'après Sournia et al., 1990)

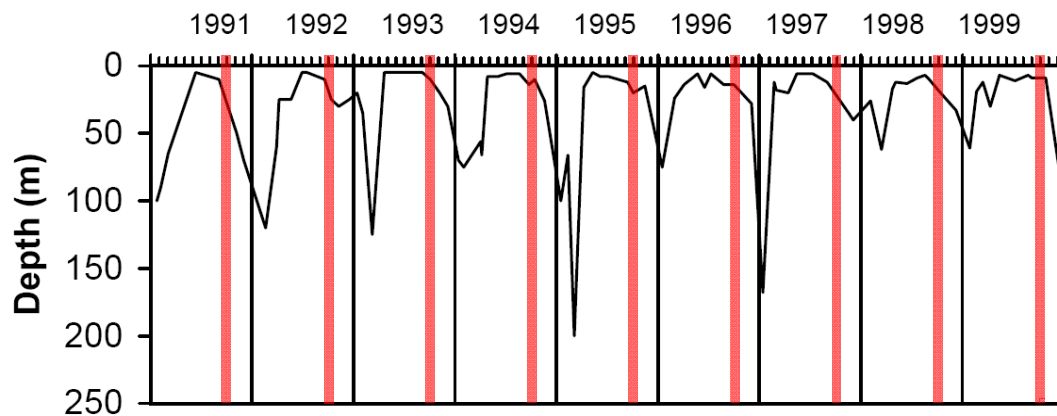


Fig 1.2 : Profondeur de la couche de mélange calculée sur la série temporelle 1991-1999 au site DYFAMED. En rouge : période correspondant à la campagne DYNAPROC 2, montrant le début de l'approfondissement de la couche de mélange (modifié d'après Marty et al., 2002).

1.1.1 Site d'étude et période d'observation

La mer Ligure se situe en Méditerranée Nord Occidentale. Elle présente une circulation cyclonique permanente dont la partie nord, qui longe les côtes italiennes puis françaises, est appelée "courant Ligure". Ce courant présente une variabilité saisonnière avec un débit qui varie de 1 à 1,6 Sv entre 0 et 300 m de profondeur, le maximum étant atteint en hiver (Albérola et al., 1995). Ce courant produit un front hydrodynamique qui permet de définir trois zones concentriques : la zone périphérique côtière, la zone frontale et la zone centrale (Fig 1.1).

La zone centrale de la mer Ligure a été choisie comme zone d'étude pour la campagne DYNAPROC 2 car on pensait jusqu'à présent qu'elle était isolée de l'eau côtière (Béthoux et Prieur, 1983). De plus, la proximité de la station permanente DYFAMED (28 miles au large du cap Ferrat ; 43°25N, 7°52E) permet (i) d'utiliser la série temporelle d'observations du large afin de choisir la meilleure période pour étudier la transition saisonnière ; (ii) de comparer les résultats de la campagne avec le suivi mensuel.

En mer Ligure, l'eau de surface commence à perdre de la chaleur à partir de mi septembre (Astraldi et al., 1995). De plus, c'est une période au cours de laquelle de forts coups de vent sont fréquents. On observe alors une déstratification de la colonne d'eau, un approfondissement de la couche de mélange (Fig 1.2) et un enrichissement de la couche de surface en sels nutritifs profonds. On passe d'un système oligotrophe estival à un système mésotrophe automnal (Marty et al., 2002). Cet apport de ressources nutritives constitue l'un des éléments clés des efflorescences de phytoplancton à cette période (couramment appelé « bloom automnal »).

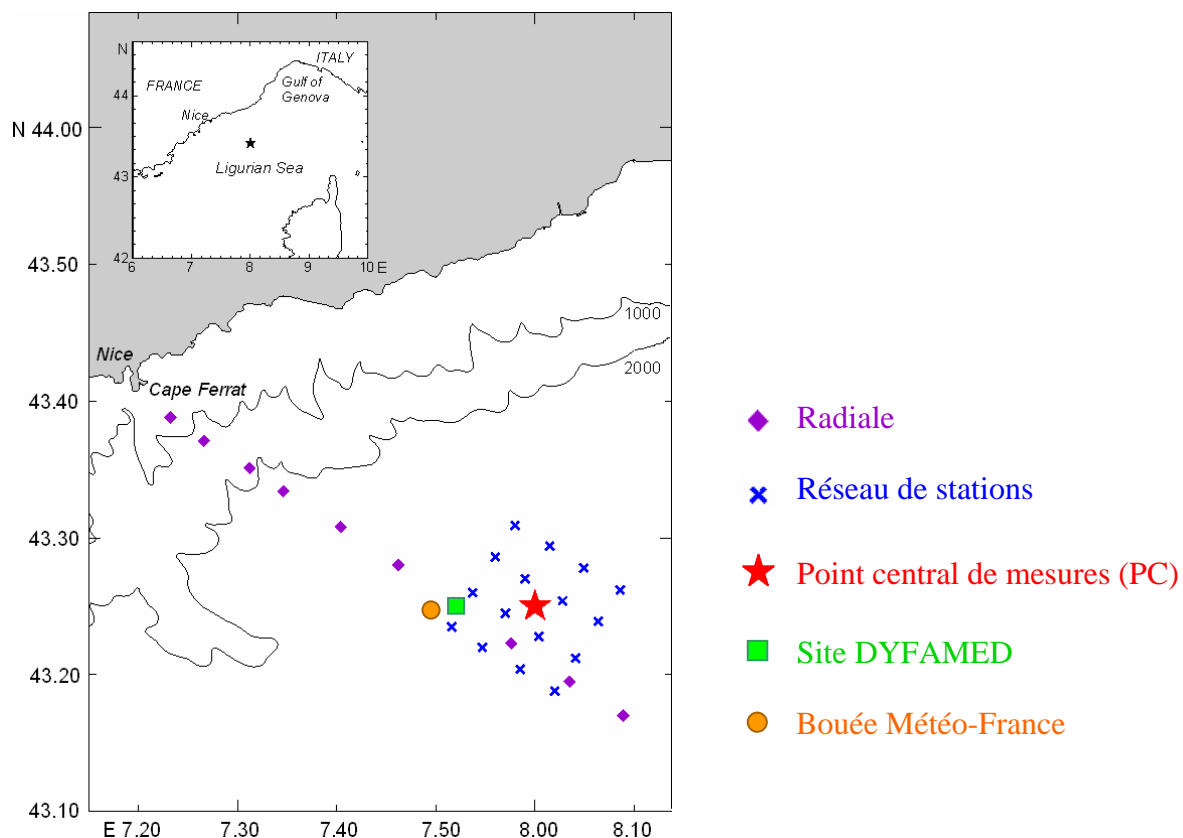


Fig 1.3 : Position géographique des stations de mesures de la campagne DYNAPROC 2 (Radiale, Réseau de stations et Point central de mesures), du site DYFAMED et de la bouée Météo-France "Azur".

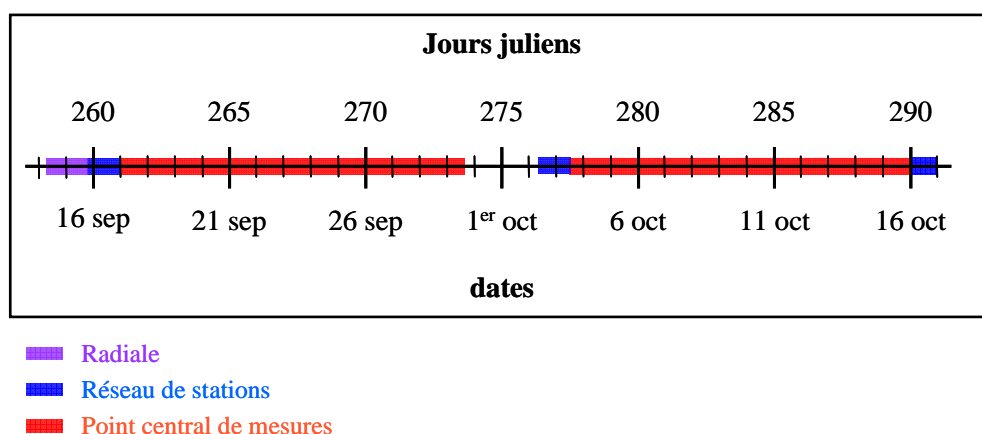


Fig 1.4 : Chronologie de la stratégie d'échantillonnage de la campagne DYNAPROC 2 et conversion dates/jours juliens 2004.

Ainsi, de nombreuses études effectuées en mer Ligure, ont montré de fortes variations de divers paramètres entre le mois de septembre et le mois d'octobre :

- l'élément limitant la croissance du phytoplancton passe du phosphate au nitrate (Marty et al., 2002)
- grandes variations d'abondance de différentes espèces zooplanctoniques (Sardou et al., 1996)
- Augmentation du flux particulaire et du flux exporté après un minimum estival (JC Miquel, comm. Pers.)

1.1.2 Objectifs de la campagne

Les objectifs de la campagne étaient d'étudier :

- 1** - les facteurs de contrôle de la floraison phytoplanctonique automnale (disponibilité en sels nutritifs et broutage du zooplancton),
- 2** – l'influence de la diversité structurelle et fonctionnelle du réseau hétérotrophe sur le flux exporté en profondeur et le rôle du cycle jour/nuit,
- 3** – l'impact des forçages physiques épisodiques, tels que les coups de vent, sur la dynamique du système biologique,
- 4** - l'effet de la transition saisonnière (été –automne) sur l'évolution de l'écosystème à plus long terme.

1.1.3 Stratégie d'échantillonnage

Une radiale de 10 stations, entre 3 et 43 milles au large, a été réalisée en début de campagne afin de déterminer la position du Point Central de mesures par rapport à la structure frontale, hors de l'influence directe du courant Ligure. Un réseau de 16 stations satellites (espacées de 3 milles), centré sur le PC, a été exploré à trois reprises au cours de la campagne afin d'évaluer le contexte hydrologique et d'apprécier les gradients horizontaux (Fig 1.3).

Encadré 1

Sources des données utilisées dans ce travail

CTD (Température, Salinité, masse volumique, Fluorescence)	Louis Prieur
Bouée Météo-France (Paramètres météorologiques)	David Antoine
Sorties du modèle ARPEGE (Données de vent au voisinage de la zone d'étude de DYNAPROC 2)	Guy Caniaux
PAR (Bouée BOUSSOLE)	David Antoine et Bernard Gentili
Sels nutritifs	Patrick Raimbault
Phytoplancton Microscopie Pigments (HPLC)	Rodolphe Lemée Jean-Claude Marty
Protozoaires Abondance radiolaires et ciliés nus	Rodolphe Lemée
Méso et Macrozooplancton	Valérie Andersen et Laure Mousseau
Pièges à particules	Juan-Carlos Miquel

Afin de comprendre en détail comment le système passe de l'oligotrophie à la mésotrophie pendant cette période de transition saisonnière, il a été nécessaire de considérer les différents phénomènes sur une échelle de temps allant de quelques heures à quelques jours. Les mesures pluridisciplinaires, acquises avec une fréquence de 3 à 12 heures selon les paramètres, ont porté sur : la structure hydrologique, les réservoirs minéraux et organiques (sels nutritifs, COD, MOP, MODC), la biomasse et composition du phytoplancton (pigments HPLC, cytométrie et microscopie), l'activité des communautés hétérotrophes (communautés bactériennes libres et attachées, production et régénération bactériennes, organismes zooplanctoniques), et enfin, la composition et la qualité du flux exporté.

Les opérations effectuées et les systèmes déployés ont consisté en :

- 255 profils CTD-Rosette (24 bouteilles, avec capteurs O₂, fluorescence, atténuation et PAR),
- 158 traits de filet à plancton de différentes mailles, filet à nappes Bioness (maille 500 µm), filet WP-2 triple (200 µm), filet Bongo (100 et 200 µm) et filet à phytoplancton (50 µm),
- 24 opérations de mouillage/relevage d'une ligne équipée d'un piège à particules PPS5 à 200 m de profondeur et d'un piège PPS4 à 150 m de profondeur,
- 20 opérations de mouillage/relevage d'une ligne de production communautaire nette (incubations pendant 24 heures à 6 profondeurs entre 0 et 100 m).

L'origine des données que nous avons utilisées dans ce travail est détaillée dans l'encadré 1.

1.2 Conditions environnementales

1.2.1 Conditions météorologiques

Les paramètres météorologiques ont été obtenus grâce à un capteur placé à bord du bateau. Entre les deux parties de la campagne, le bateau est revenu au port. Afin d'avoir des séries continues, les enregistrements de la bouée Météo-France qui se trouve à proximité de la zone d'étude (43°24'N, 7°48'E), ont aussi été utilisés.

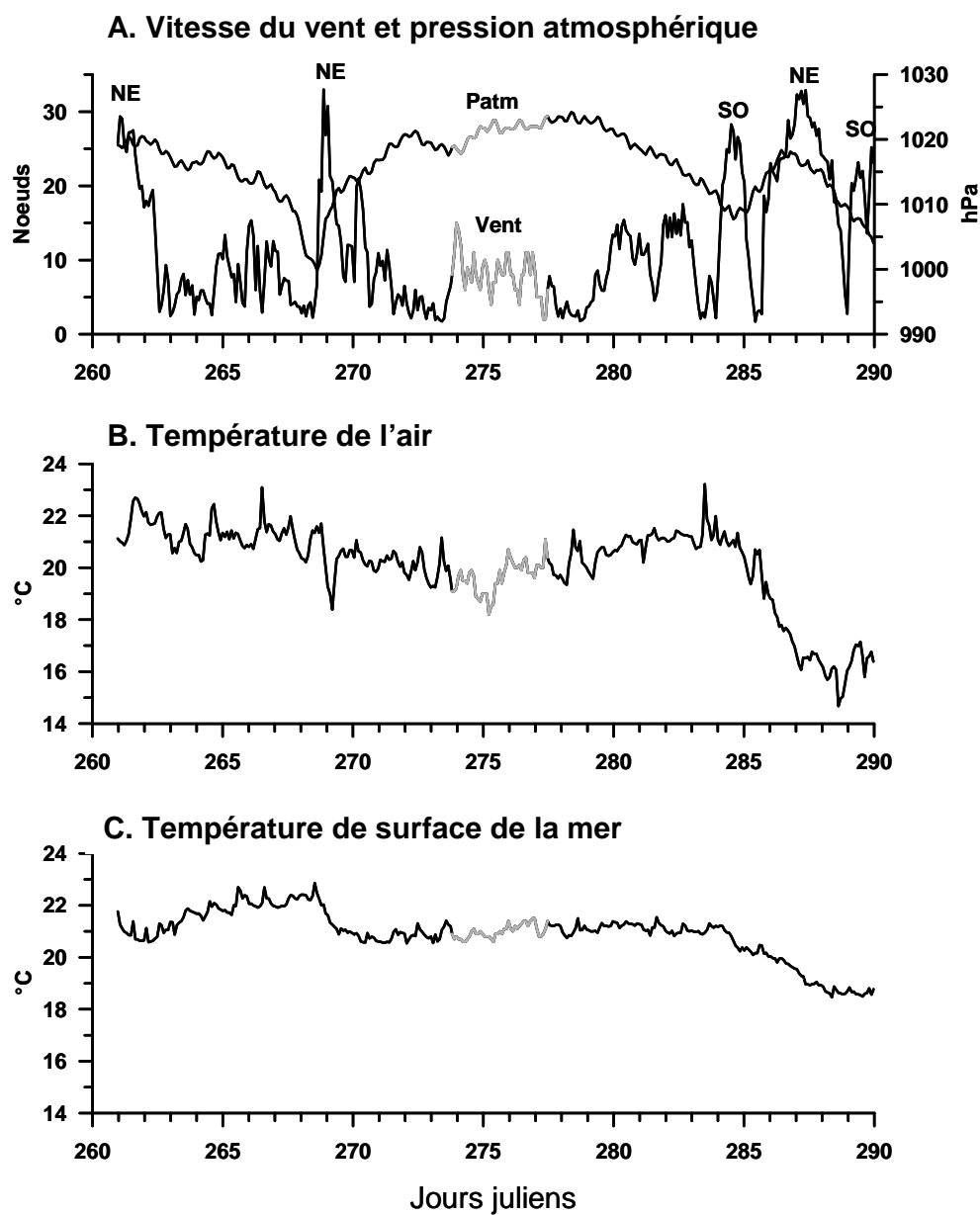


Fig 1.5 : Conditions météorologiques observées pendant la campagne DYNAPROC 2. En noir : données relevées à bord du bateau, en gris : données de la bouée Météo-France.

La figure 1.5 présente les principales conditions météorologiques mesurées pendant la campagne. Pendant la première partie, deux forts coups de vent (>25 nœuds) ont eu lieu (jours 261 et 269). A la fin de la campagne (à partir du jour 284), on peut observer une succession de trois coups de vent successifs mais de directions opposées (SO, NE, puis de nouveau SO). L'évolution de la pression atmosphérique montre le passage de trois dépressions pendant la campagne. La première, autour du jour 269, est associée à un coup de vent de NE. En revanche, les deux suivantes (jours 284 et 290) sont associées à des coups de vent de SO. La température de l'air (Fig 1.5 B) varie peu entre le début de la campagne et le jour 284, la plupart des mesures étant comprises entre 19 et 22°C. En revanche, à partir du jour 284, un fort refroidissement de l'air est visible (baisse jusqu'à 15°C). La température de surface de la mer (Fig 1.5 C) a tendance à augmenter en début de campagne (de 21 à 23°C) mais le coup de vent au jour 269 provoque un net refroidissement en 24h. Elle reste ensuite très stable aux alentours de 21°C jusqu'au jour 284, puis présente un refroidissement jusqu'à 19°C au jour 290.

L'observation de ces relevés météorologiques montre donc que la majorité de la campagne a eu lieu dans des conditions estivales. Les coups de vents, le mauvais temps ainsi que la baisse de température ne commencent qu'à partir du jour 284. L'analyse des données météorologiques des dix années antérieures montre que l'année 2004 a été une année exceptionnelle, avec un été qui s'est prolongé plus longtemps que d'habitude.

1.2.2 Hydrologie

Les données hydrologiques ont été obtenues par des profils CTD, qui ont été effectués à courte échelle de temps (environ toutes les trois heures) pendant tout le mois de campagne.

La figure 1.6 présente l'évolution des différents paramètres hydrologiques. L'évolution temporelle de la température (Fig 2.6 haut) montre que la colonne d'eau est très stratifiée en début de campagne. La thermocline est très marquée, avec une température de la couche mélangée supérieure à 20°C (même 22°C pendant certaines périodes). Elle se situe à environ 25m de profondeur en début de campagne, puis s'approfondit fortement à partir du jour 286, suite aux trois coups de vent successifs, pour atteindre 40m de profondeur au jour 290.

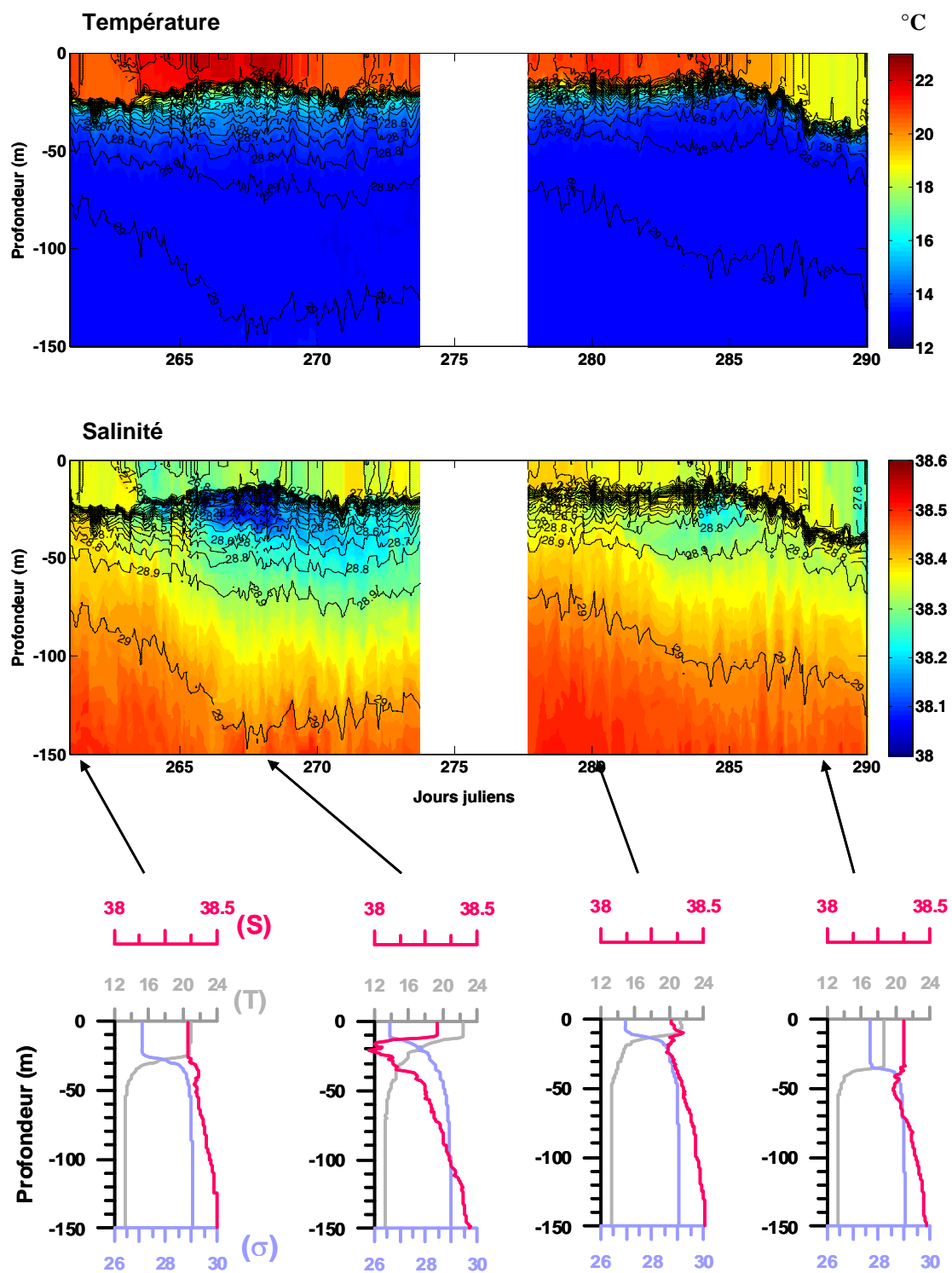


Fig 1.6 : Evolution spatio-temporelle des paramètres hydrologiques pendant la campagne DYNAPROC 2.
Haut : température (°C) entre 0 et 150m avec superposition des isolignes de densité (kg.m^{-3})
Milieu : salinité entre 0 et 150m avec superposition des isolignes de densité
Bas : quatre profils de température, salinité et densité choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

L'approfondissement de la thermocline s'accompagne d'un fort refroidissement de la couche de mélange entre les jours 286 et 290, ce qui suggère le début de la destratification automnale.

L'évolution temporelle de la salinité (Fig 1.6 milieu) montre la présence de deux intrusions d'eau dessalée pendant la campagne, que nous appellerons LSW (Low Salinity Water) dans la suite de ce manuscrit. Ces masses d'eau ont une origine côtière et ont traversé le front hydrodynamique par un phénomène d'instabilité barocline (Andersen et al., in prep). La première intrusion (LSW-1) est plus importante que la seconde (LSW-2). Elle s'étend entre 15 et 75m de profondeur et c'est en son centre que l'on relève les plus faibles salinités (jusqu'à 38.00), alors que la salinité moyenne de cette couche est comprise entre 38.30 et 38.40. La seconde intrusion se limite à la couche 20-40m et la salinité en son centre ne baisse pas en dessous de 38.20.

Sur les graphiques de température et de salinité, la densité est superposée avec des isolignes noires. La thermocline se trouve à la même profondeur de la pycnocline. Sur le graphique de salinité (Fig 1.6 milieu), nous pouvons observer que les intrusions d'eau dessalée influencent la profondeur des isopycnes. La première intrusion (LSW-1) provoque une remontée de la pycnocline vers la surface : elle passe de 25m au jour 261 à environ 15m au jour 268. De plus, elle provoque un approfondissement des isopycnes dans les couches profondes. Par exemple, l'isopycne 28,9 se situait à 50m au début de la campagne et descend jusqu'à 70m pendant la LSW-1. La seconde intrusion provoque les mêmes phénomènes sur les isopycnes, mais avec une amplitude moins importante. En fait, ces masses d'eau dessalées s'intercalent dans la structure verticale initiale.

En bas de la figure 1.6, sont représentés quatre profils de température, salinité et densité choisis à des moments caractéristiques de DYNAPROC 2. Le premier profil représente les conditions hydrologiques en début de campagne (jour 261). La couche de mélange a une épaisseur de 25m. Dans la thermocline et la pycnocline, les gradients de température et de densité sont très forts. La salinité varie peu, elle est de 38,35 en surface et de 35,50 à 150m. Le second profil représente les conditions au milieu de la première intrusion d'eau dessalée (jour 268). Le profil de salinité montre que les valeurs sont très basses (de l'ordre de 38,00) vers 20m de profondeur.

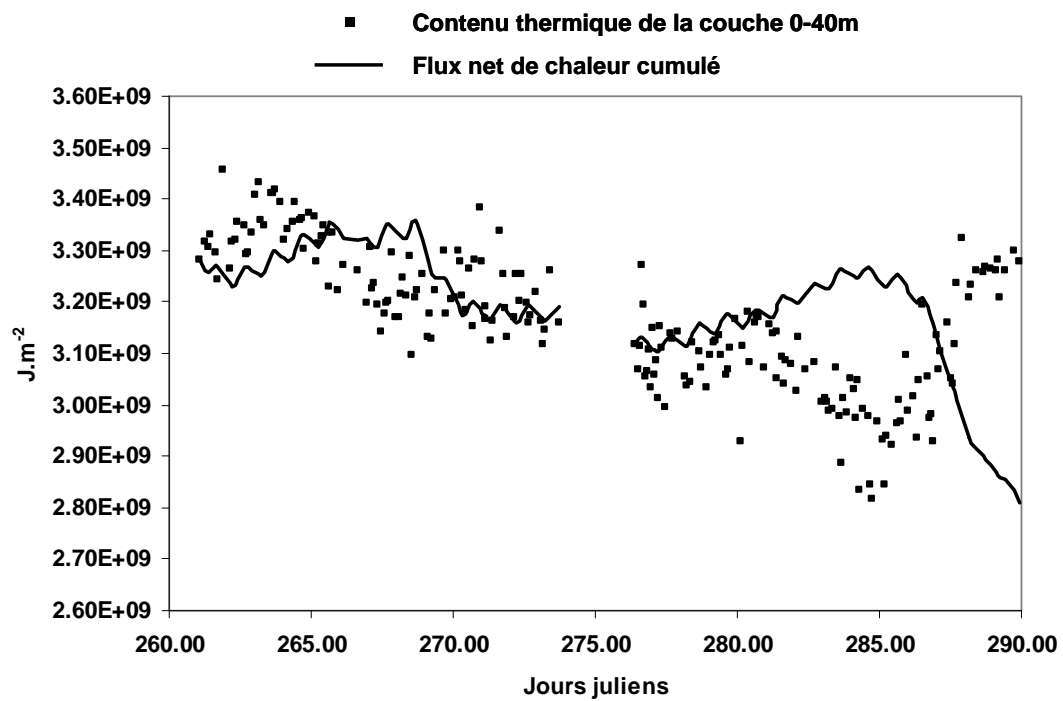


Fig 1.7 : Comparaison de l'évolution temporelle du contenu thermique de la couche 0-40m et du flux net de chaleur cumulé pendant la campagne DYNAPROC 2.

L'épaisseur de la couche de mélange a diminué ; elle n'est plus que de 15m. De plus, au niveau de la thermocline et de la pycnocline, les pentes des profils de température et de densité sont moins fortes, ce qui montre un gradient plus progressif, causé par la présence de l'eau dessalée. Le troisième profil représente les conditions au début de la seconde partie de la campagne (jour 280), c'est-à-dire entre les deux intrusions d'eau dessalée. La couche de mélange est très fine (10m), mais les gradients de température et densité dans la thermocline et la pycnocline sont redevenus importants. La salinité varie entre 38,35 et 38,50. Le dernier profil a été choisi à la fin de la campagne (jours 288), quand la couche de mélange s'approfondit suite aux trois coups de vent successifs. La thermocline et la pycnocline se situent à 35m et présentent toutes deux un gradient fort. Cette fois encore, la salinité varie peu (entre 38,30 et 38,50).

1.2.3 Contenu thermique de la couche 0-40m et flux net de chaleur cumulé

Nous avons calculé le contenu thermique de la couche 0-40m selon la formule suivante :

$$C_{therm_{0-40m}} = \int_0^{40m} T(z) \cdot \rho(z) \cdot C_p \cdot dz$$

avec :

- $T(z)$ la température (°C) à la profondeur z
- $\rho(z)$ la densité (kg.m⁻³) à la profondeur z
- C_p la chaleur spécifique de l'eau (4180 J.kg⁻¹.C⁻¹)
- dz intervalle vertical entre deux mesures (m)

Parallèlement, nous avons aussi calculé le flux net de chaleur cumulé dans le temps, qui représente l'apport de chaleur apporté à l'océan. Le calcul du flux net de chaleur sera présenté en détail dans le chapitre 2.3.2.

Nous avons comparé l'évolution temporelle du contenu thermique de la couche 0-40m avec le flux net de chaleur cumulé (Fig 1.7). Le choix de l'épaisseur de la couche considérée a été guidé par le fait que jusqu'à la fin de la campagne, la profondeur de la couche mélangée était inférieure à 40m.

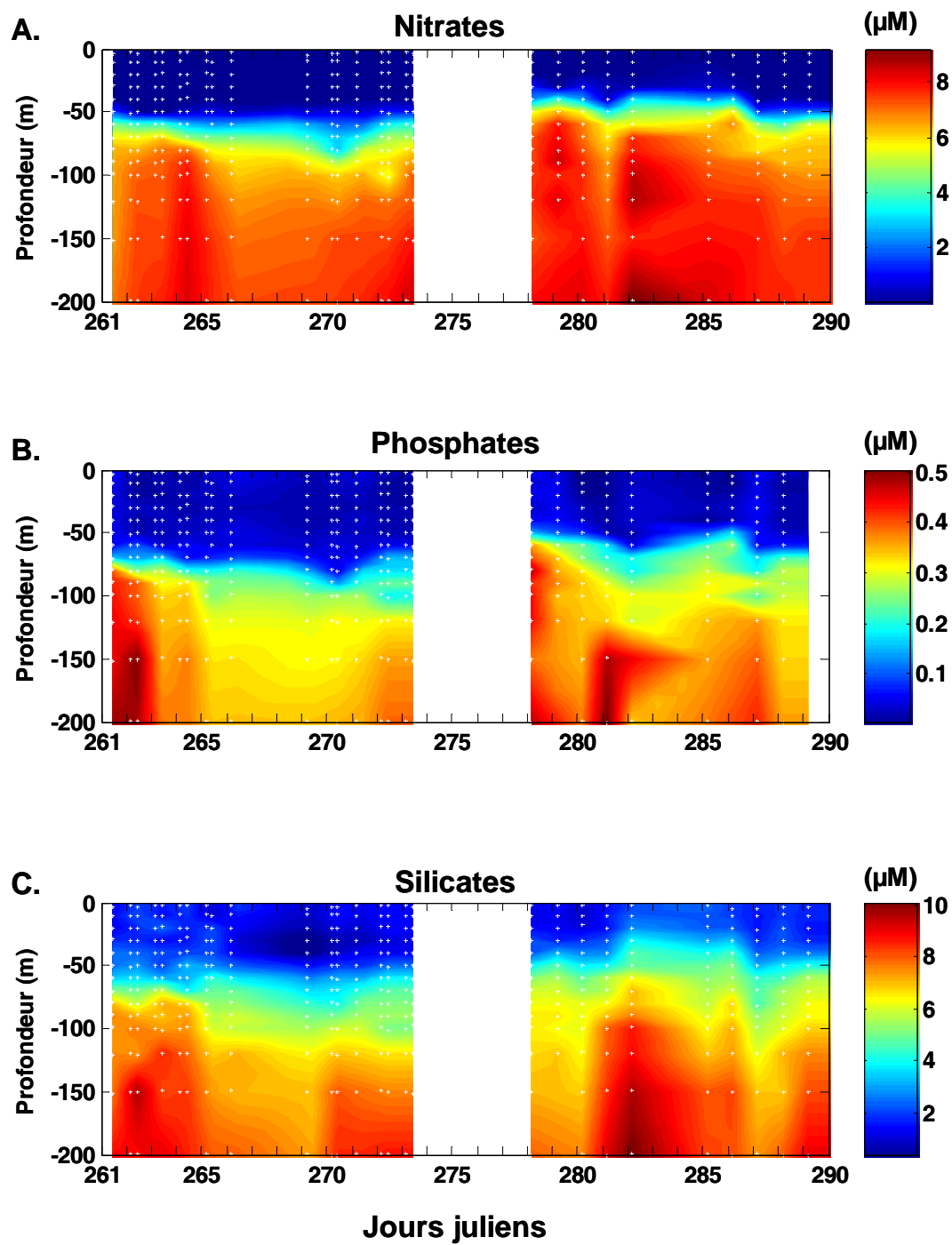


Fig 1.8 : Evolution spatio-temporelle de la concentration en nitrates (A), phosphates (B) et silicates (C) pendant la campagne DYNAPROC 2.

Un phénomène particulier apparaît à partir du jour 281 : le flux net de chaleur cumulé continue à augmenter jusqu'au jour 285, puis il diminue, marquant ainsi l'influence forte des flux négatifs journaliers à cette période. Le contenu thermique de la couche 0-40m présente une évolution totalement inverse à partir du jour 281. Il commence par diminuer, indiquant qu'un apport d'eau froide intervient soit latéralement, soit verticalement puisque les flux restent positifs. Ensuite, il augmente et dépasse même la valeur du jour 281, alors que le flux net devient négatif. Cette fois l'apport par advection ne peut venir que latéralement puisque la température décroît avec la profondeur. Si nous étions isolés de tout apport extérieur, le contenu thermique devrait suivre le flux net de chaleur cumulé (comme dans Andersen et Prieur, 2000). Leur évolution opposée à partir du jour 281 montre qu'il y a eu une advection horizontale en fin de campagne, suffisamment forte pour inverser la tendance de l'influence des flux de surface. Ce phénomène n'était pas détectable directement sur les graphiques de température ou de salinité comme l'étaient les intrusions d'eau dessalée.

1.3 Caractéristiques générales de l'écosystème

1.3.1 Sels nutritifs

L'évolution spatio-temporelle des nitrates, phosphates et silicates dans la couche 0-200m, pendant la campagne est présentée en figure 1.8. Ces données ont été obtenues à partir de prélèvements d'eau de mer effectués par la rosette qui ont ensuite été analysés en laboratoire par colorimétrie selon la méthode de Treguer et Lecorre (1975).

L'évolution temporelle des nitrates (Fig 1.8 A) montre que la couche mélangée présente de très faibles concentrations tout au long de la campagne ($<0,1 \mu\text{M}$). Au début de la campagne, la nitracline se situe à environ 60m de profondeur. Elle s'approfondit autour du jour 270 puis remonte vers la surface. Au début de la seconde partie de la campagne, elle se situe entre 40 et 50m de profondeur puis s'approfondit de nouveau en fin de campagne, à partir du jour 286, suite aux trois coups de vent forts successifs. Sous la nitracline les valeurs de nitrates se situent entre 7 et $10 \mu\text{M}$.

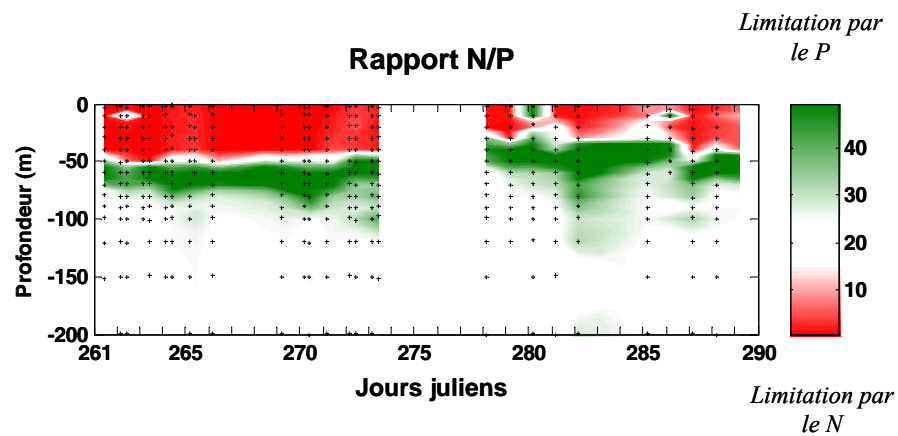


Fig 1.9 : Evolution spatio-temporelle du rapport atomique N/P pendant la campagne DYNAPROC 2.

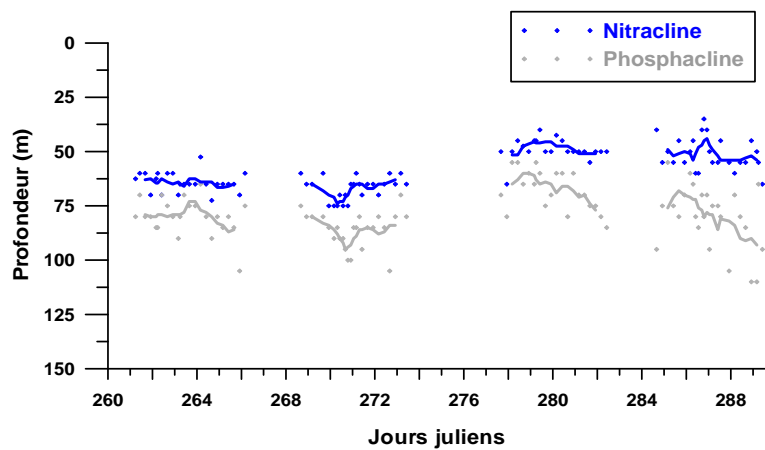


Fig 1.10 : Evolution temporelle des profondeurs de la nitraciline et de la phosphaciline pendant la campagne DYNAPROC 2.

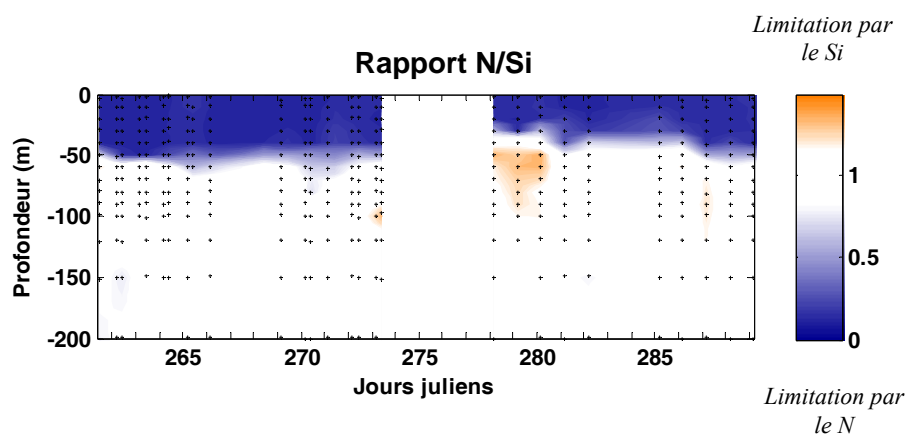


Fig 1.11 : Evolution spatio-temporelle du rapport atomique N/Si pendant la campagne DYNAPROC 2.

Les phosphates (Fig 1.8 B) suivent globalement la même évolution que les nitrates tout au long de la campagne. Les concentrations dans la couche mélangée sont basses ($<0,05 \mu\text{M}$). La phosphacline se situe entre 70 et 80m de profondeur en début de campagne. Comme pour les nitrates, elle descend autour du jour 270, remonte plus en surface au début de la seconde partie de la campagne, puis présente un fort approfondissement à partir du jour 286. Sous la phosphacline, les valeurs de phosphates sont entre 0,3 et $0,5 \mu\text{M}$.

La concentration des silicates dans la couche de surface (Fig 1.8 C) est bien plus élevée que celle des nitrates et des phosphates, avec des valeurs entre 1,5 et $2 \mu\text{M}$. En profondeur, les valeurs atteignent $10 \mu\text{M}$.

Pour connaître le ou les sels nutritifs qui limitent la production primaire, nous avons calculé les rapports atomiques N/P et N/Si (Jacques et Tréguer, 1986). La figure 1.9 montre que le rapport N/P varie entre 0 et 50 pendant la campagne. Selon Marty et al. (2002), ce rapport est proche de 20 dans les eaux de fond méditerranéennes, soit une valeur légèrement supérieure au rapport de Redfield (16:1). Pendant DYNAPROC 2, dans la couche de surface, ce rapport est inférieur à 10, ce qui montre une limitation de la production primaire par les nitrates. Par contre, sous cette zone limitée par les nitrates, on voit la présence d'une couche limitée par les phosphates (en vert sur la figure 1.9), où le rapport N/P est supérieur à 30. Selon l'étude de Marty et al. (2002) sur la série temporelle à DYFAMED de 1991 à 1999, la limitation de la production primaire par les phosphates est une situation typiquement estivale dans cette zone, qui disparaît en moyenne fin septembre-début octobre. Or, en 2004, cette limitation a perduré jusqu'à la fin de la campagne (17 octobre), ce qui montre que 2004 fut une année atypique où les conditions estivales ont duré plus longtemps que la moyenne. La figure 1.10 qui représente les profondeurs de la nitracline et de la phosphacline est une autre illustration de la situation nutritive pendant la campagne. La nitracline se trouve toujours au dessus de la phosphacline. Entre les deux, la production primaire est limitée par les phosphates.

La figure 1.11 représente le rapport N/Si. Selon Jacques et Tréguer (1986), si ce rapport est proche de 1, il n'y a pas de limitation par les silicates ; si ce rapport est supérieur à 1, il y a une limitation par les silicates. Pendant DYNAPROC 2, ce rapport a été supérieur à 1 pendant seulement une très courte période (3jours) et sur une couche d'eau très limitée.

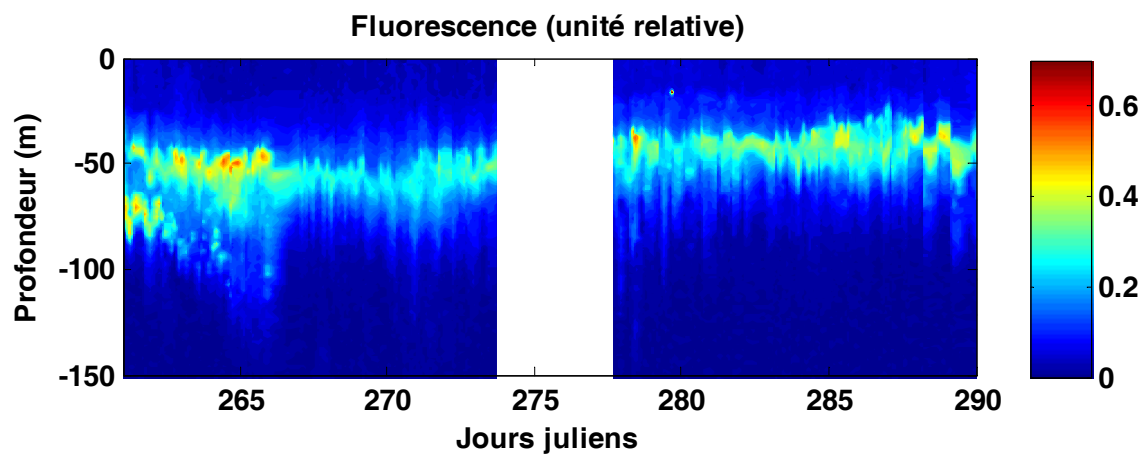


Fig 1.12 : Evolution spatio-temporelle de la fluorescence entre 0 et 150m pendant la campagne DYNAPROC 2.

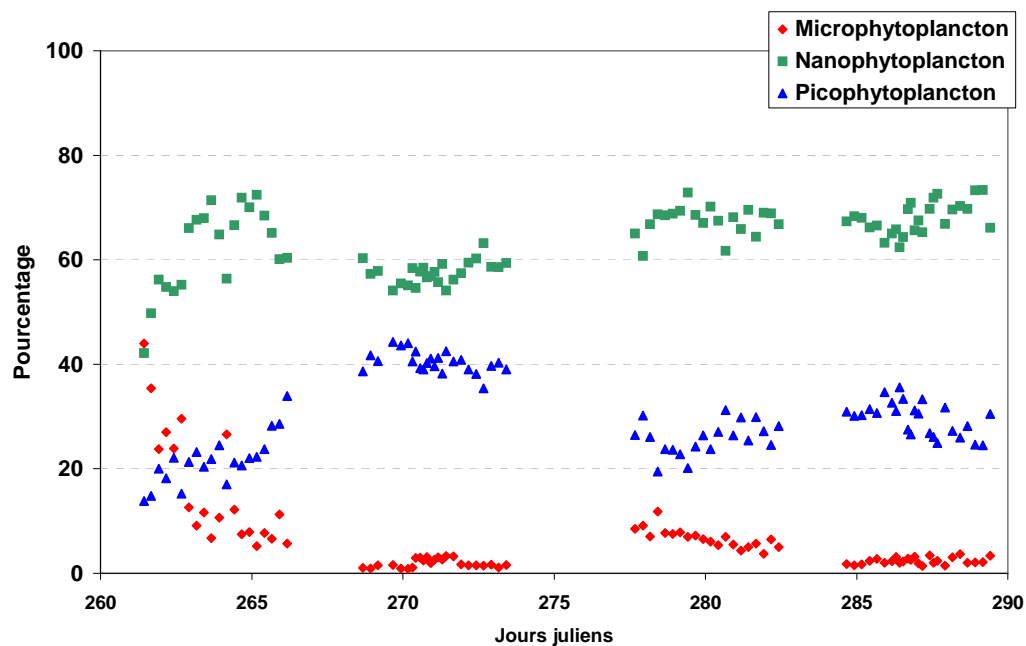


Fig 1.13 : Evolution temporelle de la contribution à la chlorophylle *a* totale du microphytoplancton (en rouge), du nanophytoplancton (en vert) et du picophytoplancton (en bleu) pendant la campagne DYNAPROC 2. Ces valeurs ont été obtenues par analyse pigmentaire (HPLC).

De plus, même pendant cette période, le rapport N/Si n'a jamais dépassé 1,5, indiquant une très faible limitation par les silicates. Nous pouvons donc considérer que les silicates ne sont pas limitants pour la production primaire pendant la campagne, contrairement au nitrate et au phosphate.

1.3.2 Phytoplancton

L'évolution spatio-temporelle de la fluorescence mesurée par la CTD est présentée en Fig 1.12. Au début de la campagne, on observe deux couches de fluorescence, c'est-à-dire un double pic sur les profils verticaux. Le pic profond (entre 70 et 80m) est constitué de diatomées en phase sénescence (Lasternas et al., 2008). Il disparaît très vite après le début de la campagne (3 jours). En revanche, le pic plus superficiel (entre 40 et 50m) perdure jusqu'à la fin de la campagne. Il est majoritairement constitué de nanophytoplancton et picophytoplancton (Lasternas et al., 2008). On peut aussi noter que le maximum de fluorescence se situe autour du jour 265 à environ 50m de profondeur.

Parallèlement aux mesures de fluorescence, des prélèvements à la bouteille Niskin ont été effectués afin de doser les pigments par HPLC (High Performance Liquid Chromatography). Ces mesures ont permis d'établir :

(1) la relation fluorescence / chlorophylle *a*

Partie 1 : **Chl = 2,0740 . (F - 0,00785)** (*n* = 453, *r* = 0,97)

Partie 2 : **Chl = 1,7807 . (F - 0,00785)** (*n* = 466, *r* = 0,96)

(2) la composition de la population phytoplanctonique grâce aux différents pigments (Marty et al., 2008)

La figure 1.13 présente la contribution de trois classes de tailles du phytoplancton à la chlorophylle *a* totale : microphytoplancton (> 20 µm), nanophytoplancton (2 – 20 µm), picophytoplancton (< 2 µm). Le nanophytoplancton domine la composition phytoplanctonique tout au long de la campagne. Il représente 40 à 75% de la Chl *a* totale.

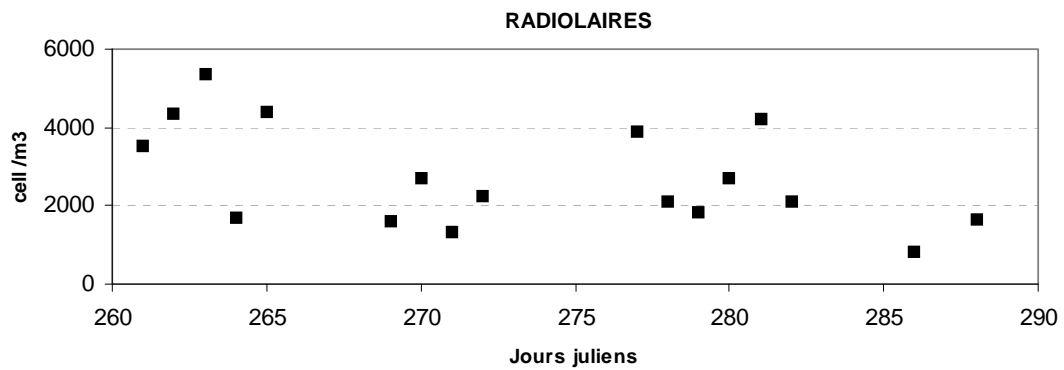


Fig 1.14 : Evolution temporelle de l'abondance des radiolaires prélevés au filet à phytoplancton (53 μ m de vide de maille) entre 0 et 90m, pendant la campagne DYNAPROC 2.

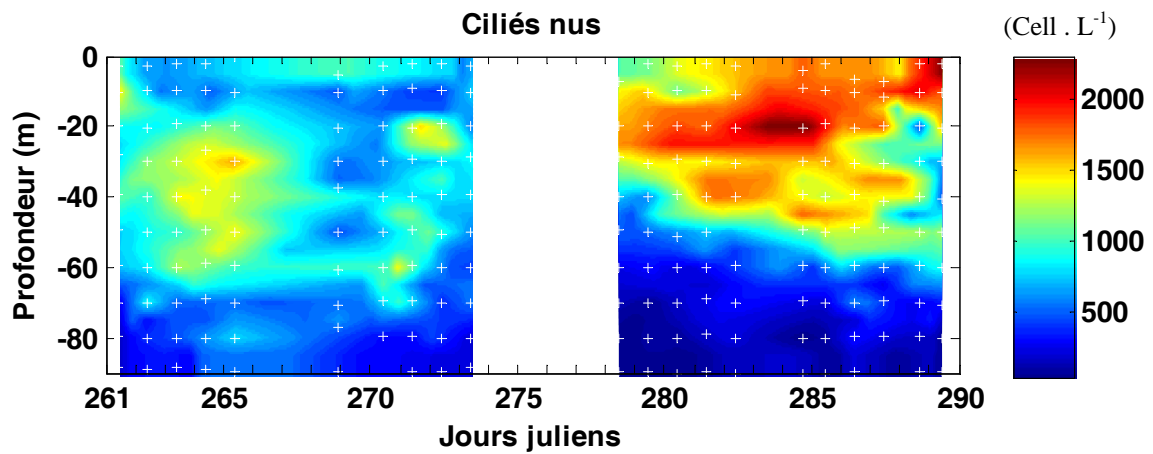


Fig 1.15 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ciliés nus prélevés pendant la campagne DYNAPROC 2.

Le microphytoplancton se classe en deuxième position pendant les 2 premiers jours puis diminue très rapidement. Ces fortes valeurs du début de la campagne correspondent au pic profond de diatomées. Le picophytoplancton représente environ 18 à 20% de la Chl *a* totale au début de la campagne, mais sa contribution relative augmente rapidement pour atteindre des valeurs autour de 40 à 45 % entre les jours 269 et 274. On peut noter que cette augmentation coïncide avec l'arrivée de la première intrusion d'eau dessalée (LSW-1). Dans la seconde partie de la campagne, la contribution de picophytoplancton reste plus stable, oscillant autour de 30%.

1.3.3 Protozoaires

Radiolaires

Les radiolaires ont été prélevés avec un filet à phytoplancton (53 μm de vide de maille) entre 0 et 90m de profondeur. La figure 1.14 montre que ces organismes étaient très abondants pendant DYNAPROC 2, principalement au début de la campagne où leur abondance a atteint 5500 ind.m⁻³ le jour 263. A partir du jour 269 et jusqu'à la fin de la campagne, leur abondance varie entre 800 et 4200 ind.m⁻³.

Ciliés

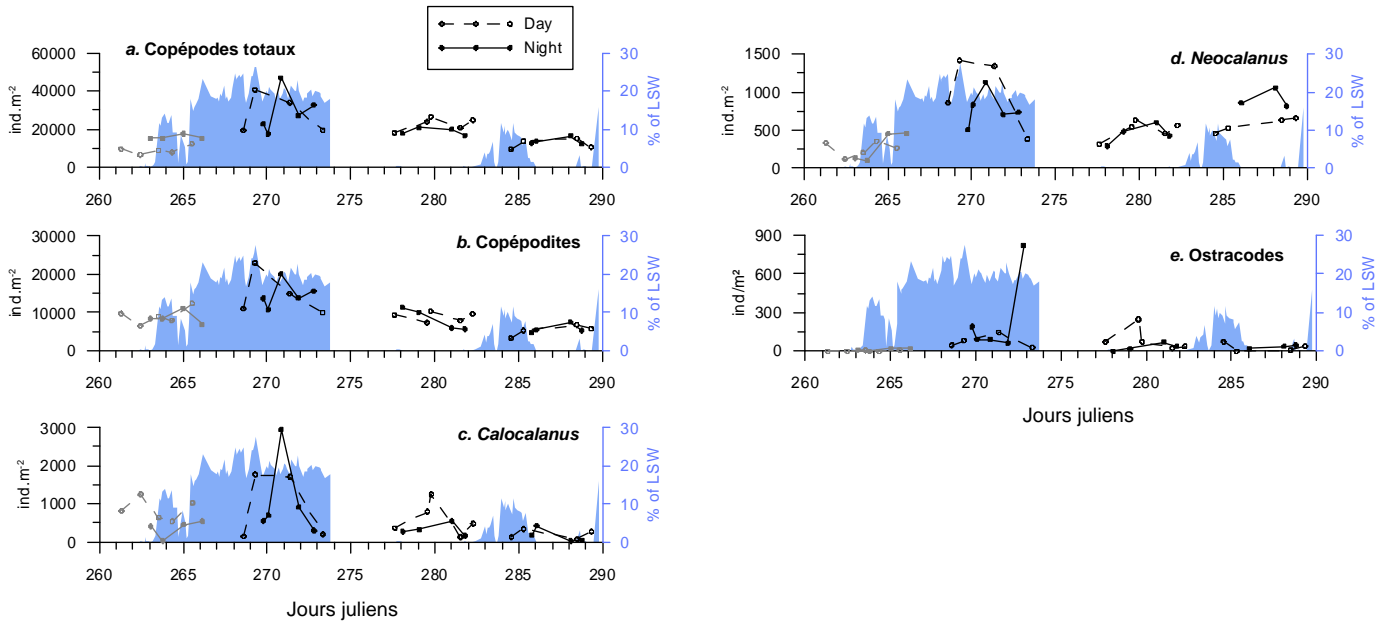
La figure 1.15 présente l'évolution temporelle des ciliés nus pendant la campagne. Les échantillons ont été prélevés avec la rosette, tous les 10m entre la surface et 90m de profondeur. Pendant la première partie de la campagne, les ciliés étaient principalement situés entre 20 et 60m de profondeur, avec des valeurs maximales allant jusqu'à 1000 cellules.L⁻¹. Pendant la seconde partie de la campagne, leur abondance a fortement augmenté (jusqu'à 2000 cellules.L⁻¹) et ils étaient situés plus en surface.

1.3.4 Mésozooplancton et macrozooplancton

Pour étudier le mésozooplancton et le macrozooplancton, deux types de filets ont été utilisés :

- le filet WP-II dont le vide de maille est de 200 μm . Les organismes prélevés avec ce filet appartiennent au mésozooplancton (principalement des copépodes).

Filet WP-II



Filet BIONESS

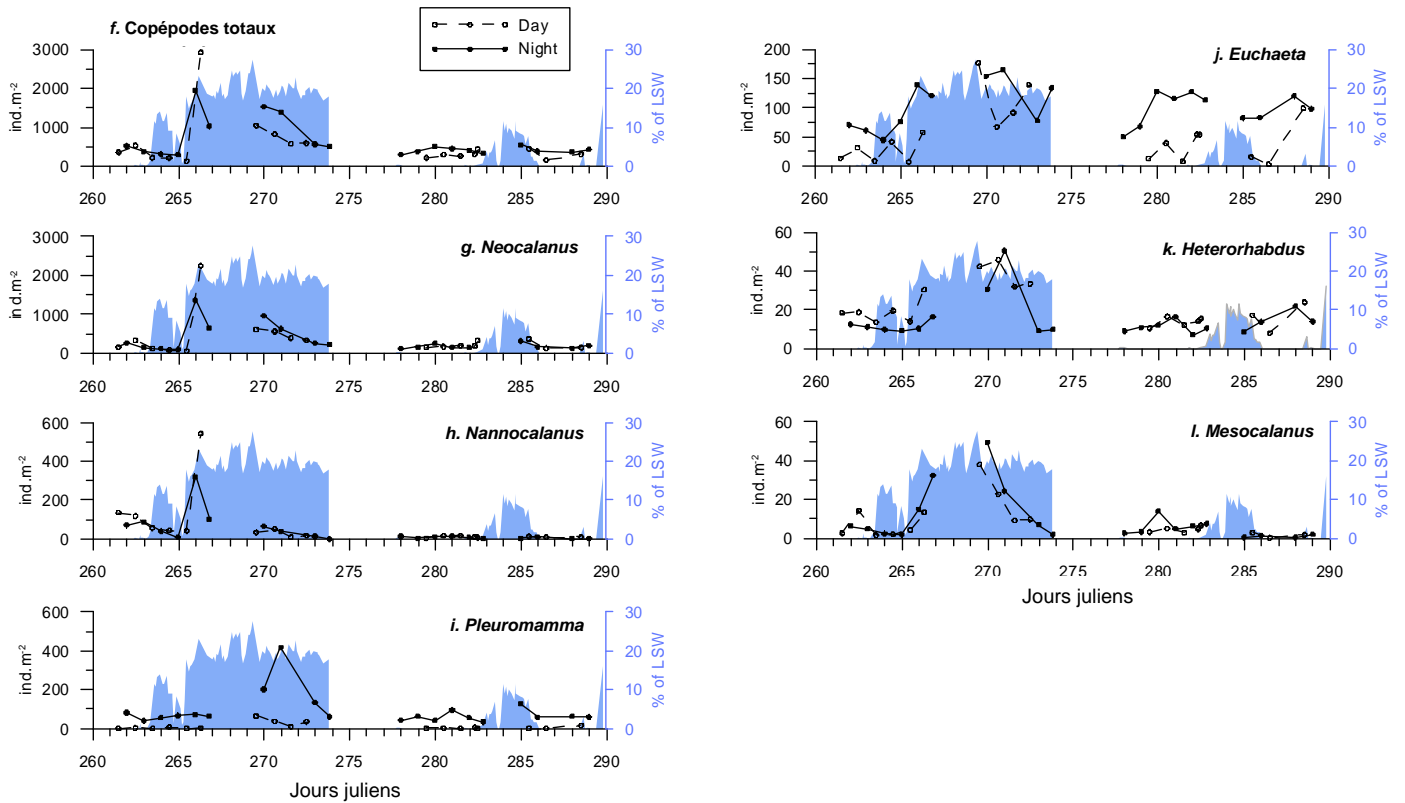


Fig 1.16 : Evolution temporelle des groupes zooplanctoniques dont l'abondance (ind.m^{-2}) a significativement augmenté pendant la première intrusion d'eau dessalée pendant la campagne DYNAPROC 2. Plus de détails dans Raybaud et al. (2008a), présenté en annexe.

Les pêches ont été effectuées en traits verticaux entre 200m et la surface. Un triple filet a été utilisé. Deux de ces filets étaient destinés à l'évaluation de la biomasse (Mousseau et al., 2008) et le troisième était destiné au comptage et à l'identification taxonomique.

- le filet multinappes BIONESS (Sameoto, 1980) dont le vide de maille était de 500 μ m. Les organismes prélevés avec ce filet sont des grands copépodes, du macroplancton et du micronecton.

Les pêches ont été effectuées de façon oblique sur les couches d'eaux suivantes : 0-250m, 0-700m et 0-1000m. Les profondeurs d'ouverture et de fermeture de chacun des 9 filets du BIONESS sont présentées en figure 1.17. L'identification des organismes a été effectuée par des scientifiques de l'IBSS (Institute of Biology of the Southern Seas) de Sébastopol.

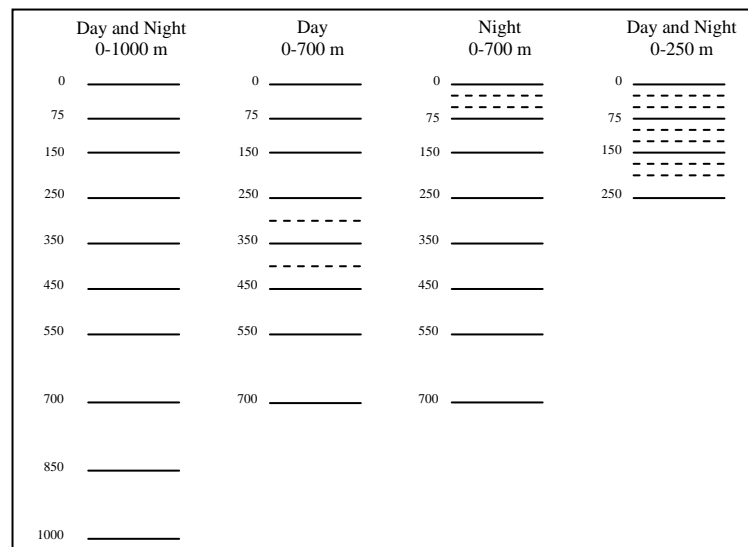


Fig 1.17 : Profondeurs d'ouverture/fermeture des filets du BIONESS lors des différentes pêches de la campagne DYNAPROC 2. En traits pleins : profondeurs communes à toutes les pêches, en pointillés : profondeurs spécifiques.

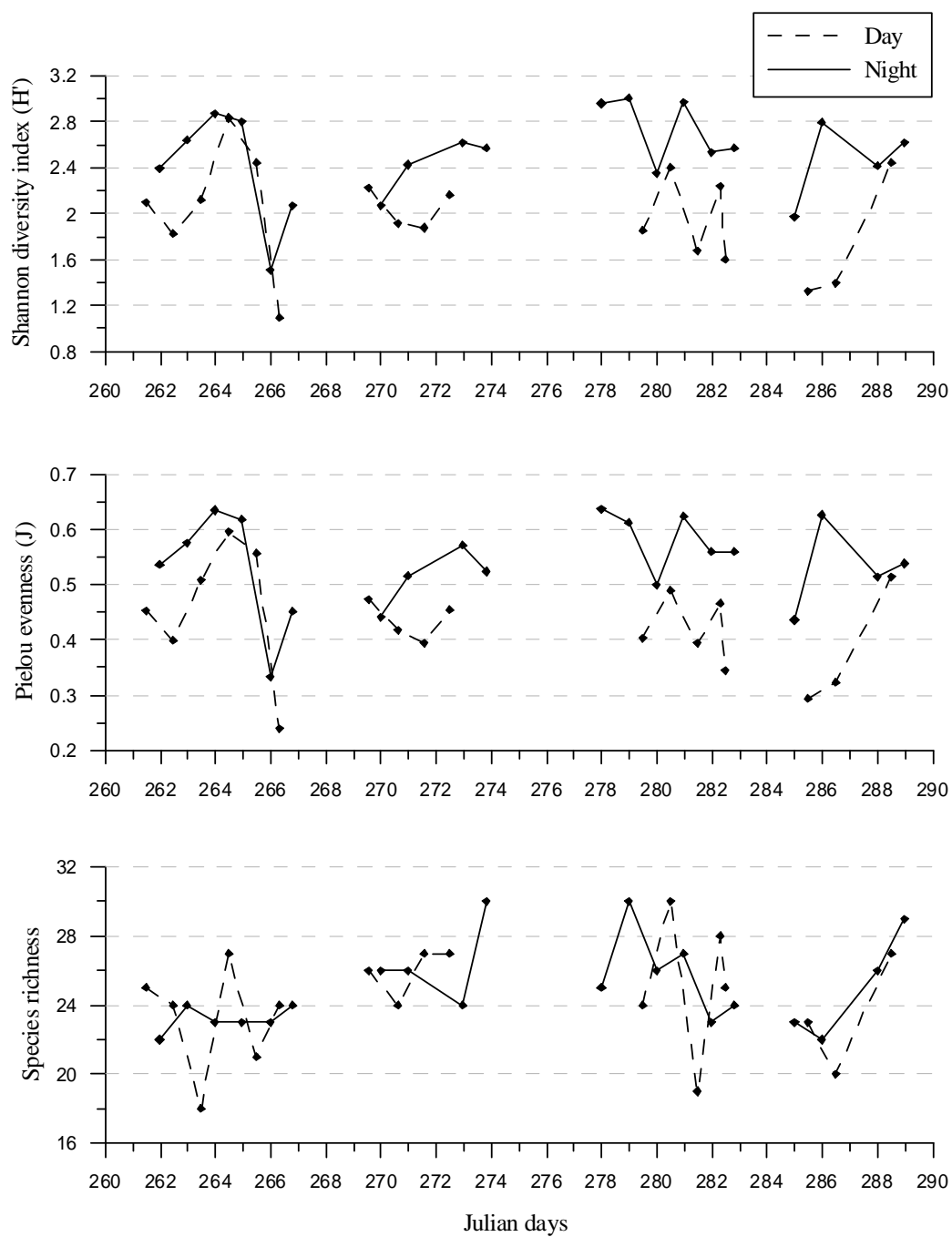


Fig 1.18 : Evolution temporelle de trois indices de diversité calculés sur les copépodes prélevés avec le filet BIONESS sur la couche 0-250m, pendant la campagne DYNAPROC 2.

Evolution temporelle du zooplancton sur la couche 0-250m

L'étude de l'évolution temporelle du zooplancton dans la couche 0-250m a fait l'objet d'une publication présentée en annexe : Raybaud et al. (2008a). Nous allons ici en résumer les points importants.

Dans la couche épipélagique, l'abondance de certains groupes zooplanctoniques a fortement augmenté pendant la première intrusion d'eau dessalée (Fig 1.16). Parmi les copépodes adultes, il s'agit des *Calocalanus*, *Euchaeta*, *Heterorhabdus*, *Mesocalanus*, *Nannocalanus*, *Neocalanus*, *Pleuromamma*. Les copépodites ont aussi significativement augmenté. Parmi les autres groupes que les copépodes, seule l'abondance des petits ostracodes (pêchés au filet WP-II) a montré une augmentation significative. En revanche, aucune modification significative d'abondance n'a été relevée lors du passage de la seconde intrusion (LSW-2), qui était de taille et d'intensité plus faible que la première.

La diversité spécifique n'a pu être calculée que sur les données de copépodes issues du BIONESS car dans ces données, plus de 91% des individus avaient été identifiés jusqu'à l'espèce, contre seulement 42% avec le WP-II. Nous avons donc calculé la diversité des grands copépodes ($>500 \mu\text{m}$). Bien que cela ne représente pas la diversité de la totalité de la communauté des copépodes, des tendances intéressantes se dégagent. Tout d'abord, l'indice de Shannon ainsi que l'équitabilité de Piélou sont plus élevés la nuit que le jour (Fig 1.18). En revanche, la richesse spécifique reste sensiblement la même. En d'autres termes, il n'y a pas plus d'espèces de copépodes la nuit que le jour dans la couche épipélagique, mais leur contribution relative dans la communauté change à cause de l'arrivée, la nuit, des espèces migratrices qui étaient en profondeur pendant la journée. Par ailleurs, on peut noter que l'indice de Shannon et l'équitabilité de Piélou présentent des valeurs très basses à l'arrivée de la première intrusion d'eau dessalée. Ceci s'explique par une augmentation très forte de l'abondance des copépodes dominants les pêches BIONESS : *Neocalanus*, *Nannocalanus*. Ces deux genres représentent à eux seuls plus de 80% du nombre total de copépodes à l'arrivée de la première intrusion.

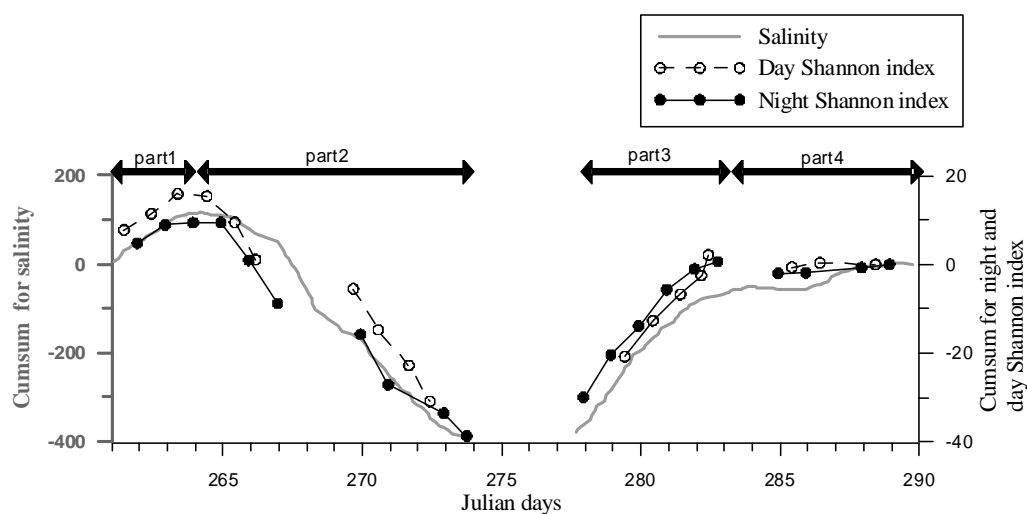


Fig 1.19 : Somme cumulée des écarts à la moyenne de la salinité (en gris) et de l'indice de diversité de Shannon calculé sur les grands copépodes (en noir), sur la couche 0-250m, pendant la campagne DYNAPROC 2.

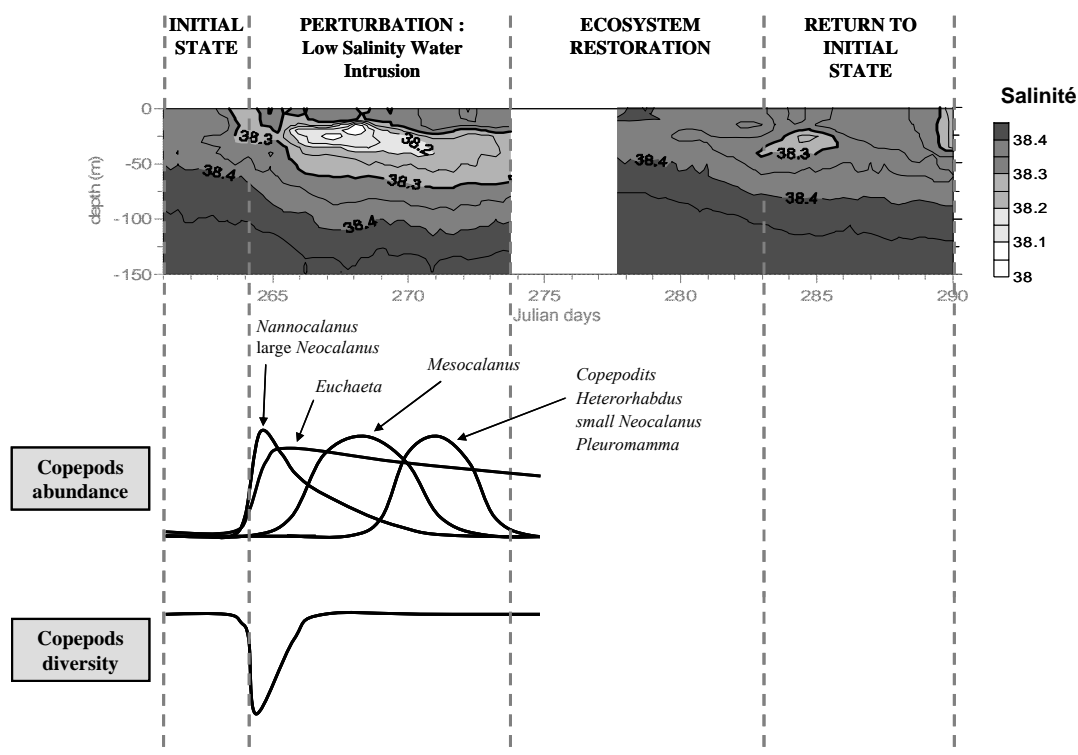


Fig 1.20 : Schéma récapitulatif de l'influence de la première intrusion d'eau dessalée sur l'abondance et la diversité des grands copépodes pendant la campagne DYNAPROC 2.

Dans une autre étude (Raybaud et al., 2008b ; annexe 3), la diversité des grands copépodes a été comparée avec celle d'autres groupes de niveaux trophiques différents : les dinoflagellés (*Ceratium*) et le microzooplancton herbivore (tintinnides). Cette étude a montré que ces différents groupes présentaient des similitudes dans l'organisation de leur communauté en terme de diversité (richesse spécifique, indice de Shannon, distribution rang/fréquence, nombre d'espèces principales et rares).

Afin de confirmer l'influence des intrusions d'eau dessalée sur la diversité des copépodes, la méthode des sommes cumulées des écarts à la moyenne a été appliquée (Fig 1.19). Les courbes de salinité, diversité de jour et diversité de nuit présentent la même évolution temporelle, avec des inversions de pente simultanées. Ceci montre que les variations de salinité et de diversité des copépodes par rapport à la moyenne de la série arrivent au même moment, ce qui confirme l'influence de la salinité sur la diversité des grands copépodes.

La méthode des sommes cumulées permet aussi de découper la campagne en quatre périodes :

1. Jours 261 à 264 : les pentes sont positives, ce qui signifie que les valeurs successives de salinité et de diversité sont au dessus de la moyenne
2. Jours 264 à 274 : les pentes sont négatives, ce qui signifie que les valeurs de salinité et diversité sont en dessous de la moyenne. Cette période correspond à la première intrusion d'eau dessalée
3. Jours 278 à 283 : les pentes redeviennent positives, ce qui montre la fin de la LSW-1
4. Jours 283 à 290 : les pentes sont proches de zéro. Il n'y a aucun effet de la seconde intrusion d'eau dessalée. La structure de la communauté de copépodes ainsi que la salinité sont stables.

Un schéma résumant l'influence des intrusions d'eau dessalée sur les copépodes, aussi bien en terme d'abondance qu'en terme de diversité, est présenté est figure 1.20. Au niveau de l'abondance, ce schéma résume les quatre types de variation des copépodes lors de la LSW-1. En effet, parmi les groupes dont l'abondance augmente, certains augmentent au début de la LSW, d'autres au milieu, et enfin, certains augmentent à la fin.

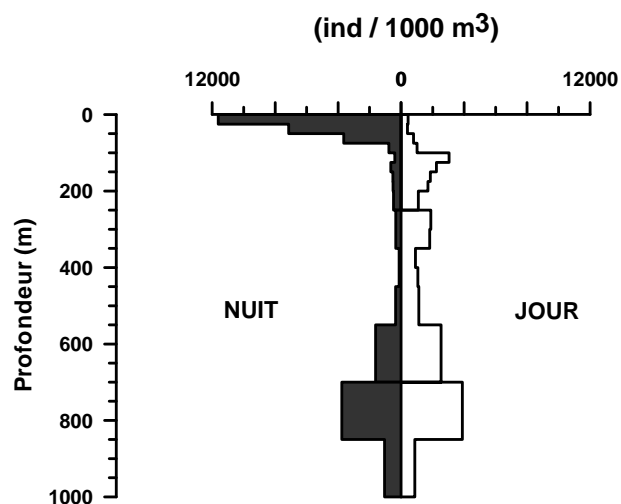


Fig 1.21 : Distribution verticale moyenne, de jour et de nuit, des grands copépodes (prélevés avec le filet BIONESS) pendant la campagne DYNAPROC 2 (en ind.1000m⁻³). 18 pêches de jour ont été effectuées et 20 pêches de nuit.

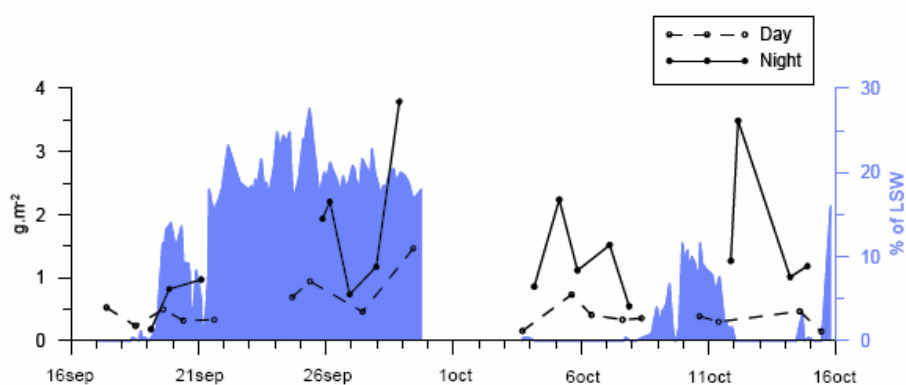


Fig 1.22 : En noir : évolution temporelle de la biomasse, de jour et de nuit, du zooplancton prélevé avec le filet WP2, sur 0-200m, pendant la campagne DYNAPROC 2 (g.m⁻² de poids sec). En bleu : Pourcentage de la colonne d'eau 0-200m occupée par de l'eau dessalée (<38.30).

Distributions verticales et migrations verticales nycthémérales du zooplancton

La distribution verticale moyenne des grands copépodes prélevés avec le filet BIONESS (500 μm de vide de maille), de jour et de nuit, est présentée figure 1.21. D'un point de vue général, deux zones se distinguent : la zone 700 – 1000m, où les distributions de jour et de nuit sont équivalentes, et la zone 0 - 700m où de grandes variations de distribution entre le jour et la nuit sont visibles.

En profondeur (entre 700 et 1000m), la communauté des copépodes est principalement constituée de *Calanus helgolandicus*. Or, cette espèce est connue pour effectuer une migration verticale ontogénique et entrer en diapause en profondeur à cette période de l'année (Bonnet et al., 2005).

Plus en surface (entre 0 et 700m), l'abondance maximale de nuit est observée entre 0 et 25m et atteint presque 12 ind.m⁻³. Le jour, le maximum d'abondance se situe entre 100 et 125m et ne dépasse pas 3,7 ind.m⁻³. Cette différence met en évidence la proportion importante de copépodes migrants parmi ceux qui ont été prélevés avec le filet BIONESS. Le copépode *Neocalanus gracilis*, qui est connu pour effectuer des migrations verticales nycthémérales (Andersen et al., 2001b), représente plus de la moitié du nombre total de copépodes prélevés sur la couche 0-250m.

En général, les organismes qui effectuent des migrations verticales nycthémérales descendent en profondeur la journée pour échapper aux prédateurs et remontent en surface la nuit pour se nourrir. *Neocalanus gracilis* est un copépode à tendance herbivore (Mauchline, 1998). On pourrait donc s'attendre à avoir un maximum de concentration non loin du maximum de chlorophylle la nuit. Or, ce copépode ne s'y arrête pas et remonte jusqu'à la surface (0-25m). Nous pensons donc que ce copépode pourrait se nourrir de petits organismes (ciliés ou autres protozoaires) dans la couche de surface.

La figure 1.22 représente l'évolution temporelle de la biomasse (en poids sec) du zooplancton prélevé de jour et de nuit avec le filet WP-II (200 μm de vide de maille) sur la couche 0-200m.

HERBIVORES

(ind.1000 m⁻³)



CARNIVORES

(ind.1000 m⁻³)

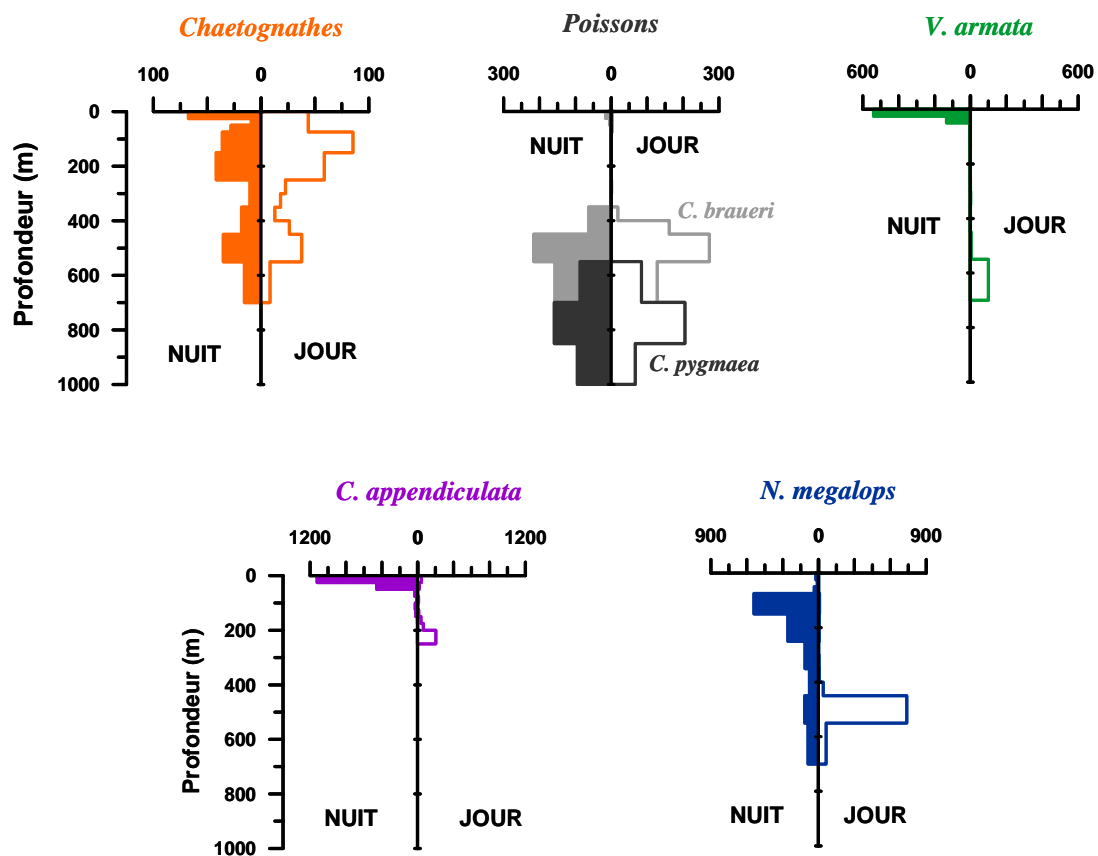


Fig 1.23 : Distribution verticale moyenne, de jour et de nuit, des principaux taxa de macrozooplancton et de micronecton prélevés avec le filet BIONESS pendant la campagne DYNAPROC 2 (en ind.1000m⁻³).

C. inflexa = *Cavolinia inflexa* ; *M. norvegica* = *Meganyctiphanes norvegica* ; *V. armata* = *Vibilia armata* ; *C. appendiculata* = *Chelophyes appendiculata* ; *N. megalops* = *Nematoscelis megalops*.

La biomasse de nuit est en moyenne 2,2 fois plus élevée que la biomasse de jour, indiquant l'arrivée de nouveaux organismes, la nuit, dans la couche de surface. Ce chiffre sera utilisé dans le chapitre 2.2.3 afin de "paramétriser" la migration verticale du mésozooplancton dans le modèle.

Pour le macrozooplancton et le micronecton, les distributions verticales des principaux taxa sont présentées en figure 1.23. Parmi les espèces à tendance herbivore, les organismes les plus abondants sont *Cavolinia inflexa* (ptéropode) et *Meganyctiphanes norvegica* (euphausiacée). Tous deux présentent des distributions verticales très différentes entre le jour et la nuit. Le maximum d'abondance de *C. inflexa* a été observé la nuit entre 0 et 25m (5000 ind.1000m⁻³). Le jour, les concentrations de cette espèce étaient beaucoup plus faibles (300 ind.1000m⁻³ maximum) et localisées soit entre 0 et 100m, soit entre 175 et 250m. Comme pour le copépode *N. gracilis*, on peut noter que cette espèce n'est pas localisée au niveau du maximum de chlorophylle la nuit, mais remonte beaucoup plus en surface. En revanche, *M. norvegica* se situe la nuit entre 0 et 150m, avec un maximum entre 25 et 75m, soit au niveau de la couche riche en chlorophylle. Le jour, cette espèce descend jusqu'à 450-550m.

Parmi les organismes carnivores du macrozooplancton et du micronecton, les plus abondants sont les chaetognathes, les poissons, l'hypéride *Vibilia armata*, le siphonophore *Chelophyes appendiculata* et l'euphausiacée *Nematoscelis megalops*. Les chaetognathes sont répartis sur l'ensemble de la colonne 0-700m et leur distribution verticale ne présente pas de différence jour/nuit. Leur pression de prédation s'applique donc de la même façon le jour et la nuit. Les poissons les plus abondants, sont situés très profond et ils n'effectuent pas de migration verticale non plus. Deux espèces dominent : *Cyclothone braueri* (400-700m) et *Cyclothone pygmea* (550-1000m). L'hypéride *V. armata* et le siphonophore *C. appendiculata* ont la même stratégie de migration : ils viennent se nourrir entre 0 et 25m de profondeur la nuit puis redescendent la journée (à 550-700m pour le premier, et 200-250m pour le second). L'euphausiacée *N. megalops* ne remonte pas autant en surface la nuit que les deux précédents : elle se situe majoritairement entre 75 et 150m la nuit, c'est à dire juste en dessous du maximum de biomasse phytoplanctonique, et 450 à 550m le jour.

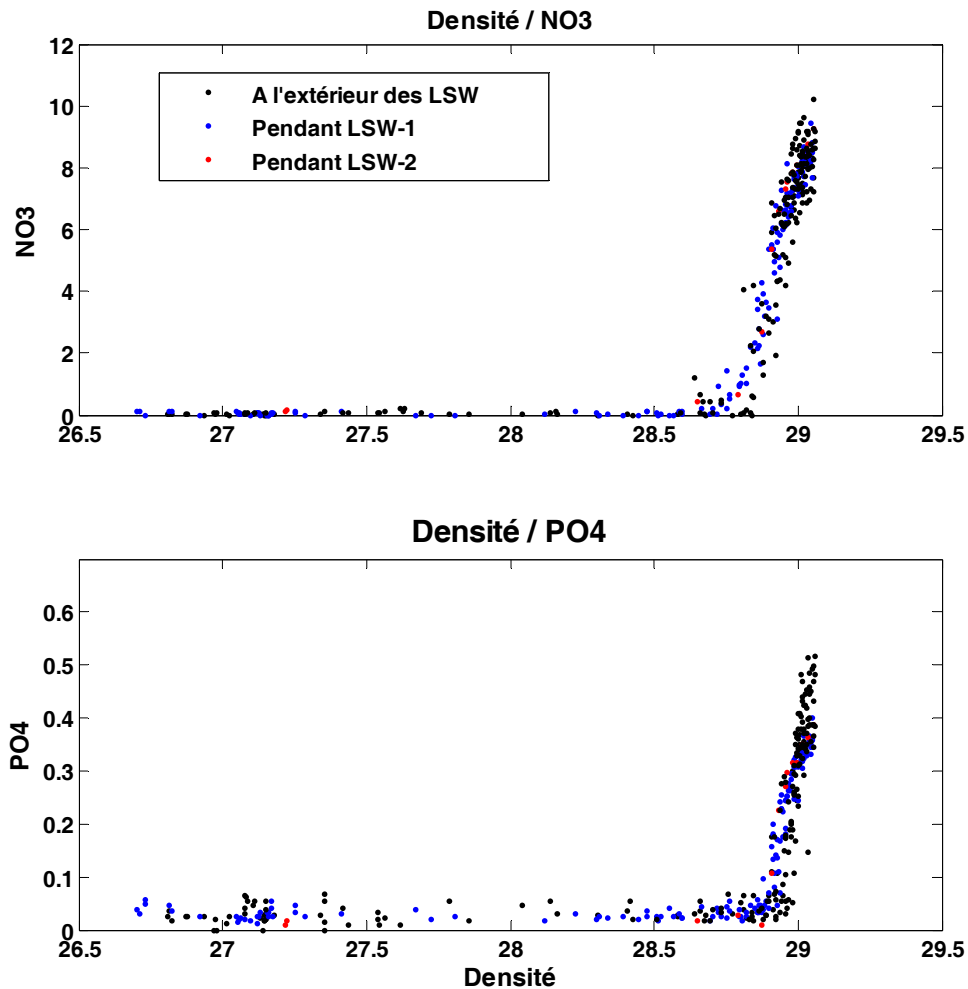


Fig 1.24 : Relation densité/nitrates (A) et densité/phosphates (B) pendant la campagne DYNAPROC 2. En noir : prélèvements à l'extérieur des intrusions d'eau dessalées (LSW, Low Salinity Water), en bleu : pendant la première intrusion (LSW-1), en rouge : pendant la seconde intrusion (LSW-2). Les sels nutritifs sont exprimés en μM et la densité en kg.m^{-3} .

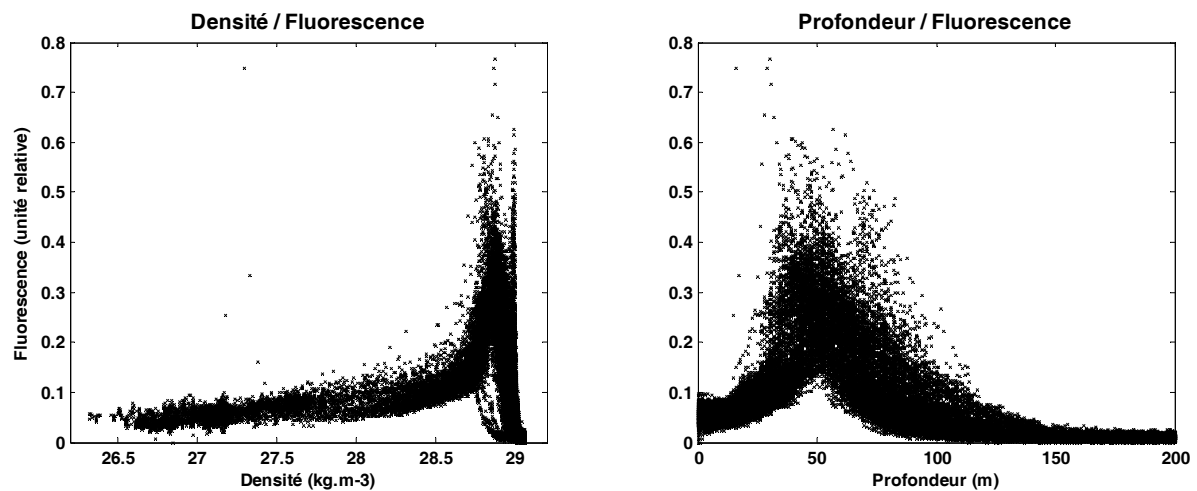


Fig 1.25 : Relation densité/fluorescence (gauche) et profondeur/fluorescence (droite) pendant la campagne DYNAPROC 2.

1.4 Relation entre la densité, les sels nutritifs et la fluorescence

La figure 1.24 présente les relations densité/nitrates et densité/phosphates. Afin de vérifier si cette relation changeait avec les intrusions d'eau dessalée (LSW), trois couleurs ont été utilisées. Les courbes de nitrates et de phosphates présentent la même allure : les valeurs sont très proches de l'axe des x quand la densité est faible (ce qui correspond aux faibles valeurs de sels nutritifs dans la couche de surface) puis les concentrations de nitrates et de phosphates augmentent de façon linéaire avec la densité. De ces deux graphiques, nous pouvons donc conclure que :

1. la distribution spatio-temporelle des sels nutritifs est fonction de la densité
2. il n'y a pas de modification de la relation densité/nitrates et densité/phosphates lors des intrusions d'eau dessalée.

De la même manière, nous avons étudié la relation densité/fluorescence (Fig 1.25). De la densité 26,3 à la densité 28,7, la fluorescence est très faible car cela correspond à la couche de surface. Le pic de fluorescence est toujours localisé dans une gamme de densité très faible : entre 28,75 et 29. En revanche, si l'on regarde la relation profondeur/fluorescence, on peut voir que le pic de fluorescence se trouve en moyenne vers 50m, mais qu'il s'étend entre 30 et 100m.

Chapitre 2

Le modèle de base

2.1 Le modèle physique	63
2.1.1 Modèle initial de Gaspar et al. (1990)	63
2.1.2 Paramétrisation de l'advection verticale	67
2.2 Le modèle biologique	71
2.2.1 Modèle biologique de base et modifications apportées	71
2.2.2 Les différents compartiments du modèle biologique	73
2.2.3 Mécanismes biologiques considérés	77
2.3 Flux à l'interface océan – atmosphère	87
2.3.1 Eclairement solaire de surface et pénétration de la lumière dans la colonne d'eau	87
2.3.2 Flux net de chaleur	89
2.4 Discrétisation des équations	95
2.5 Conditions initiales et conditions aux limites.....	95

Chapitre 2

Le modèle de base

Le choix du type de modèle utilisé comme base de travail était fonction de la zone d'étude et des questions posées. La zone centrale de la mer Ligure étant une zone que l'on pensait isolée des eaux côtières et où les apports latéraux étaient considérés comme négligeables (Béthoux et Prieur, 1983), nous avons décidé au début de ce travail d'utiliser un modèle unidimensionnel sur la verticale. Ce choix sera discuté dans le chapitre 4.

De plus, dans cette étude, nous voulions étudier le rôle de l'environnement physique sur le développement du réseau trophique pélagique car l'un des objectifs de la campagne était d'étudier la transition saisonnière entre l'été et l'automne, et notamment comment l'écosystème réagit aux changements atmosphériques et météorologiques qui ont lieu à cette époque (diminution de l'éclairement journalier, refroidissement de l'air, coups de vent, passage de perturbations...). De ce fait, nous avons choisi d'utiliser un modèle 1D couplé physique-biologie.

Le modèle physique retenu pour ce travail est celui de Gaspar et al. (1990). Le modèle biologique utilisé comme base de travail est celui de Chifflet et al. (2001) car il avait été appliqué à la même zone géographique que notre zone d'étude pour simuler l'évolution de l'écosystème pélagique au large pendant la campagne DYNAPROC 1 (mai 1995). Le modèle d'écosystème de Chifflet et al. (2001) est basé sur les travaux d'Andersen et al. (1987), Andersen et Nival (1989), Andersen et Rassoulzadegan (1991) et Lacroix (1998).

2.1 Le modèle physique

2.1.1 Modèle initial de Gaspar et al. (1990)

Gaspar et al. (1990) ont élaboré un modèle unidimensionnel de la couche de mélange basé sur le schéma de fermeture de la turbulence proposé par Mellor et Yamada (1974). Dans ce modèle, les équations de conservation de la chaleur, de la salinité et de la quantité de mouvement sont :

$$\text{Température} \quad \frac{\partial T}{\partial t} = \frac{F_{sol}}{\rho_0 C_p} \frac{\partial I}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial z} (K_h \frac{\partial T}{\partial z})$$

$$\text{Salinité} \quad \frac{\partial S}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} (K_s \frac{\partial S}{\partial z})$$

$$\text{Quantité de mouvement} \quad \begin{cases} \frac{\partial U}{\partial t} = f_{cor} V + \frac{\partial}{\partial z} (K_m \frac{\partial U}{\partial z}) \\ \frac{\partial V}{\partial t} = -f_{cor} U + \frac{\partial}{\partial z} (K_m \frac{\partial V}{\partial z}) \end{cases}$$

avec :

T la température (K),

S la salinité,

U et V les composantes de la vitesse horizontale (m.s⁻¹),

ρ_0 la masse volumique de l'eau de mer (1024,458 kg.m⁻³),

C_p la chaleur spécifique (4178 J.kg⁻¹.K⁻¹),

f_{cor} le paramètre de Coriolis (0,99964.10⁻⁴ s⁻¹) à la latitude du point étudié,

F_{sol} l'éclairement solaire incident à la surface (W.m⁻²),

$I(z)$ la fraction (sans dimension) de l'éclairement qui arrive à la profondeur z ,

K_h , K_s et K_m sont les coefficients de diffusion turbulente (m^2s^{-1}) respectivement de la température, de la salinité et de la quantité de mouvement et sont définis selon la relation de Prandl-Kolmogorov (Bougeault et Lacarrère, 1989) :

$$K_m = c_k \cdot l_k \cdot e^{-1/2} \quad \text{et} \quad K_s = K_h = \frac{K_m}{P_{rt}}$$

Comme Bougeault et Lacarrère (1989), nous considérons que $P_{rt}=1$.

Pour fermer le système, l'énergie cinétique turbulente e (m^2s^{-2}), définie comme $e = 1/2 \cdot (u'^2 + v'^2 + w'^2)$ est déterminée à partir de l'équation de transport :

$$\frac{\partial \bar{e}}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial z} (\overline{ew'} + \frac{\overline{p'w'}}{\rho_0}) - (\overline{u'w'} \frac{\partial U}{\partial z} + \overline{v'w'} \frac{\partial V}{\partial z}) + \overline{b'w'} - \varepsilon$$

avec :

U et V les composantes de la vitesse horizontale (m.s^{-1}),

u' , v' , w' les fluctuations turbulentes des trois composantes de la vitesse horizontale et verticale,

p la pression (Pa ou $\text{kg.m}^{-1}.\text{s}^{-2}$),

b la flottabilité avec $b = g \cdot (\rho_0 - \rho) / \rho_0$

g représente l'accélération gravitationnelle ($g = 9,81 \text{ m.s}^{-2}$),

ρ la masse volumique (kg.m^{-3}) est déterminée par l'équation d'état de l'eau de mer,

ε (exprimé en $\text{m}^2.\text{s}^{-3}$) représente la dissipation de l'énergie cinétique turbulente :

$$\varepsilon = (0,7 \cdot e^{-3/2}) / l\varepsilon \quad (\text{Bougeault et Lacarrère, 1989}),$$

avec $l\varepsilon$ la longueur caractéristique de la dissipation.

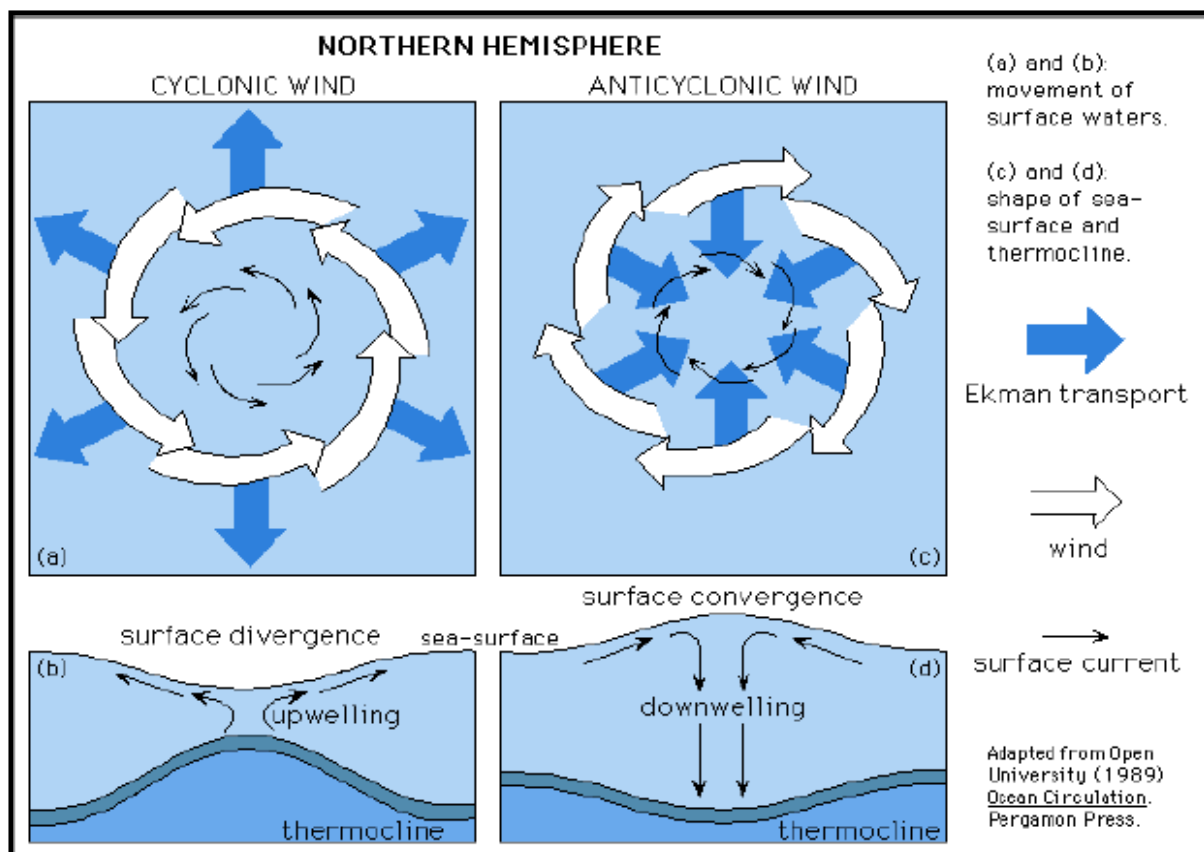


Fig 2.1 : Principe du pompage d'Ekman dans l'océan.
 (source : http://www.ifremer.fr/lpo/speich/COURS/PO20/PO20_3EkmanPump.ppt.pdf)

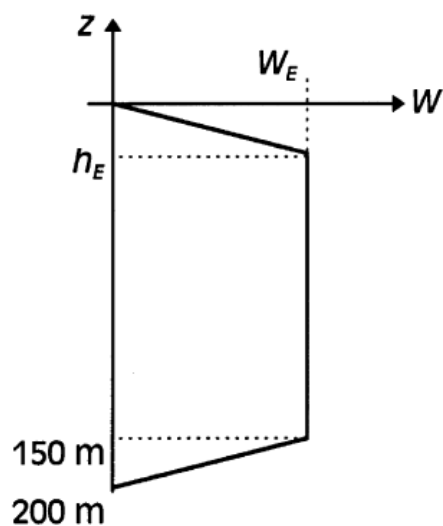


Fig 2.2 : Profil de la vitesse verticale (W) due au pompage d'Ekman introduite dans le modèle. h_E représente la profondeur d'Ekman (d'après Chifflet et al., 2001).

Le profil de l'énergie cinétique turbulente $\bar{e}(z)$ présente un maximum en subsurface, puis décroît pour tendre vers zéro à l'approche de la base de la couche de mélange. Afin de simuler de façon réaliste la profondeur de la couche de mélange, Gaspar et al. (1990) ont fixé une valeur minimale $\bar{e}_{\min} = 10^{-6} \text{ m}^2.\text{s}^{-2}$.

2.1.2 Paramétrisation de l'advection verticale

L'advection verticale engendrée par le pompage d'Ekman est due à la direction du vent au dessus de l'océan (Fig 2.1). Dans l'hémisphère nord, lorsque le vent est cyclonique, le transport d'Ekman chasse l'eau de surface vers l'extérieur du tourbillon, ce qui crée au centre une zone de divergence et une remontée de la thermocline vers la surface. Au contraire, lorsque le vent est anticyclonique, le transport d'Ekman pousse l'eau de surface au centre, ce qui crée une zone de convergence et un approfondissement de la thermocline.

Cette vitesse verticale due au pompage d'Ekman n'est pas prise en compte dans le modèle de Gaspar et al. (1990). Chifflet et al. (2001) ont paramétrisé ce phénomène de manière à rester compatible avec le caractère unidimensionnel du modèle de Gaspar. Le profil de la vitesse verticale (W_z) introduite dans le modèle est présenté en figure 2.2. Sur ce graphique, h_E représente la profondeur de la couche d'Ekman. Elle est calculée selon l'expression de Cushman-Roisin (1994) :

$$h_E = 0,4 \cdot \left(\frac{u^*}{f_{cor}} \right) \quad \text{avec} \quad u^* = \left(\frac{\tau}{\rho} \right)^{1/2}$$

avec :

u^* est la vitesse de friction de surface ($\text{m}.\text{s}^{-1}$),

f_{cor} le paramètre de Coriolis (s^{-1}),

τ la tension de cisaillement due au vent ($\text{kg}.\text{m}^{-1}.\text{s}^{-2}$),

ρ la masse volumique ($\text{kg}.\text{m}^{-3}$).

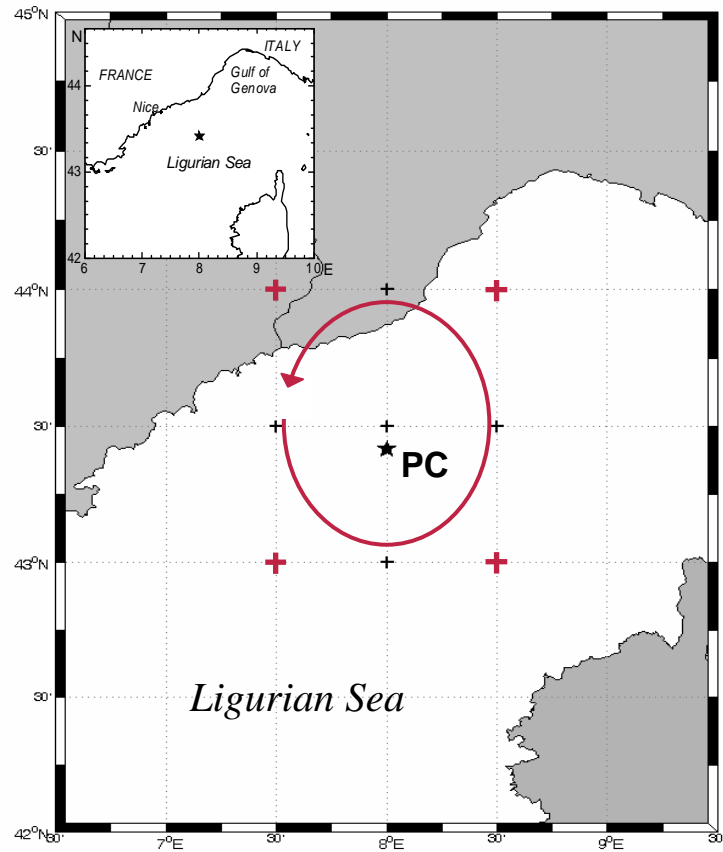


Fig 2.3 : Position géographique des points de la grille du modèle ARPEGE autour de la zone de mesure de la campagne DYNAPROC 2. En rose : points utilisés pour calculer le rotationnel de la tension de cisaillement due au vent.

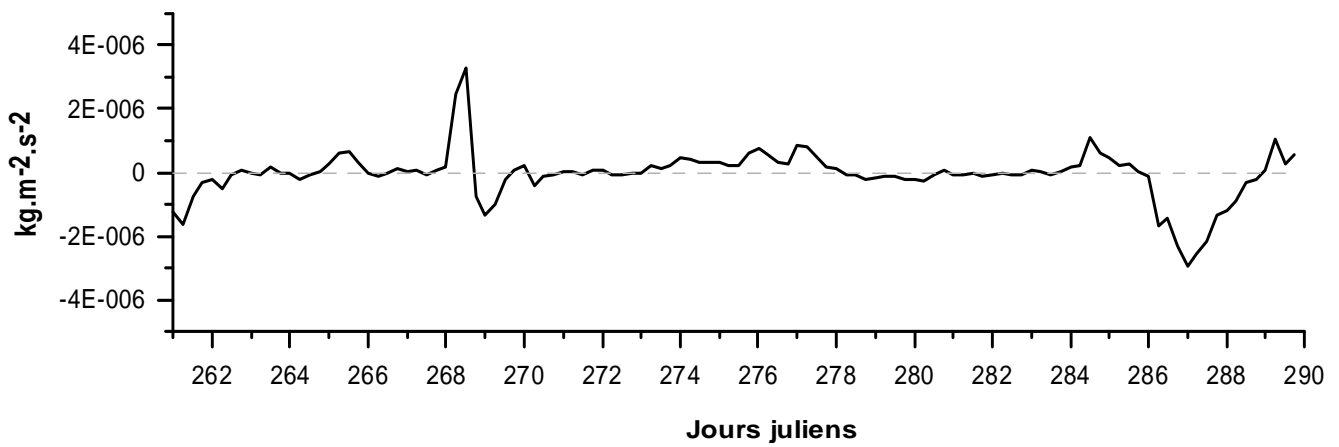


Fig 2.4 : Evolution temporelle du rotationnel de la tension de la tension de cisaillement due au vent, calculé à partir des sorties du modèle ARPEGE, pendant la campagne DYNAPROC 2.

La valeur maximale de la vitesse verticale est calculée selon la relation de Gill (1982) :

$$W_E = \frac{rot(\tau)}{\rho \cdot f_{cor}}$$

avec $rot(\tau)$ le rotationnel de la tension de cisaillement due au vent à la surface de la mer ($\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-2}$) :

$$rot(\tau) = \frac{\partial \tau_y}{\partial x} - \frac{\partial \tau_x}{\partial y}$$

avec :

τ_y la composante nord-sud de la tension de cisaillement due au vent (τ),

τ_x sa composante est-ouest.

La tension de cisaillement due au vent étant calculée de la façon suivante :

$$\tau = \rho_{air} \cdot C_D \cdot \|u_{10}\| \cdot u_{10}$$

avec :

ρ_{air} la masse volumique de l'air (kg.m^{-3}),

C_D le coefficient de trainée sans dimension exprimé d'après Dupuis et al. (1997),

u_{10} le vecteur vitesse du vent à 10m (m.s^{-1}).

Le rotationnel de la tension de cisaillement du vent a été calculé grâce aux sorties du modèle ARPEGE, sur les points marqués en rouge sur la figure 2.3. L'évolution temporelle du rotationnel calculé pendant la campagne est présentée en figure 2.4. Il oscille autour de 0, sauf à deux moments :

- Jour 268 : le rotationnel présente un pic positif. Ceci montre qu'il y a eu, ce jour là, une remontée de la thermocline vers la surface, due à un pompage d'Ekman.
- Jours 286 à 289 : le rotationnel est négatif, ce qui montre qu'il y a eu, pendant ces trois jours, un approfondissement de la thermocline.

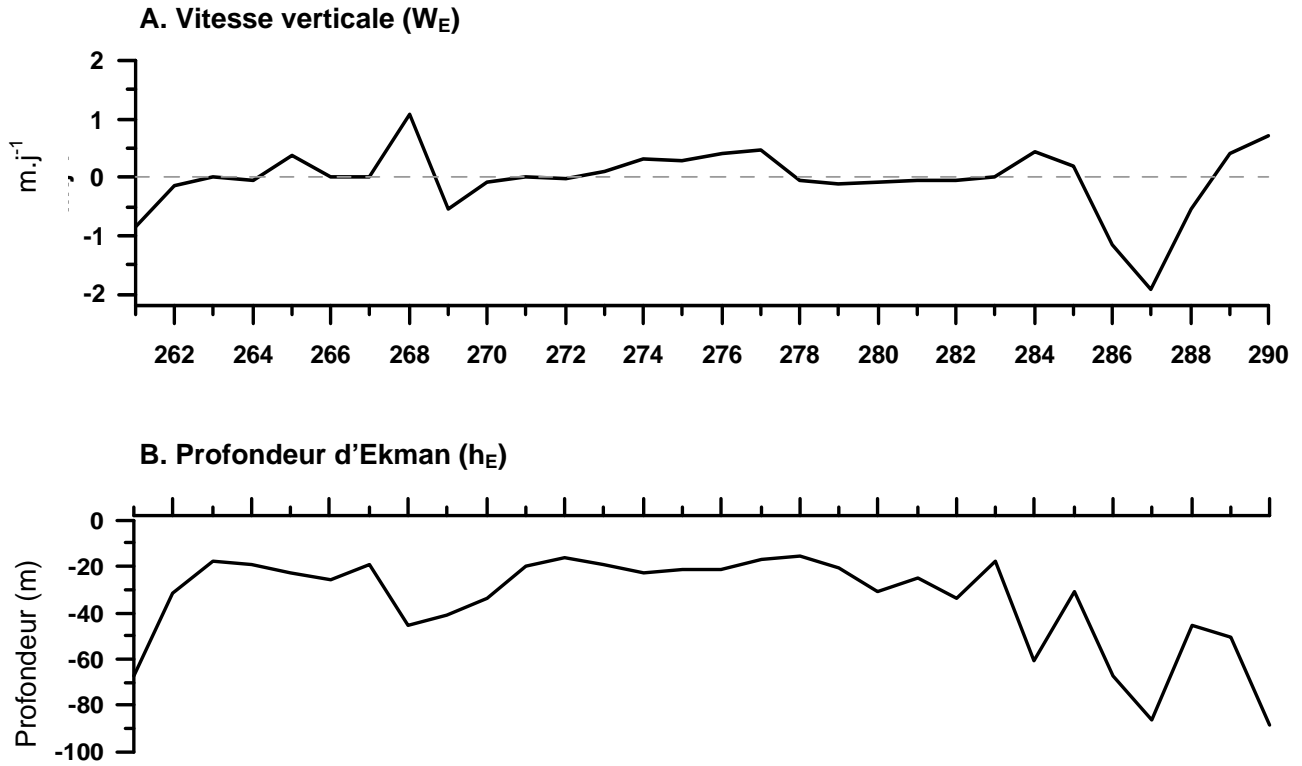


Fig 2.5 : (A) Evolution temporelle de la vitesse verticale induite par le pompage d'Ekman, moyennée sur 24h. (B) Profondeur de la couche d'Ekman calculée par le modèle, pendant la campagne DYNAPROC 2.

Tableau 2.1 : Système d'équations différentielles du modèle physique après prise en compte de l'advection verticale par pompage d'Ekman.

Température	$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{F_{sol}}{\rho_0 C_p} \frac{\partial I}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial z} (K_h \frac{\partial T}{\partial z}) - W_z \cdot \frac{\partial T}{\partial z}$
Salinité	$\frac{\partial S}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} (K_s \frac{\partial S}{\partial z}) - W_z \cdot \frac{\partial S}{\partial z}$
Quantité de mouvement	$\begin{cases} \frac{\partial U}{\partial t} = f_{cor} V + \frac{\partial}{\partial z} (K_m \frac{\partial U}{\partial z}) - W_z \cdot \frac{\partial U}{\partial z} \\ \frac{\partial V}{\partial t} = -f_{cor} U + \frac{\partial}{\partial z} (K_m \frac{\partial V}{\partial z}) - W_z \cdot \frac{\partial V}{\partial z} \end{cases}$

La vitesse verticale (W_E) engendrée par ce rotationnel est présentée en figure 2.5 (A). Les données ont été moyennées sur 24h car les masses d'eau ne réagissent pas immédiatement au pompage d'Ekman. Le jour 268, le rotationnel positif a engendré une vitesse verticale ascendante de 1m par jour. En fin de campagne, le rotationnel négatif observé entre les jours 286 et 289 a produit une vitesse verticale descendante jusqu'à 2m par jour.

L'évolution temporelle de la couche d'Ekman est présentée en figure 2.5 (B). La couche d'Ekman s'approfondit à chaque coup de vent, puis revient à une épaisseur d'environ 20m entre deux coups de vent. En fin de campagne, les trois coups de vent successifs ont provoqué une forte augmentation de la profondeur de la couche d'Ekman, qui a atteint 80m le jour 290.

La vitesse verticale due au pompage d'Ekman (W_z) est appliquée à toutes les variables du modèle physique (Tableau 2.1).

2.2 Le modèle biologique

2.2.1 Modèle biologique de base et modifications apportées

Le modèle biologique de base que nous utilisons est celui de Chifflet et al. (2001) car il a été conçu pour la première campagne DYNAPROC (mai 1995) qui s'est déroulée dans la même zone géographique que la nôtre et avec la même échelle de temps (simulations sur un mois). Leur modèle comportait huit variables trophiques : deux sels nutritifs (nitrate et ammonium), trois classes de taille de phytoplancton, le zooplancton (mésozooplancton herbivore) et deux types de détritus (phytoplanctoniques et zooplanctoniques).

L'analyse de l'écosystème pendant la campagne (chapitre 1) a montré que la production primaire était limitée par l'azote en surface, mais aussi par le phosphate en subsurface. Il apparaissait donc nécessaire de considérer une nouvelle variable dans le modèle : le phosphate inorganique dissous.

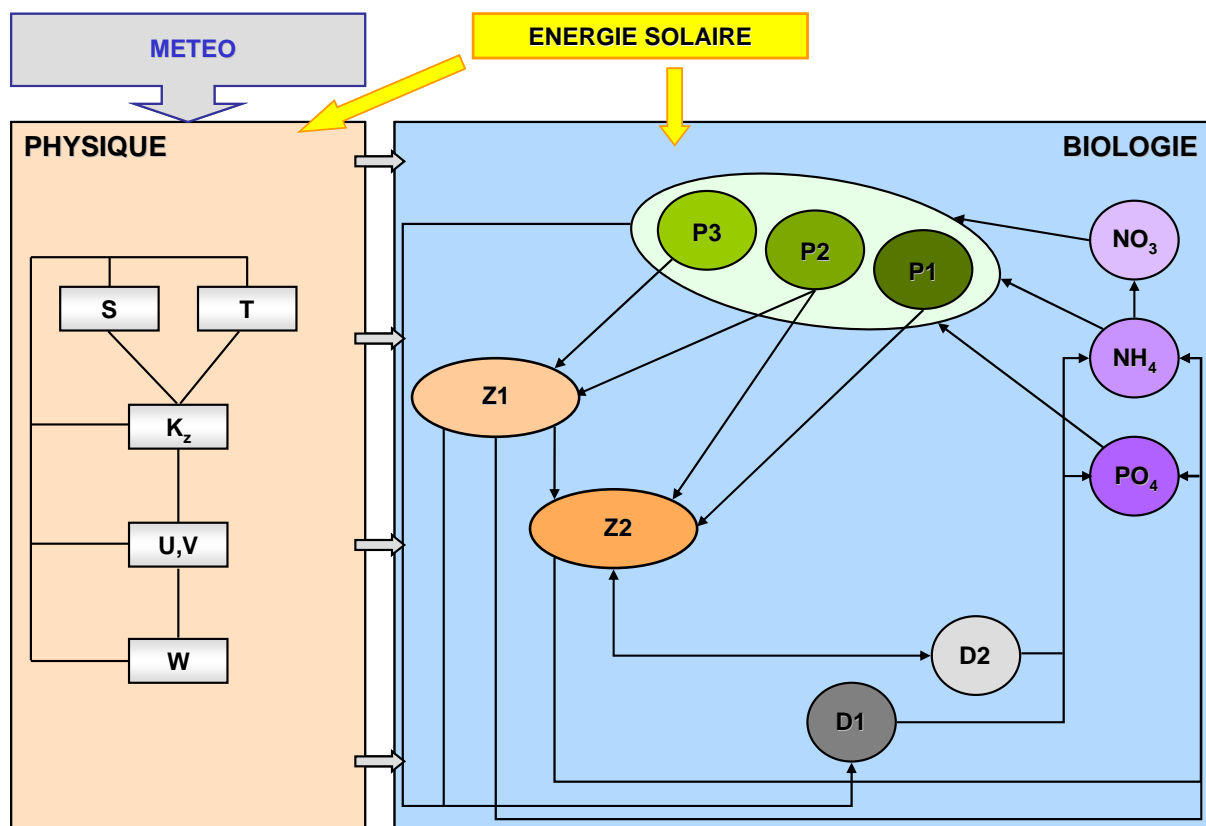


Fig 2.6 : Schéma conceptuel du modèle 1D couplé physique-biologie.

T : température

S : salinité

U,V : composantes du courant horizontal

W : vitesse verticale

K_z : coefficient de diffusion turbulente

P1 : diatomées

P2 : nanophytoplancton et dinoflagellés

P3 : picophytoplancton

Z1 : ciliés

Z2 : copépodes

D1 : petits détritus

D2 : gros détritus

De plus, l'une des faiblesses du modèle de Chifflet et al. (2001) était de ne considérer qu'un seul compartiment de zooplancton, représentant le mésozooplancton herbivore. Or, plusieurs études ont montré l'importance du microzooplancton dans la reminéralisation des petites particules organiques dans la couche de surface, contrairement au méso- et macrozooplancton, qui participent surtout à leur export en profondeur. Nous avons donc ajouté un compartiment de microzooplancton dans le modèle.

2.2.2 Les différents compartiments du modèle biologique

Le schéma conceptuel du modèle biologique utilisé dans cette étude est présenté en figure 2.6 et le système d'équations différentielles de la partie biologique se trouve dans le tableau 2.2.

Les sels nutritifs

Nous considérons trois sels nutritifs dans le modèle :

- le nitrate (NO_3)
- l'ammonium (NH_4)
- le phosphate (PO_4)

Le nitrate et l'ammonium sont modélisés tous les deux pour différencier la production nouvelle, issue du nitrate et la production de régénération, issue de l'ammonium. Le phosphate est représenté explicitement c'est le sel nutritif limitant en sub-surface. Les autres éléments nutritifs (comme par exemple les silicates) étant considérés comme non limitants, ne sont pas pris en compte. Dans le modèle, les trois classes de phytoplancton assimilent du nitrate, de l'ammonium et du phosphate. Pour les compartiments de phosphate et d'ammonium, les gains viennent de l'excrétion du zooplancton et de la reminéralisation des détritiques. Pour le nitrate, les gains proviennent de la nitrification de l'ammonium (action des bactéries nitrifiantes). Le taux de nitrification est considéré comme constant. Le rapport N:P est égal au rapport de Redfield 16:1.

Tableau 2.2 : Système d'équations différentielles du modèle biologique

$$\frac{\partial N3}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial N3}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial N3}{\partial z} - \mu_{1-N3} \cdot P1 - \mu_{2-N3} \cdot P2 - \mu_{3-N3} \cdot P3 + n \cdot N4$$

$$\frac{\partial N4}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial N4}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial N4}{\partial z} - \mu_{1-N4} \cdot P1 - \mu_{2-N4} \cdot P2 - \mu_{3-N4} \cdot P3 - n \cdot N4 + r_N \cdot (D1_N + D2_N) + q_{Z1} \cdot Z1 + q_{Z2} \cdot Z2$$

$$\frac{\partial P4}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P4}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P4}{\partial z} + [q_{Z1} \cdot Z1 + q_{Z2} \cdot Z2 - \mu_1 \cdot P1 - \mu_2 \cdot P2 - \mu_3 \cdot P3] \cdot \frac{r_P}{N} + r_P \cdot (D1_P + D2_P)$$

$$\frac{\partial P1}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P1}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P1}{\partial z} + (\mu_1 - m_1) \cdot P1 - i_{P1-Z2} \cdot Z2 - w_{P1} \cdot \frac{\partial P1}{\partial z}$$

$$\frac{\partial P2}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P2}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P2}{\partial z} + (\mu_2 - m_2) \cdot P2 - i_{P2-Z1} \cdot Z1 - i_{P2-Z2} \cdot Z2$$

$$\frac{\partial P3}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P3}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P3}{\partial z} + (\mu_3 - m_3) \cdot P3 - i_{P3-Z1} \cdot Z1$$

$$\frac{\partial Z1}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial Z1}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial Z1}{\partial z} + (a_{Z1} \cdot i_{Z1} - m_{Z1} - q_{Z1}) \cdot Z1 - i_{Z1-Z2} \cdot Z2$$

$$\frac{\partial Z2}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial Z2}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial Z2}{\partial z} + (a_{Z2} \cdot i_{Z2} - m_{Z2} - q_{Z2}) \cdot Z2 + \gamma \cdot p \cdot Z2$$

$$\frac{\partial D1_N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D1_N}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D1_N}{\partial z} + m_1 \cdot P1 + m_2 \cdot P2 + m_3 \cdot P3 + ((1 - a_{Z1}) \cdot i_{Z1} + m_{Z1}) \cdot Z1 - r_N \cdot D1_N - w_{D1} \cdot \frac{\partial D1_N}{\partial t}$$

$$\frac{\partial D1_P}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D1_P}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D1_P}{\partial z} + [m_1 \cdot P1 + m_2 \cdot P2 + m_3 \cdot P3 + ((1 - a_{Z1}) \cdot i_{Z1} + m_{Z1}) \cdot Z1] \cdot \frac{r_P}{N} - r_P \cdot D1_P - w_{D1} \cdot \frac{\partial D1_P}{\partial t}$$

$$\frac{\partial D2_N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D2_N}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D2_N}{\partial z} + (m_{Z2} + (1 - a_{Z2}) \cdot i_{Z2} - i_{D2-Z2}) \cdot Z2 - r_N \cdot D2_N - w_{D1} \cdot \frac{\partial D2_N}{\partial t}$$

$$\frac{\partial D2_P}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D2_P}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D2_P}{\partial z} + [(m_{Z2} + (1 - a_{Z2}) \cdot i_{Z2} - i_{D2-Z2}) \cdot Z2] \cdot \frac{r_P}{N} - r_P \cdot D2_P - w_{D1} \cdot \frac{\partial D2_P}{\partial t}$$

Le phytoplancton

Dans notre modèle, il est divisé en trois compartiments, qui dépendent de la taille des organismes, de leur répartition verticale et de leurs caractéristiques métaboliques :

- P1 : représente le microphytoplancton et en particulier les diatomées. Les dinoflagellés, bien qu'appartenant au microphytoplancton, ne sont pas regroupés avec les diatomées dans le compartiment P1, mais plutôt dans le compartiment P2 car pendant la campagne ils présentent une dynamique beaucoup plus proche de celle des autres groupes du compartiment P2 que de celle des diatomées. En effet, les diatomées au début de la campagne DYNAPROC 2, sont en phase sénescence (Lasternas et al., 2008), ce qui nous a conduits à considérer un compartiment spécifique et des coefficients adaptés à leur état physiologique.
- P2 : représente le nanophytoplancton (2 à 20 μm) et les dinoflagellés.
- P3 : représente le picophytoplancton (0,2 à 2 μm), essentiellement les genres *Synechococcus* et *Prochlorococcus*

La croissance de chacun des trois compartiments de phytoplancton est limitée différemment par la lumière et les sels nutritifs. De plus, la biomasse phytoplanctonique est également régulée par la mortalité naturelle ainsi que par la mortalité par prédation (broutage par le zooplancton), qui est différente sur chaque compartiment de phytoplancton. Seul le compartiment P1 (les diatomées) présente une vitesse de sédimentation non nulle puisque les autres groupes phytoplanctoniques nagent ou ont une sédimentation négligeable.

Le zooplancton

Il est divisé en deux compartiments :

- Z1 : qui représente le microzooplancton (essentiellement composé de ciliés)
- Z2 : qui représente le mésozooplancton (principalement composé de copépodes).

Le microzooplancton assure sa croissance en consommant les compartiments phytoplanctoniques P2 et P3 alors que le mésozooplancton se nourrit sur P1, P2 ainsi que sur le microzooplancton et les détritits. Le microzooplancton et le mésozooplancton excrètent tout deux de l'ammonium et du phosphate et rejettent des pelotes fécales qui vont alimenter les détritits.

Tableau 2.3 : Processus biologiques modélisés. La variable X représente chaque compartiment de phytoplancton (P1, P2 ou P3) ou de zooplancton (Z1 ou Z2).

Croissance du phytoplancton		
μ	Taux de croissance	$\mu = \mu_{\max} \cdot l_I \cdot l_{SN}$
l_I	Limitation par la lumière	$l_I = (1 - e^{-\frac{\alpha \cdot PAR}{P_s^*}}) \cdot e^{-\frac{\beta \cdot PAR}{P_s^*}}$
l_{SN}	Limitation par les sels nutritifs	$l_{SN} = \min(l_N, l_P)$
l_N	Limitation par l'azote	$\lim_N = f_N = f_{N3} + f_{N4}$ avec : $f_{N3} = \frac{\frac{N3}{k_{N3}}}{1 + \frac{N3}{k_{N3}} + \frac{N4}{k_{N4}}}$ $f_{N4} = \frac{\frac{N4}{k_{N4}}}{1 + \frac{N3}{k_{N3}} + \frac{N4}{k_{N4}}}$
$\mu_{X,N3}$	Taux de croissance de la variable X à partir du NO_3	$\mu_{X,N3} = \frac{f_{N3}}{f_N}$
$\mu_{X,N4}$	Taux de croissance de la variable X à partir du NH_4	$\mu_{X,N4} = \frac{f_{N4}}{f_N}$
l_P	Limitation par le phosphate	$l_P = \frac{P}{k_p + P}$
Ingestion du zooplancton		
<i>Microzooplancton</i>		
i_{Z1}	Taux d'ingestion du microzooplancton	Si $b_{Z1} > b_{0Z1}$ alors $i_{Z1} = i_{\max Z1} \cdot (1 - e^{-k_{Z1}(b_{Z1} - b_{0Z1})})$ Si $b_{Z1} \leq b_{0Z1}$ alors $i_{Z1} = 0$
b_{Z1}	Biomasse de proies potentiellement capturables par le microzooplancton	$b_{Z1} = \varepsilon_{P2,Z1} \cdot P2 + \varepsilon_{P3,Z1} \cdot P3$
V_{Z1}	Volume d'eau exploré par unité de temps et de poids	$v_{Z1} = \frac{i_{Z1}}{b_{Z1}}$
$i_{P2,Z1}$	Taux d'ingestion de Z1 sur P2	$i_{P2,Z1} = V_{Z1} \cdot \varepsilon_{P2,Z1} \cdot P2$
$i_{P3,Z1}$	Taux d'ingestion de Z1 sur P3	$i_{P3,Z1} = V_{Z1} \cdot \varepsilon_{P3,Z1} \cdot P3$
<i>Mésozooplancton</i>		
i_{Z2}	Taux d'ingestion du mésozooplancton	Si $b_{Z2} > b_{0Z2}$ alors $i_{Z2} = i_{\max Z2} \cdot (1 - e^{-k_{Z2}(b_{Z2} - b_{0Z2})})$ Si $b_{Z2} \leq b_{0Z2}$ alors $i_{Z2} = 0$
b_{Z2}	Biomasse de proies potentiellement capturables par le mésozooplancton	$b_{Z2} = \varepsilon_{P1,Z2} \cdot P1 + \varepsilon_{P2,Z2} \cdot P2 + \varepsilon_{D2,Z2} \cdot D2 + \varepsilon_{Z1,Z2} \cdot Z1$
V_{Z2}	Volume d'eau exploré par unité de temps et de poids	$v_{Z2} = \frac{i_{Z2}}{b_{Z2}}$
$i_{P1,Z2}$	Taux d'ingestion de Z2 sur P1	$i_{P1,Z2} = V_{Z2} \cdot \varepsilon_{P1,Z2} \cdot P1$
$i_{P2,Z2}$	Taux d'ingestion de Z2 sur P2	$i_{P2,Z2} = V_{Z2} \cdot \varepsilon_{P2,Z2} \cdot P2$
$i_{D2,Z2}$	Taux d'ingestion de Z2 sur D2	$i_{D2,Z2} = V_{Z2} \cdot \varepsilon_{D2,Z2} \cdot D2$
$i_{Z1,Z2}$	Taux d'ingestion de Z2 sur Z1	$i_{Z1,Z2} = V_{Z2} \cdot \varepsilon_{Z1,Z2} \cdot Z1$

Les détrit

Ils se divisent en deux compartiments en fonction de leur taille :

- D1 : petits détrit

Les deux classes de détrit

2.2.3 Mécanismes biologiques considérés

L'ensemble des équations des différents mécanismes biologiques considérés est présenté dans le tableau 2.3 et les valeurs des paramètres dans le tableau 2.4.

Croissance du phytoplancton

Dans le modèle, le taux brut de croissance du phytoplancton est le produit entre le taux de croissance maximal (μ_{max}) et les termes de limitation par la lumière (I_I) et par les sels nutritifs (I_{SN}).

La limitation de la croissance par la lumière (I_I) est représentée par la fonction de Platt et al. (1980). La capacité de croître aux faibles éclaircements, qui est définie par le paramètre α , est plus forte pour les diatomées (compartiment P1) qui sont capables de se développer à de plus grandes profondeurs que les autres compartiments. Le paramètre β représente la photo-inhibition lorsque l'éclairc

Tableau 2.3 (suite) : Processus biologiques modélisés. La variable X représente chaque compartiment de phytoplancton (P1, P2 ou P3) ou de zooplancton (Z1 ou Z2).

Excrétion du zooplancton		
q_X	Taux d'excrétion du zooplancton X	$q_X = a_{eX} . b_{eX}^T$
Mortalité		
m_P	Mortalité du phytoplancton X	$m_X = \frac{m_{\max X} - m_{\min X}}{1 + e^{c_{1X} \cdot (I_{SNX} - c_{2X})}} + m_{\min X}$
m_Z	Mortalité du zooplancton X	$m_X = \frac{m_{\max X} - m_{\min X}}{1 + e^{c_{1X} \cdot (b_X - c_{2X})}} + m_{\min X}$
Nitrification et reminéralisation		
n	Taux de nitrification	$n = 0,1 \text{ j}^{-1}$
r_N	Taux de reminéralisation pour l'azote	$r_N = 0,1 \text{ j}^{-1}$
r_P	Taux de reminéralisation pour le phosphate	$r_P = 0,15 \text{ j}^{-1}$

La limitation par les sels nutritifs (l_{SN}) est donnée par le minimum entre la limitation par l'azote (l_N) et celle par le phosphate (l_P). La limitation par le phosphate suit la loi de Michaëlis-Menten (Fig 2.8b). La limitation par l'azote n'a pas été paramétrisée par la relation de Wroblewski (1977) comme dans le modèle de Chifflet et al. (2001). Nous avons plutôt utilisé l'expression de O'Neill et al. (1989), repris par Fasham (1995). Cette formulation présente l'avantage de ne pas introduire de coefficient supplémentaire ψ . De plus, cette fonction prend une valeur maximale de 1 quel que soient les coefficients utilisés, ce qui n'est pas le cas de la relation de Wroblewski (Fig 2.8a).

Ingestion du zooplancton

Bien que le microzooplancton et le mésozooplancton ne consomment pas la même chose, nous faisons l'hypothèse que leur ingestion dépend de la biomasse des proies qu'ils peuvent capturer. La biomasse de proies potentiellement capturables (B_p), est calculée comme la somme des biomasses des différentes proies multipliée par l'efficacité de capture sur chacune d'entre elles (ϵ_X). L'ingestion (i) est calculée selon la fonction d'Ivlev, avec un seuil minimal de biomasse disponible (B_0), en dessous duquel l'ingestion est nulle (Fig 2.9a).

La proportion de nourriture ingérée qui est assimilée par le mésozooplancton est de 70% (Andersen et al., 1987), alors qu'elle est de 85% pour le microzooplancton (Andersen et Rassoulzadegan, 1991). Le reste est éjecté sous forme de pelotes fécales et alimente le compartiment des détritus.

Excrétion du zooplancton

L'excrétion des deux compartiments zooplanctoniques est considérée comme fonction de la température comme dans le modèle de Andersen et Rassoulzadegan (1991). Les coefficients sont choisis de manière à ce que le taux d'excrétion du microzooplancton soit plus élevé que celui du mésozooplancton à une température donnée (Fig 2.9b).

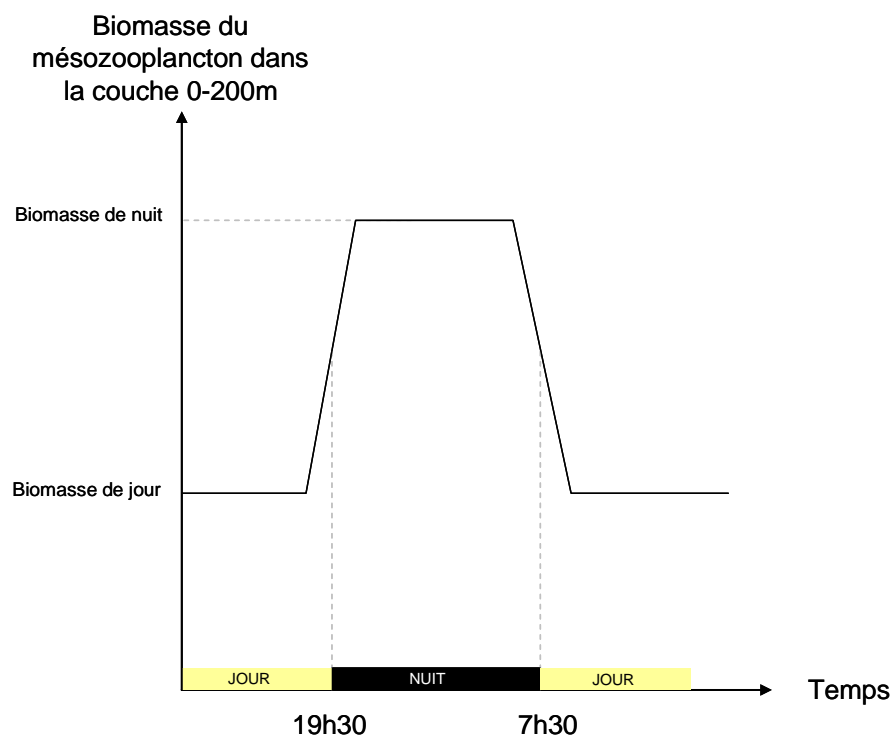


Fig 2.7 : Principe de la migration verticale nyctémérale du zooplancton introduite dans le modèle.

Migration verticale nycthémerale du mésozooplancton

Nous avons introduit de façon simplifiée dans le modèle, la migration verticale nycthémerale du mésozooplancton (compartiment Z2). Avec les données acquises lors de la campagne à l'aide du filet WP-II, nous avons calculé que la nuit, la biomasse de zooplancton était multipliée par 2,2 en moyenne. Nous avons donc fait varier la biomasse de mésozooplancton en fonction de l'heure de la journée (Fig 2.7). Pour cela, nous avons utilisé deux coefficients γ et p :

- Le coefficient γ fixe l'augmentation ou la diminution de la biomasse en fonction de l'heure de la journée :

$\gamma = +1$ entre 18h30 et 20h30 pour que la biomasse augmente

$\gamma = 0$ entre 20h30 et 6h30 et entre 8h30 et 18h30 pour que la biomasse reste stable

$\gamma = -1$ entre 6h30 et 8h30 pour que la biomasse diminue

- La constante p sert à quantifier l'augmentation ou la diminution de biomasse dans l'équation différentielle du mésozooplancton de la façon suivante :

$$\left. \frac{dZ_2}{dt} \right|_{migration} = \gamma \cdot p \cdot Z_2$$

D'autres auteurs avaient déjà introduit la migration verticale nycthémerale du mésozooplancton dans leur modèle d'écosystème. Par exemple Tian et al. (2004) avaient choisi de représenter réellement le déplacement vertical des organismes zooplanctoniques au prix d'une augmentation du domaine vertical du modèle et de la complexité des équations. Devey (2004) avait incorporé une représentation simplifiée de la migration verticale du zooplancton dans son modèle en faisant varier le taux maximal d'ingestion du zooplancton en fonction de l'heure. Ainsi, il n'est pas nécessaire d'augmenter le domaine vertical et aucune équation supplémentaire n'est ajoutée au modèle. En revanche, cette représentation est peut être légèrement trop simplifiée. En effet, dans la nature, lorsque le zooplancton remonte en surface la nuit, la pression de broutage sur les proies augmente, mais tous les autres mécanismes biologiques associés au zooplancton augmentent aussi (quantité d'ammonium excrétée, de pelotes fécales et de cadavres d'organismes). Il apparaît donc nécessaire de ne pas seulement faire varier le taux d'ingestion en fonction de l'heure de la journée, mais l'ensemble de la biomasse de copépodes.

Tableau 2.4 : Valeurs des paramètres utilisés dans le modèle

<i>Symbole</i>	<i>Définition</i>	<i>Unité</i>	<i>Valeurs</i>						
Croissance du phytoplancton			P1	P2	P3	Z1	Z2	D1	D2
μ_{max}	Taux de croissance maximal	j^{-1}	2	2,5	3				
α	Facteur de pente (fonction de Platt)	$j^{-1} \cdot (W \cdot m^{-2})^{-1}$	0,092	0,080	0,072				
β	Paramètre de photoinhibition	$j^{-1} \cdot (W \cdot m^{-2})^{-1}$	0,025	0,025	0,025				
k_{NO3}	Constante de demi saturation pour NO_3	$\mu M-N$	0,7	0,6	0,5				
k_{NH4}	Constante de demi saturation pour NH_4	$\mu M-N$	0,04	0,015	0,01				
k_{PO4}	Constante de demi saturation pour PO_4	$\mu M-N$	0,07	0,02	0,01				
Zooplancton									
ε	Efficacité de capture	Z1 Z2	- -	0,35 0,7	0,35	0,4			1,2
b_0	Seuil de concentration pour l'ingestion	$\mu M-N$				0,001	0,005		
i_{max}	Taux d'ingestion maximum	j^{-1}				1,5	1,2		
k	Coefficient d'Ivlev pour l'ingestion	$\mu M-N^{-1}$				0,5	0,4		
a	Coefficient d'assimilation	-				0,85	0,7		
a_e	Taux d'excrétion à 0°C	j^{-1}				0,04	0,02		
b_e	Facteur de réaction à la température pour l'excrétion	-				1,03	1,02		
p	Coefficient de migration verticale						0,45		
Mortalité									
m_{min}	Taux de mortalité minimum	j^{-1}	0,48	0,05	0,05	0,058	0,048		
m_{max}	Taux de mortalité maximal	j^{-1}	0,48	0,10	0,25	0,11	0,10		
$c1$	Taux de variation de la mortalité	-	20	20	20	20	20		
$c2$	Seuil critique de mortalité	-	6	6	6	8	8		
Sédimentation									
W_x	Vitesse de sédimentation	$m \cdot j^{-1}$	0,5					1,5	70

Mortalité du phytoplancton

Comme dans Chifflet et al. (2001), le taux de mortalité du phytoplancton dépend de la disponibilité en sels nutritifs, mais son expression a été modifiée afin de d'obtenir une courbe sans point anguleux entre la mortalité maximale et la mortalité minimale (Fig 2.8d).

Mortalité du zooplancton

• Microzooplancton

Dans notre étude, le taux de mortalité du microzooplancton est fonction de la concentration en proies. Nous utilisons la même équation de mortalité que pour le phytoplancton en remplaçant la limitation par les sels nutritifs par la biomasse de proies potentiellement capturables (Fig 2.9c).

• Mésozooplancton

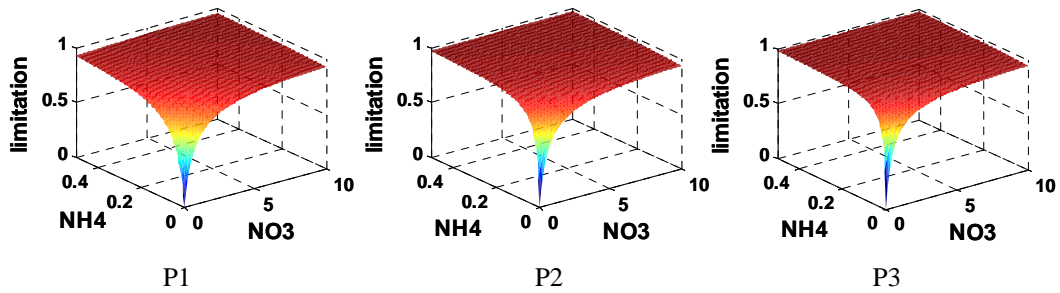
Etant donné que le mésozooplancton représente le dernier échelon de la chaîne trophique dans le modèle, sa mortalité représente le terme de fermeture du réseau trophique. Elle comprend donc non seulement la mortalité naturelle du mésozooplancton mais aussi la prédation par les échelons supérieurs. Devey (2004) avait étudié l'effet des différentes formulations de la mortalité du mésozooplancton. Elle les avait classées en deux groupes :

- la formulation linéaire : elle ne dépend que de la concentration en proies. Elle est utilisée quand la prédation par les niveaux supérieurs est considérée comme constante dans le temps à l'échelle où l'on travaille.

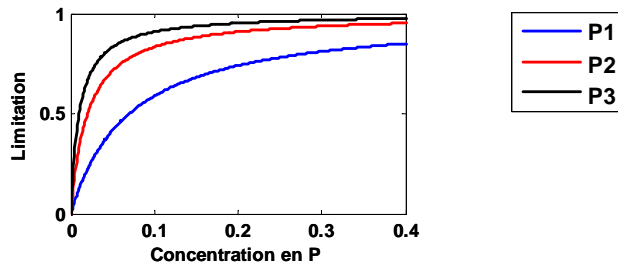
- les formulations non-linéaires : elles peuvent être quadratiques, hyperboliques ou sigmoïdes. Elles sont utilisées si l'on veut représenter l'effet des variations de biomasse des prédateurs supérieurs, des phénomènes de cannibalisme ou encore la capacité du milieu à supporter une certaine quantité d'organismes.

Dans notre étude, nous avons utilisé une formulation du taux de mortalité du mésozooplancton qui est fonction de la quantité de nourriture disponible pour le mésozooplancton mais qui augmente linéairement avec la biomasse de celui-ci.

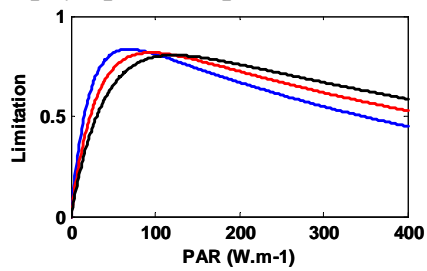
a. Limitation de la croissance du phytoplancton par l'azote (NO_3 et NH_4)



b. Limitation de la croissance du phytoplancton par le phosphate



c. Limitation de la croissance du phytoplancton par l'éclairement



d. Taux de mortalité du phytoplancton

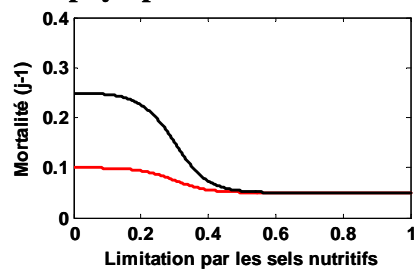


Fig 2.8 : Courbes représentant la paramétrisation des processus biologiques du phytoplancton.

a. Limitation de la croissance par l'azote, b. par le phosphate, c. par l'éclairement, d. taux de mortalité du phytoplancton (j^{-1}).

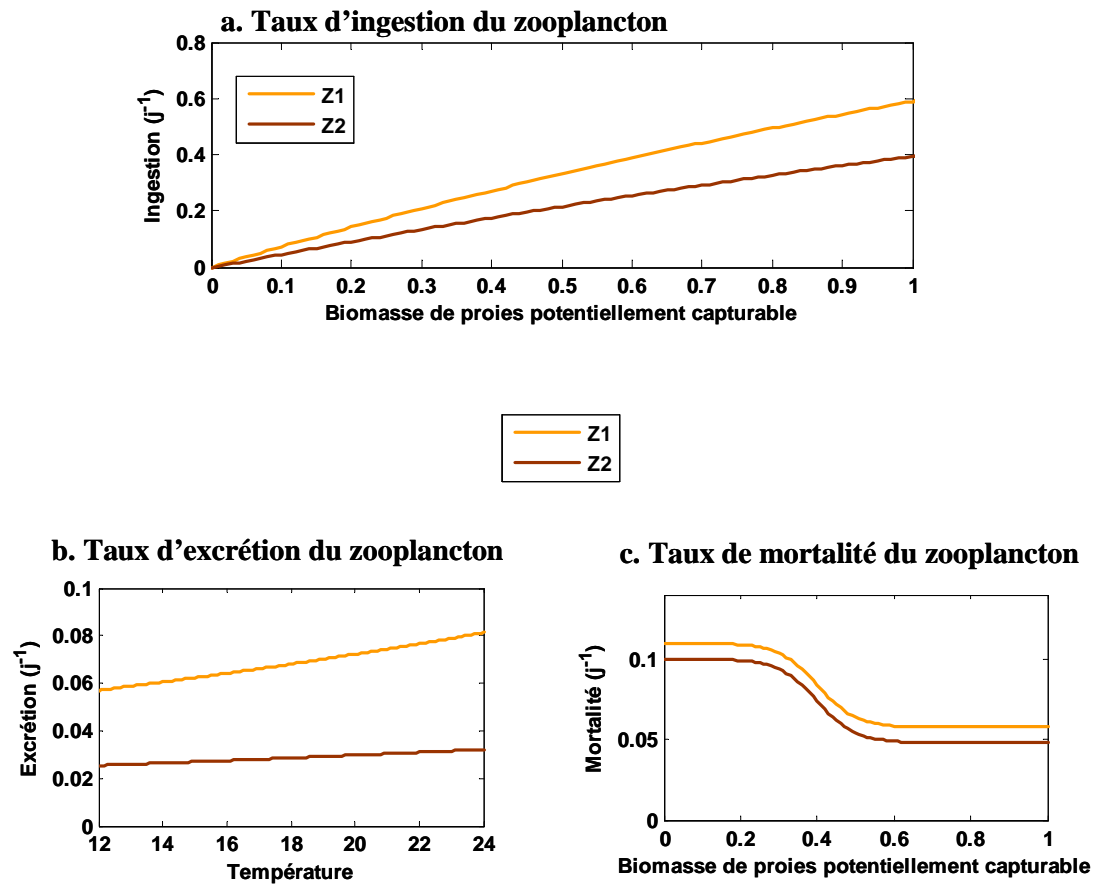


Fig 2.9 : Courbes représentant la paramétrisation des processus biologiques du zooplancton. a. Taux d'ingestion (j^{-1}), b. taux d'excrétion (j^{-1}), c. taux de mortalité (j^{-1}).

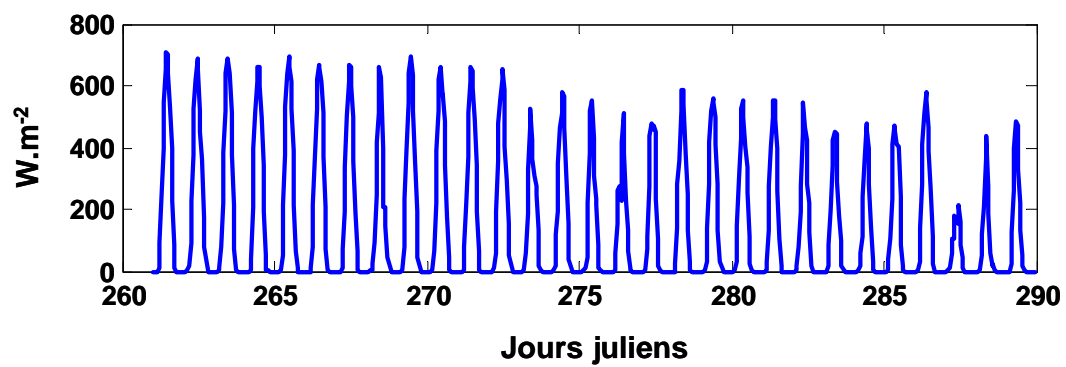


Fig 2.10 : Eclairement solaire de surface (W.m^{-2}) mesuré pendant la campagne DYNAPROC 2.

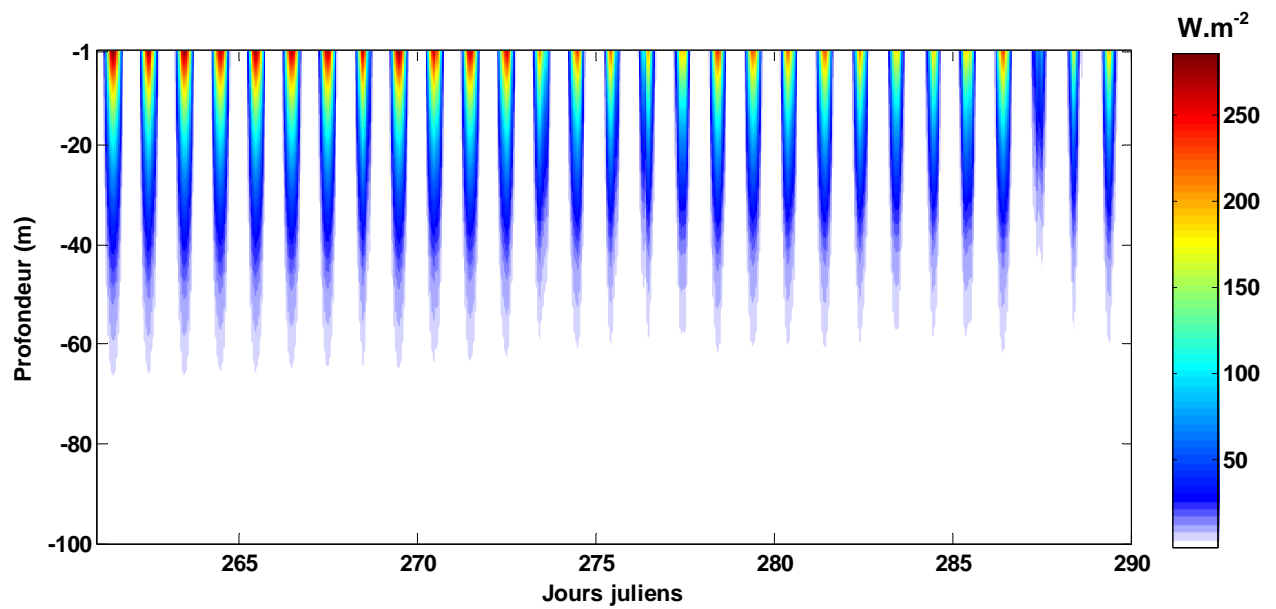


Fig 2.11 : Quantité de lumière disponible pour la photosynthèse (PAR, Photosynthetically Available Radiation) en fonction de la profondeur, pendant la campagne DYNAPROC 2 (W.m^{-2}).

2.3 Flux à l'interface océan – atmosphère

Les conditions météorologiques et éclairage solaire agissent comme variables forçantes du modèle. A partir de ces données, le modèle calcule les flux à l'interface océan-atmosphère qui vont permettre de calculer l'évolution de la température de la couche de mélange.

2.3.1 Eclairage solaire de surface et pénétration de la lumière dans la colonne d'eau

L'éclairage de surface a été mesuré grâce à un photomètre placé à bord du bateau. Les données obtenues sont présentées en figure 2.10. Au début de la campagne, les valeurs maximales sont supérieures à 700 W.m^{-2} , puis décroissent progressivement tout au long de la campagne. L'éclairage solaire en un point donné dépend non seulement de la position géographique de ce point, de la période de l'année, mais aussi de la couverture nuageuse. Par exemple, le jour 261, le ciel était complètement dégagé et le flux solaire maximum a dépassé 700 W.m^{-2} . En revanche, le jour 287, le ciel a été entièrement couvert (nébulosité 8/8). Le flux solaire maximal ce jour là n'a pas dépassé 200 W.m^{-2} .

Une partie de l'éclairage solaire arrivant à la surface de l'eau est réfléchi avec un albédo de 7 %. Après réflexion, la fraction de l'éclairage solaire pénétrant à la profondeur z est exprimé selon la relation de Paulson et Simpson (1977) :

$$I(z) = F_{\text{sol}} \cdot [R \cdot e^{-z/k1} + (1-R) \cdot e^{-z/k2}]$$

avec :

R la proportion de l'éclairage correspondant à la partie infrarouge ($R=0,58$),

$k1$ la longueur d'atténuation de l'infrarouge ($k1=0,35\text{m}$),

$k2$ la longueur d'atténuation de la partie visible ($k2=23\text{m}$).

Les valeurs de $k1$ et $k2$ correspondent à une eau de type I (type océanique) dans la classification de Jerlov (1976).

L'éclairement disponible pour la photosynthèse, PAR (Photosynthetically Available Radiation) correspond à 42 % de l'éclairement solaire à la surface. Le PAR décroît avec la profondeur, suite à l'absorption due à l'eau et à l'absorption par auto-ombrage des cellules phytoplanctoniques :

$$PAR(z) = 0,42.F_{sol}.e^{-(k_{ext}.z+k_{phyto}.Phyto)}$$

avec :

F_{sol} l'éclairement solaire de surface après réflexion ($W.m^{-2}$),

k_{ext} le coefficient d'extinction de la lumière due à l'absorption par l'eau pure ($k_{ext} = 0,05 m^{-1}$),

k_{phyto} le coefficient d'extinction de la lumière par auto-ombrage des cellules phytoplanctoniques ($k_{phyto} = 0,05 (mmol.N.m^{-2})^{-1}$),

$Phyto$ la biomasse phytoplanctonique simulée intégrée de la surface à la profondeur z , exprimée en $mmol N.m^{-2}$.

La figure 2.11 présente l'évolution du PAR tout au long de la campagne. En surface, le PAR atteint $300 W.m^{-2}$ quand la nébulosité est faible et à peine $100 W.m^{-2}$ lorsque la couverture nuageuse est importante (comme par exemple au jour 287). Le PAR diminue avec la profondeur. Pendant DYNAPROC 2, à 60m de profondeur, le PAR n'était déjà plus que de $10 W.m^{-2}$ par temps clair.

2.3.2 Flux net de chaleur

Le flux net de chaleur à l'interface océan-atmosphère est la somme du flux solaire incident (F_{sol}), du flux infrarouge (Q_{IR}), des flux de chaleur sensible (Q_S) et latente (Q_L) :

$$Q_{net} = F_{sol} + Q_{IR} + Q_S + Q_L$$

Q_{IR} , Q_S et Q_L ont été calculés selon la paramétrisation de Dupuis et al. (1997).

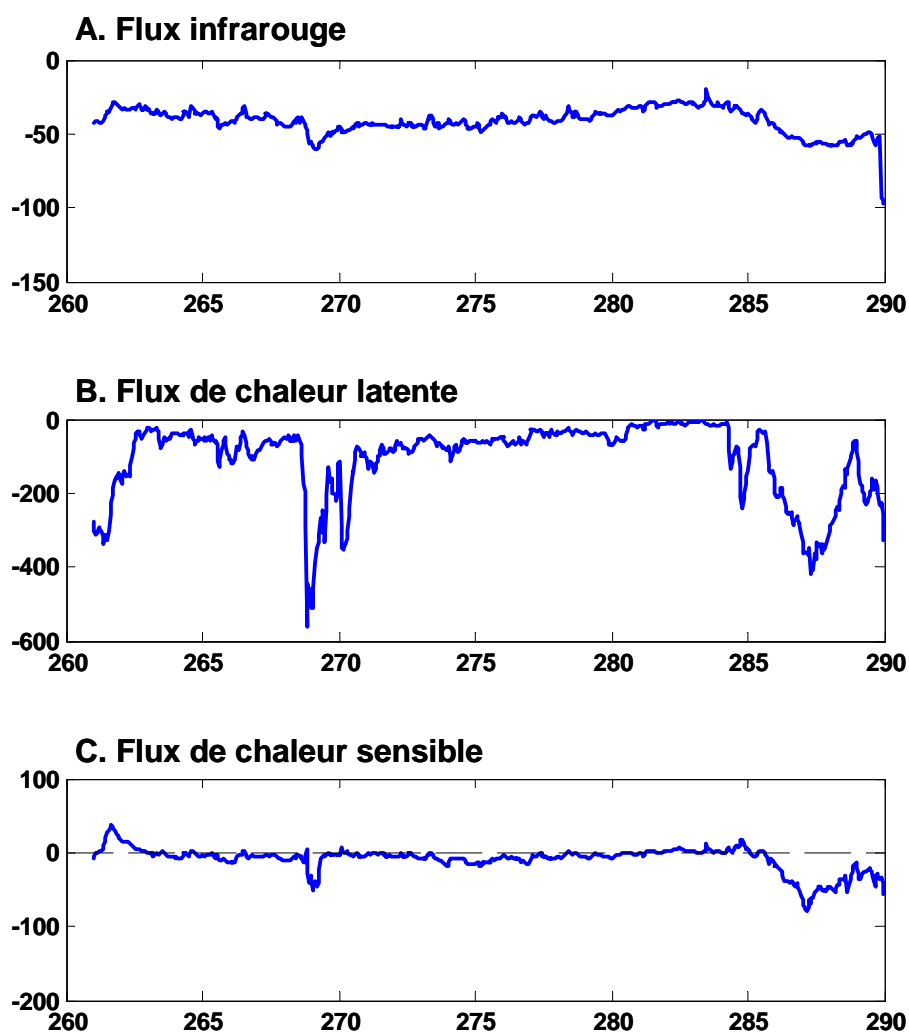


Fig 2.12 : Evolution temporelle du flux infrarouge (A), du flux de chaleur latente (B) et sensible (C) pendant la campagne DYNAPROC 2

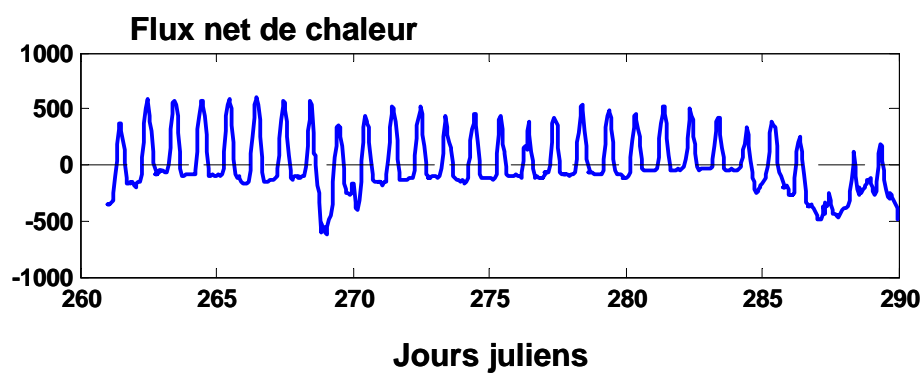


Fig 2.13 : Evolution temporelle du flux net de chaleur tout au long de la campagne DYNAPROC 2.

Flux infrarouge (Q_{IR}) : Il s'agit du rayonnement nocturne réémis par l'océan vers l'atmosphère. Il a été calculé par la formule suivante :

$$Q_{IR} = \varepsilon_{eau} \cdot \sigma \cdot [T_{air} \cdot (0,39 - 0,05 \cdot (ew_a \cdot 10^{-2})^{0,5}) \cdot (1 - 0,5 \cdot N^2) + 4 \cdot (SST - T_{air})] \cdot T_{air}^3$$

avec ε_{eau} : émissivité de l'eau (= 0,97)

σ : constante de Stephan (= $5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W.m}^{-2} \cdot \text{K}^{-4}$)

T_{air} : température de l'air sec à 10m (K)

$$ew_a = h_{air} \cdot \exp[17,269 \cdot (\frac{T_{air} - T_0}{T_{air} - 35,86})] \cdot 610,78$$

h_{air} : humidité de l'air (unité décimale entre 0 et 1)

N : nébulosité (unité décimale entre 0 et 1)

SST : température de surface de la mer (K)

La figure 2.12 (A) présente l'évolution temporelle du flux infrarouge pendant la campagne. Ce flux est toujours négatif car il représente un rayonnement réémis par l'océan donc une perte de chaleur. Il varie entre -40 et -100 W.m^{-2} .

Flux de chaleur latente (Q_L) : Il représente la quantité de chaleur perdue par l'océan par évaporation. Plus le vent est fort, plus cette perte de chaleur est importante. Il se calcule selon la formule suivante :

$$Q_L = L \cdot \rho_{air} \cdot C_e \cdot u_{10} \cdot (q_{10} - q_{mer})$$

avec : L : chaleur latente de vaporisation (J.kg^{-1})

ρ_{air} : masse volumique de l'air (kg.m^{-3})

C_e : coefficient d'échange de chaleur latente (Dupuis et al., 1997)

u_{10} : vitesse du vent à 10m (m.s^{-1})

q_{10} : humidité de l'air ramenée à 10 m en condition neutre (unité décimale entre 0 et 1)

q_{mer} : humidité de l'air saturée à la température de l'océan (unité décimale entre 0 et 1)

La figure 2.12 (B) présente l'évolution temporelle du flux de chaleur latente pendant DYNAPROC 2. Ce flux est toujours négatif car l'évaporation provoque un refroidissement de l'océan. Il est faible lorsque la vitesse du vent est faible, mais peut atteindre -550 W.m^{-2} comme par exemple lors du fort coup de vent au jour 268.

Flux de chaleur sensible (Q_s) : C'est la quantité de chaleur échangée entre la mer et l'atmosphère, due à la différence entre la température de l'air et celle de l'eau :

$$Q_s = Cp_{air} \cdot \rho_{air} \cdot C_t \cdot u_{10} (\theta_{10} - SST)$$

avec : Cp_{air} : chaleur spécifique de l'air ($\text{J.kg}^{-1}.\text{K}^{-1}$)

C_t : coefficient d'échange de chaleur sensible (Dupuis et al., 1997)

θ_{10} : température de l'air sec ramené à 10m en conditions neutres (K)

La figure 2.12 (C) présente l'évolution du flux de chaleur sensible pendant la campagne. Ce flux varie autour de 0 jusqu'au jour 285. A partir de ce jour là, il y a eu un fort refroidissement de l'air suite aux 3 coups de vent successifs. Le flux de chaleur sensible est alors devenu largement négatif, ce qui a provoqué un refroidissement de l'océan.

L'évolution temporelle du flux net de chaleur est présentée en figure 2.13 (D). Du début de la campagne jusqu'au jour 286, le flux net de chaleur est largement positif le jour et légèrement négatif la nuit. Le jour 287, ce flux restera négatif toute la journée. Puis, pendant les jours 288 et 289, ce flux redeviendra légèrement positif pendant la journée. Cependant, en moyenne journalière, le bilan net de chaleur est négatif pendant les trois derniers jours de la campagne.

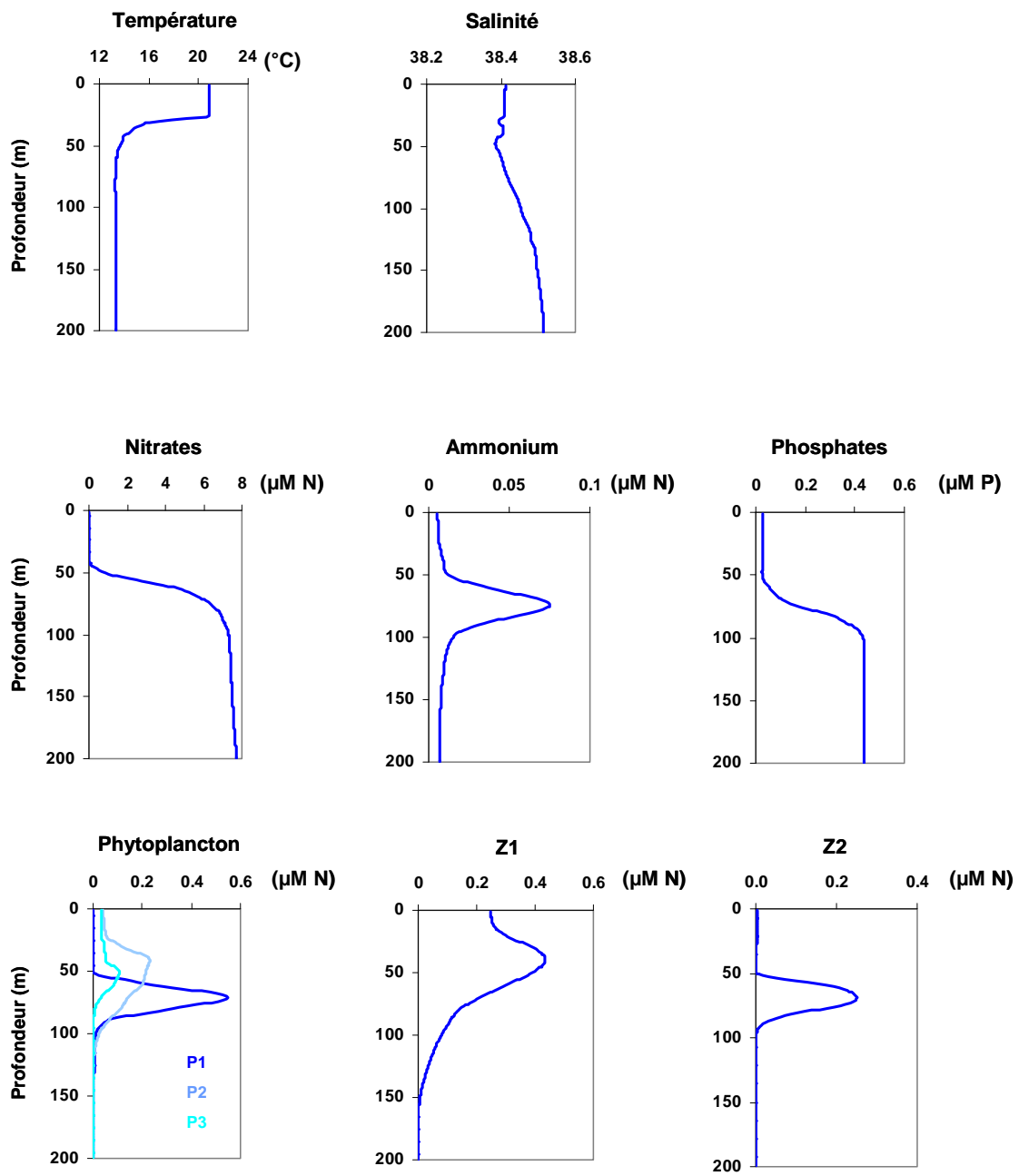


Fig 2.14 : Profils initiaux des variables du modèle 1D couplé physique-biologie.

2.4 Discrétisation des équations

Comme dans le modèle de Chifflet et al. (2001), la colonne d'eau 0-200m est découpée en intervalles verticaux uniformes (Δz) de 1m d'épaisseur. Les variables d'état sont définies au centre des mailles et les flux turbulents aux interfaces. La méthode des différences finies est utilisée pour résoudre le système d'équations aux dérivées partielles.

Pour que la stabilité numérique soit respectée, il faut que :

$$K_h \cdot \frac{\Delta t}{\Delta z^2} \leq 1$$

Le pas de temps (Δt) étant de 5 min, il faut que le coefficient de diffusion turbulente K_h ne soit pas supérieur à $3,33 \cdot 10^{-2} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$. Or, dans l'ensemble des simulations, il ne dépasse jamais $1,43 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$.

Du point de vue des vitesses verticales (pompage d'Ekman et vitesses de sédimentation), le critère de stabilité numérique impose que :

$$|W| \leq \frac{\Delta z}{\Delta t}$$

Pour que ce deuxième critère soit vérifié, il faut donc que les vitesses verticales ne dépassent jamais $288 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$. Or, la plus grande valeur de vitesse verticale due au pompage d'Ekman est de $2 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$ et la vitesse de sédimentation la plus élevée est de $70 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$ (c'est celle des grands détritus).

2.5 Conditions initiales et conditions aux limites

Conditions initiales

Pour chaque variable d'état, nous avons fait la moyenne des trois premiers profils mesurés au point central d'observation. Afin d'avoir des profils plus lisses, nous avons ensuite effectué une simulation de 24h avec les conditions météorologiques observées durant le premier jour de mesures au point central (jour 261). Les profils alors obtenus (Fig 2.14) ont été utilisés comme conditions initiales de la simulation du mois de campagne.

Conditions aux limites

En surface, le flux net de chaleur est calculé à partir de l'éclairement solaire et des flux de chaleur "non solaire" : le flux radiatif infrarouge et les flux de chaleur sensible et latente (paragraphe 2.3.2). Le bilan de sel à l'interface air-mer est fonction de l'évaporation et des précipitations. Dans cette étude, nous avons considéré que les précipitations étaient négligeables : seule l'évaporation a été prise en compte par le calcul du flux de chaleur latente. Le flux d'énergie cinétique turbulente est considéré comme nul en surface (Gaspar et al., 1990). Pour les variables biologiques, nous considérons qu'il n'y a aucun apport atmosphérique ou tellurique de sels nutritifs.

Au fond de la couche considérée dans le modèle (200m), les flux de quantité de mouvement, température, salinité et énergie cinétique turbulente sont considérés comme nuls, comme dans Gaspar et al. (1990). Dans la partie biologique du modèle, seule la sédimentation (des diatomées et des détritiques) induit un flux de matière vers le fond. La base du modèle est suffisamment loin de la zone biologiquement active pour que cette contrainte soit acceptée.

Chapitre 3

Résultats du modèle de base

3.1 Température	101
3.2 Sels nutritifs	107
3.2.1 Nitrates	107
3.2.2 Phosphates	109
3.2.3 Rapport N/ P	109
3.3 Phytoplancton	111
3.3.1 Compartiment P1 : diatomées	111
3.3.2 Compartiment P2 : nanophytoplancton et dinoflagellés	113
3.3.3 Compartiment P3 : Picophytoplancton	117
3.4 Zooplancton	117
3.4.1 Compartiment Z1 : ciliés	117
3.4.2 Compartiment Z2 : copépodes	119

Chapitre 3

Résultats du modèle de base

3.1 Température

La figure 3.1 présente l'évolution spatio-temporelle de la température simulée par le modèle de base et de la température mesurée. En bas de la figure 3.1 sont représentés quatre profils verticaux de température mesurée et simulée. Ces profils sont les mêmes que ceux de la figure 1.6 (chapitre 1). Ils sont choisis à quatre moments caractéristiques de la campagne :

- profil 1 : au début de la série de mesures,
- profil 2 : au milieu de la première intrusion d'eau dessalée,
- profil 3 : au début de la seconde partie de la campagne, entre les deux intrusions d'eau dessalée
- profil 4 : à la fin de la campagne, pendant la période des forts coups de vent successifs.

Température de la couche de mélange :

Au début de la campagne, la température de la couche de mélange est bien simulée par le modèle, mais à partir du jour 263, la couche de mélange est légèrement plus chaude dans les mesures que dans la simulation. En fait, la première intrusion d'eau dessalée a poussé la thermocline vers la surface, la couche de mélange est devenue plus mince et donc elle s'est donc rapidement réchauffée.

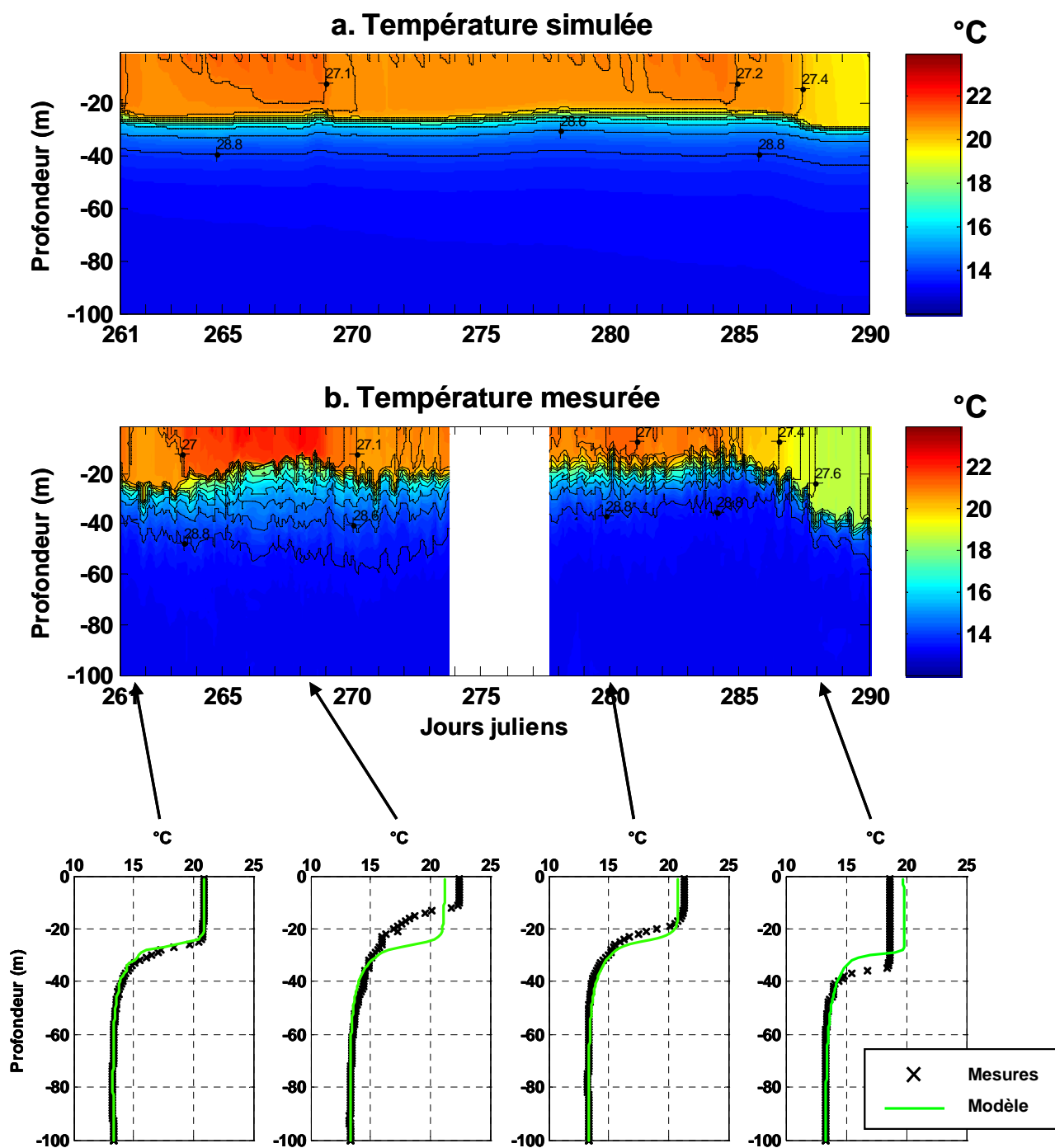


Fig 3.1 : Evolution spatio-temporelle de la température (a) simulée avec le modèle de base ; (b) mesurée au point central pendant la campagne DYNAPROC 2. En bas : comparaison modèle/mesures sur quatre profils verticaux choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

Dans le modèle, la remontée de la thermocline n'étant pas simulée, l'épaisseur de la couche de mélange ne diminue pas et il n'y a donc pas d'augmentation de la température. A partir du jour 270 la thermocline mesurée s'est de nouveau approfondie et la température de la couche de mélange a diminué. A partir de ce jour, le modèle est à nouveau proche des mesures. A la fin de la campagne, la température de la couche de mélange est légèrement plus élevée dans le modèle que dans les données. Pendant cette période, la profondeur de la thermocline étant plus faible que dans les données, la température simulée de la couche mélangée ne peut pas diminuer autant que dans les mesures.

Profondeur de la thermocline :

Dans les simulations, la profondeur de la thermocline varie beaucoup moins que dans les mesures. Au début de la campagne, thermoclines simulée et mesurée sont à la même profondeur : entre 25 et 30m (1^{er} profil de la figure 3.1). Puis, pendant la première intrusion d'eau dessalée (2^{ème} profil), la thermocline mesurée se rapproche de la surface (entre 10 et 25m), mais la thermocline simulée reste à la même profondeur qu'avant l'intrusion. En fait, l'eau transportée au niveau du point d'observation a modifié l'épaisseur de la couche superficielle. Ce phénomène ne peut pas être reproduit par le modèle 1D de base. Au début de la seconde partie de la campagne (3^{ème} profil), la profondeur de la thermocline simulée est de nouveau très proche de celle des mesures, bien qu'elle reste 5m plus profonde. A la fin de la campagne, lors des trois coups de vent successifs (4^{ème} profil) la thermocline mesurée s'approfondit beaucoup : elle est située entre 35 et 40m. En revanche, dans le modèle, la thermocline ne s'approfondit que jusqu'à environ 30m. Nous avons montré dans le chapitre 1 que pendant cette période, il y avait eu un phénomène d'advection car le flux net de chaleur cumulée ne suivait pas l'évolution du contenu thermique de la couche 0-40m. Or, le modèle 1D ne peut pas simuler cette advection, il ne simule que l'effet des coups de vent.

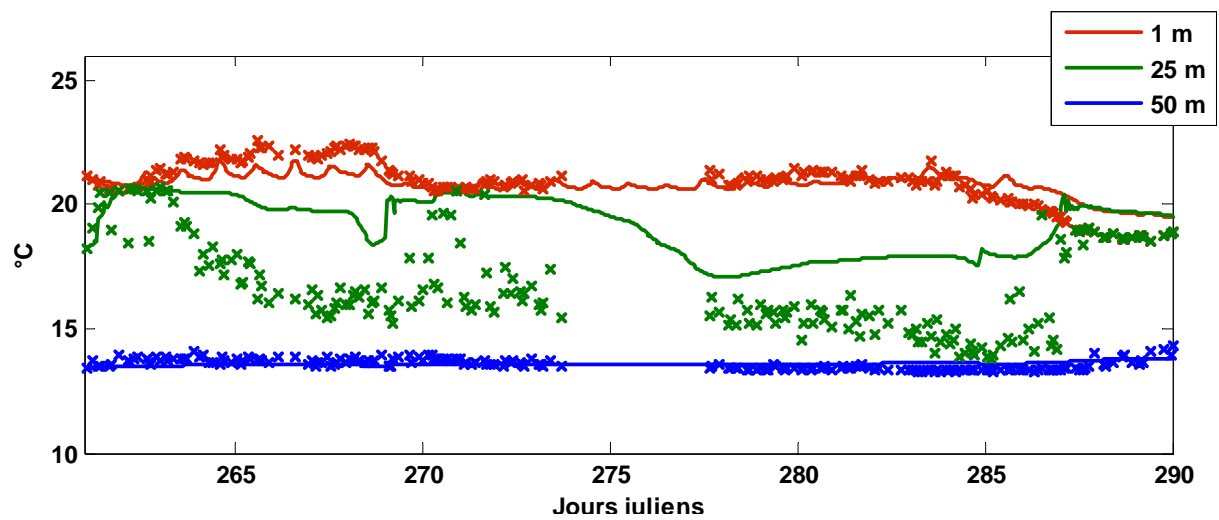


Fig 3.2 : Comparaison entre les températures mesurées (croix) et les températures simulées (courbes) à 1m de profondeur (rouge), 25m (vert) et 50m (bleu).

Température à 1m, 25m et 50m :

Nous avons comparé les températures simulées et mesurées à trois profondeurs : 1, 25 et 50m (Fig 3.2) :

- à 1m, la température est équivalente à la température de surface
- à 25m, la température varie fortement car la thermocline passe plusieurs fois au dessus et en dessous de cette profondeur.
- à 50m, la température représente bien celle des couches profondes du modèle car la thermocline n'atteint pas cette profondeur à cette époque de l'année

A 1m de profondeur, la température mesurée et la température simulée sont très proches. Il existe cependant deux périodes où elles divergent légèrement (jamais plus de 1°C). La première correspond à la première intrusion d'eau dessalée (jour 264 à 270). La température mesurée est supérieure à la température simulée. La seconde se situe en fin de campagne, lors du refroidissement qui commence à partir du jour 285. Cette fois, c'est la température simulée qui est légèrement supérieure à la température mesurée.

A 25m de profondeur, la température est beaucoup moins bien simulée. Pendant les deux premiers jours, le modèle est proche des mesures, mais à partir du jour 263, la température mesurée à 25m descend beaucoup : elle passe de 20,5 à 16°C en deux jours. Cette baisse de la température est due à la remontée de la thermocline pendant la première intrusion d'eau dessalée. En fait, pendant les deux premiers jours, la thermocline était située en dessous de 25m alors qu'elle est passée au dessus à partir du jour 263. Dans le modèle, la température simulée ne descend pas autant que dans les mesures : pendant toute la première partie de la campagne, elle varie entre 18 et 20°C. Le modèle ne simulant pas l'intrusion d'eau dessalée, il reproduit très mal la température à cette profondeur. La température simulée à 25m reste inférieure à la température mesurée jusqu'à la fin de la campagne. A partir du jour 287, la température mesurée augmente fortement pour rejoindre la température à 1m, ce qui montre que la thermocline est passée sous la profondeur de 25m. Dans le modèle, la température rejoint aussi la température simulée en surface, mais elle reste supérieure aux mesures d'environ 1°C. Comme expliqué précédemment, cette différence de température de la couche de mélange entre le modèle et les mesures à la fin de la campagne est due au fait que la thermocline n'est pas simulée à une assez grande profondeur.

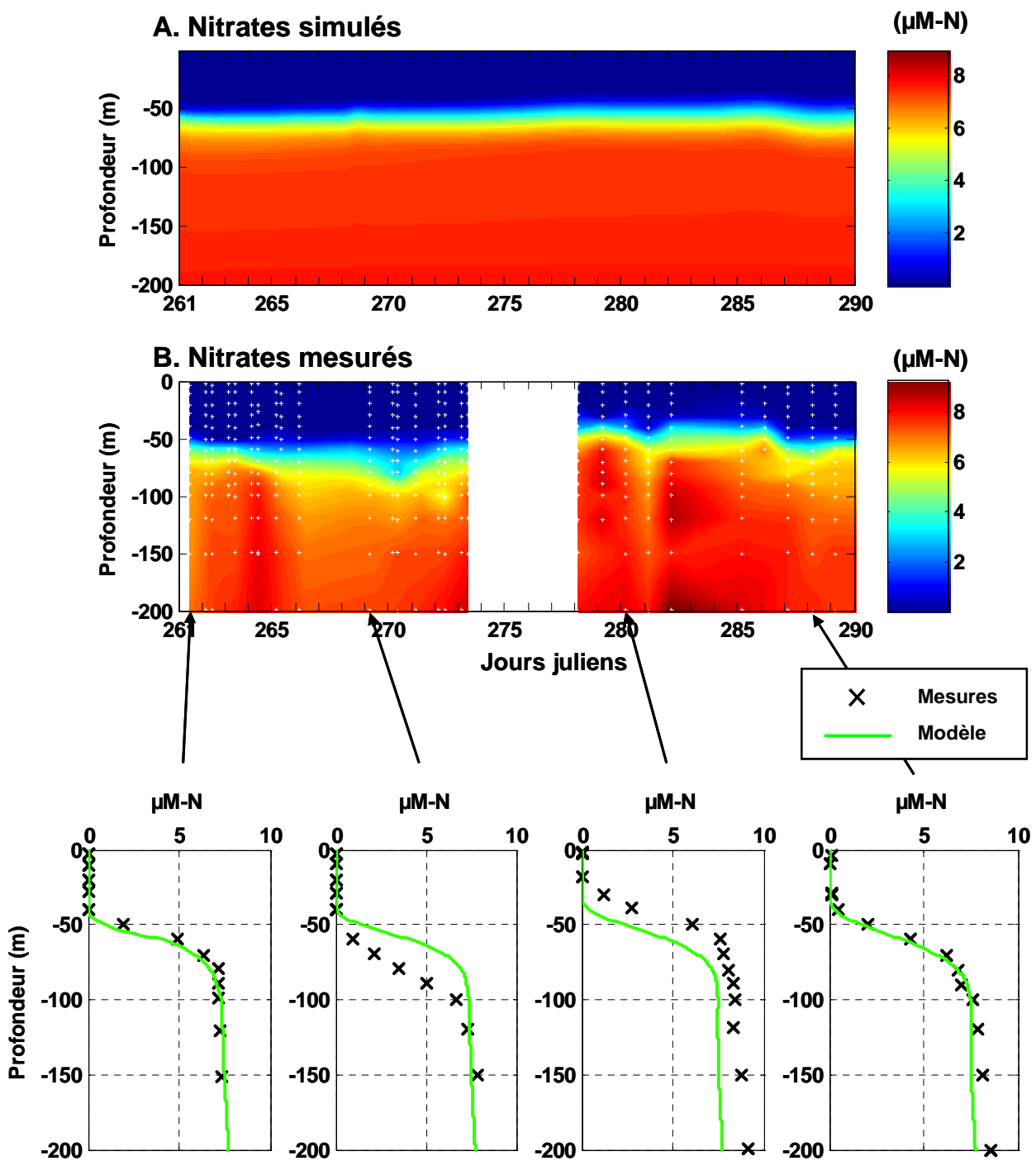


Fig 3.3 : Evolution spatio-temporelle des nitrates (a) simulés avec le modèle de base ; (b) mesurés au point central pendant la campagne DYNAPROC 2. En bas : comparaison modèle/mesures sur quatre profils verticaux choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

A 50m de profondeur, la température est stable (entre 13 et 14°C) tout au long de la campagne car la thermocline est toujours située plus haut que 50m. A cette profondeur, le modèle simule convenablement la température observée.

3.2 Sels nutritifs

3.2.1 Nitrates

Comme pour la température, nous avons représenté sur la figure 3.3 l'évolution spatio-temporelle des nitrates simulés et mesurés. La profondeur de la nitracine varie beaucoup plus dans les mesures que dans le modèle : elle s'approfondit pendant la première intrusion d'eau dessalée (jour 264 à 270), remonte plus en surface à partir du jour 271, puis s'approfondit de nouveau en fin de campagne (jour 287). Le modèle ne reproduit pas les mouvements créés par l'intrusion d'eau dessalée. En revanche, un approfondissement de la nitracine simulée est visible en fin de campagne. Il est provoqué par les trois coups de vent successifs ainsi que par le pompage d'Ekman. Dans la couche de surface, les faibles concentrations en nitrates tout au long de la campagne sont bien reproduites par le modèle. En revanche, sous la nitracine, les valeurs en nitrates varient entre 7 et 9 $\mu\text{M-N}$ dans les données, alors qu'elles restent stables à 7,5 $\mu\text{M-N}$ dans le modèle.

Sur les quatre profils verticaux de nitrates présentés en bas de la figure 3.3, on peut vérifier que le modèle est très proche des mesures au début de la campagne (1^{er} profil). En revanche, pendant la première intrusion d'eau dessalée (2^{ème} profil), la nitracine s'est approfondie d'environ 20m dans les données mais pas dans le modèle. La nitracine se situant dans la partie basse de la lentille d'eau dessalée, elle s'est approfondie lors de son passage à travers la zone de mesures. Le modèle 1D de base ne simulant pas ce phénomène, il n'y a pas d'approfondissement de la nitracine dans le modèle. Au début de la seconde partie de la campagne (3^{ème} profil), le passage de la première lentille d'eau dessalée est terminé. La nitracine mesurée est remontée près de la surface. Cette fois, le modèle simule la nitracine environ 10m trop bas. A la fin de la campagne (4^{ème} profil), le modèle est de nouveau très proche des mesures et la nitracine est simulée à la bonne profondeur.

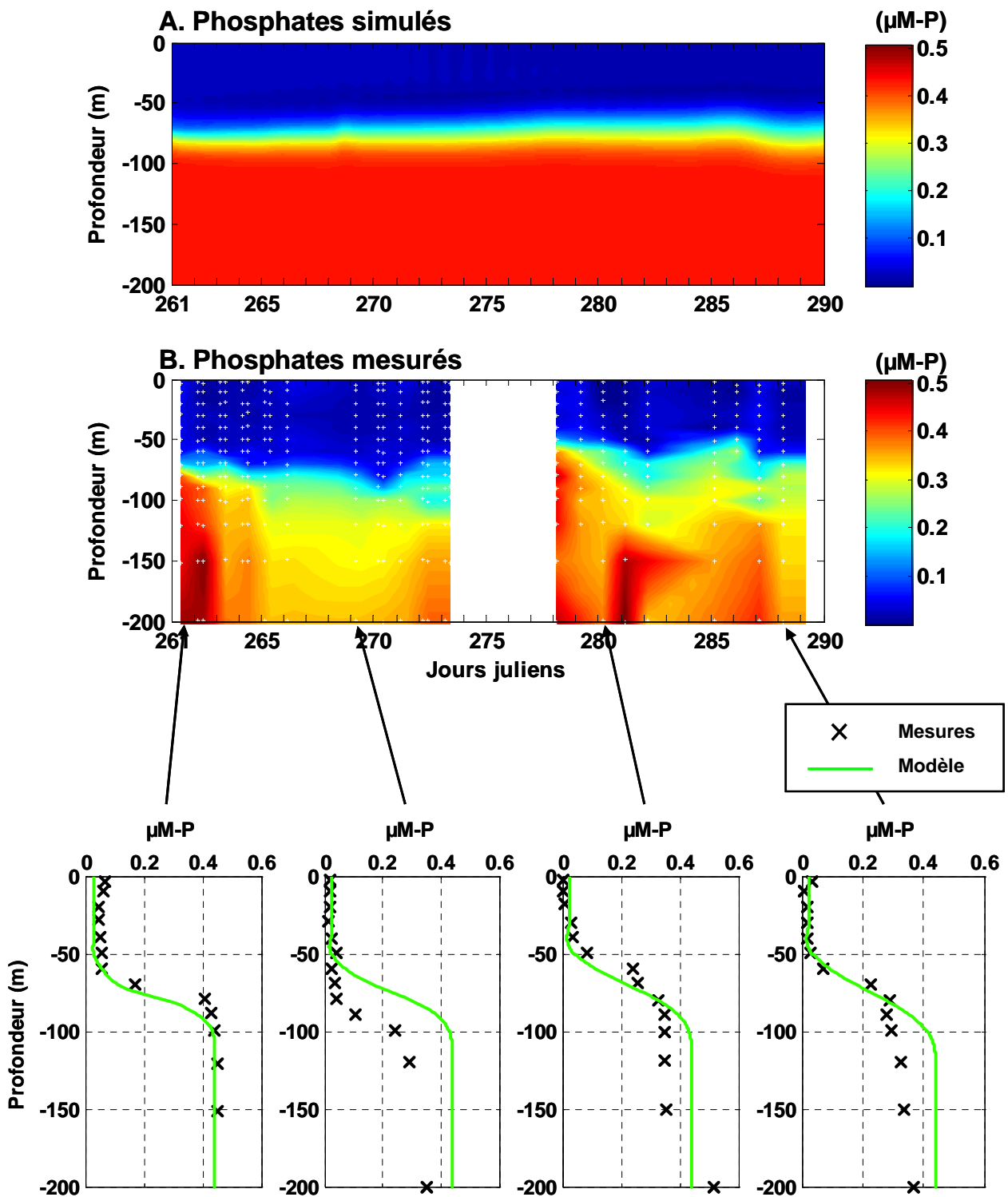


Fig 3.4 : Evolution spatio-temporelle des phosphates (a) simulés avec le modèle de base ; (b) mesurés au point central pendant la campagne DYNAPROC 2. En bas : comparaison modèle/mesures sur quatre profils verticaux choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

3.2.2 Phosphates

La figure 3.4 présente l'évolution spatio-temporelle des phosphates simulés (en haut) et mesurés (au milieu). Comme pour les nitrates, la profondeur de la phosphacline varie beaucoup plus dans les mesures que dans le modèle : elle s'approfondit pendant la première intrusion d'eau dessalée, remonte au début de la deuxième partie de la campagne, puis s'approfondit de nouveau à partir du jour 287. Comme précédemment, seul l'approfondissement en fin de campagne est reproduit par le modèle. En surface, les faibles concentrations en phosphates sont correctement reproduites par le modèle ($<0,05 \mu\text{M-P}$). Sous la phosphacline, en revanche, les concentrations mesurées de phosphates varient entre 0,35 et 0,50 $\mu\text{M-P}$ alors que dans le modèle, elles sont stables à 0,45 $\mu\text{M-P}$.

Sur les quatre profils verticaux de phosphates présentés en bas de la figure 3.4, on peut voir qu'au début de la campagne (1^{er} profil) les concentrations simulées en phosphate sont très proches des mesures. Pendant la première intrusion d'eau dessalée (2^{ème} profil), la phosphacline mesurée s'est approfondie d'environ 20m, mais cela n'est pas simulé par le modèle. Comme la nitracline, la phosphacline se situe dans la partie inférieure de la lentille d'eau dessalée. Elle aussi subit donc un approfondissement lors de son passage. Au début de la deuxième partie de la campagne (3^{ème} profil), le profil simulé de phosphates est très proche des mesures, bien que le modèle surestime légèrement (de 0,1 $\mu\text{M-P}$) la concentration de phosphates en profondeur (à partir de 90m). Il en est de même en fin de campagne (4^{ème} profil).

3.2.3 Rapport N/ P

Comme nous avons vu dans le chapitre 1, l'évolution du rapport N/P nous a permis de savoir que, pendant la campagne DYNAPROC 2, la production primaire dans la couche de surface était limitée par les nitrates alors que juste en dessous, il existait une tranche d'eau où la production primaire était limitée par les phosphates. Dans le modèle (Fig 3.5), le rapport N/P est correctement simulé tout au long de la campagne. La limite entre la couche limitée par les nitrates et celle limitée par les phosphates varie plus dans les mesures que dans le modèle, mais en moyenne, cette limite est située à la bonne profondeur.

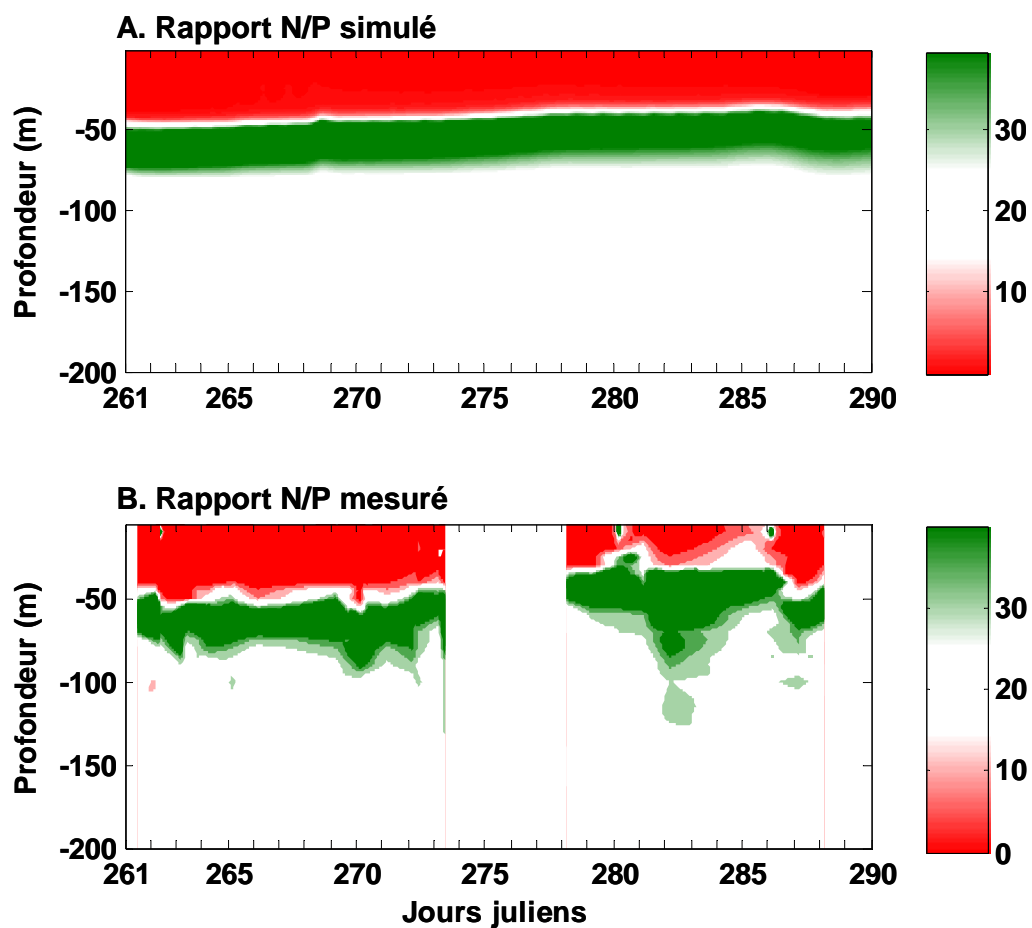


Fig 3.5 : Evolution spatio-temporelle du rapport N/P (A) simulé avec le modèle de base ; (B) mesuré au point central pendant la campagne DYNAPROC 2. En bas : comparaison modèle/mesures sur quatre profils verticaux choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

La couche limitée par les phosphates se situe légèrement plus en profondeur pendant la première partie de la campagne que pendant la seconde. La première intrusion d'eau dessalée n'est pas visible sur le rapport N/P car le passage de cette masse d'eau provoque à la fois un approfondissement de la nitracline et de la phosphacline. En revanche, en fin de campagne, la couche limitée par les phosphates s'approfondit légèrement, aussi bien dans le modèle que dans les mesures.

3.3 Phytoplancton

Afin de comparer les résultats du modèle concernant chaque variable phytoplanctonique (P1, P2 et P3) avec des mesures, nous avons utilisé les données de composition phytoplanctonique obtenue par l'analyse des pigments (HPLC). Le détail des méthodes utilisées pour obtenir ces données est consultable dans Marty et al. (2008).

3.3.1 Compartiment P1 : diatomées

Les résultats du modèle de base concernant le compartiment P1 (diatomées) sont présentés en figure 3.6. Comme nous l'avons expliqué dans le chapitre 1, les diatomées présentes entre 60 et 80m en début de campagne sont en phase sénescence (Lasternas et al., 2008). Elles disparaissent donc très rapidement. Dans le modèle, les diatomées se développent à la bonne profondeur (Fig 3.6 A). Afin de simuler correctement la décroissance rapide de leur biomasse, un taux de mortalité élevé a été utilisé : $0,5 \text{ j}^{-1}$. Ainsi, dans le modèle comme dans les mesures, les diatomées présentes au début de la campagne disparaissent en cinq jours. La justification de ce taux de mortalité élevé est présentée en annexe. Dans les mesures, on peut observer qu'une très faible concentration de diatomées réapparaît au début de la deuxième partie de la campagne entre 40 et 70m de profondeur. Ceci n'est pas simulé par le modèle.

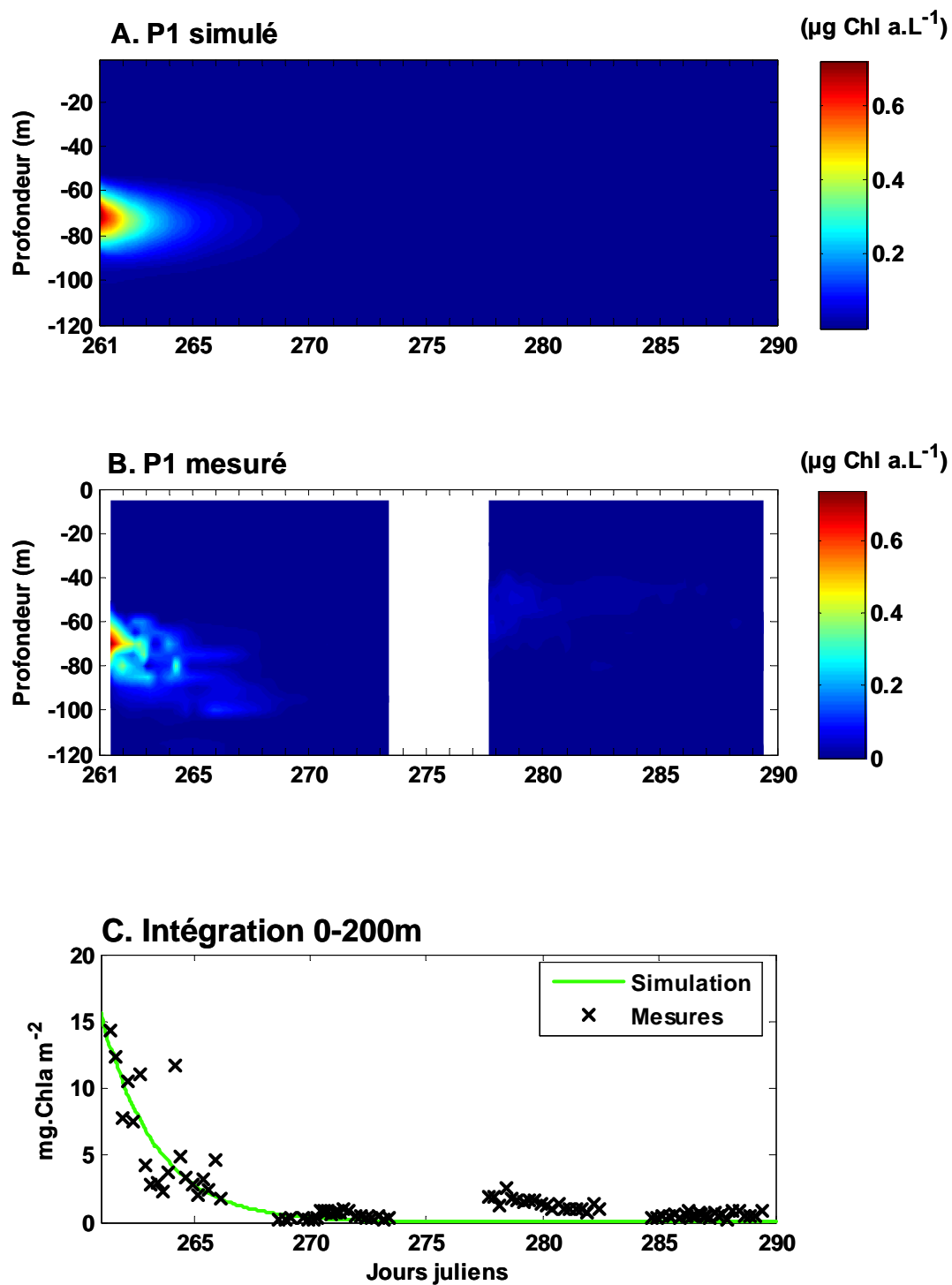


Fig 3.6 : Evolution spatio-temporelle de la variable P1 (diatomées) exprimée en $\mu\text{g Chla.L}^{-1}$; (A) simulée avec le modèle de base ; (B) mesurée au point central pendant la campagne DYNAPROC 2 ; (C) Comparaison modèle/mesures de la variable P1 intégrée sur 0-200m (mg Chla.m^{-2}).

Au niveau des données intégrées sur 0-200m, le modèle simule bien la diminution de la biomasse au cours des cinq premiers jours (Fig 3.6 C). On retrouve aussi la réapparition des diatomées dans les mesures au début de la deuxième partie de la campagne mais la biomasse intégrée ne dépasse pas 3 mg.m^{-2} .

3.3.2 Compartiment P2 : nanophytoplancton et dinoflagellés

La figure 3.7 présente la comparaison modèle / mesures pour le compartiment P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés). Dans le modèle, ce compartiment se développe à peu près à la même profondeur que dans les mesures, avec un maximum se situant entre 40 et 60m en moyenne (Fig 3.7 A et B). Cependant, cette profondeur varie beaucoup plus dans les mesures que dans le modèle. Les concentrations simulées pour P2 sont proches des mesures excepté entre le jour 263 et le jour 266, où l'on peut observer une forte augmentation dans les données qui n'est pas simulée dans le modèle. Cette augmentation, qui est très rapide mais passagère, correspond au tout début de la première intrusion d'eau dessalée. On peut donc penser qu'elle pourrait être due à un apport d'organismes transportés par cette masse d'eau.

Au niveau des données intégrées sur 0-200m, le modèle est très proche des mesures sauf entre les jours 263 et 266. Pendant cette période, les données augmentent jusqu'à plus de 30 mg.m^{-2} alors que le modèle simule des concentrations intégrées autour de 16 mg.m^{-2} . Les variations diurnes de la biomasse simulée sont très visibles : elles résultent du fait que dans le modèle, la croissance est nulle la nuit (car limitée par la lumière) alors que les pertes par mortalité, excrétion et prédation continuent.

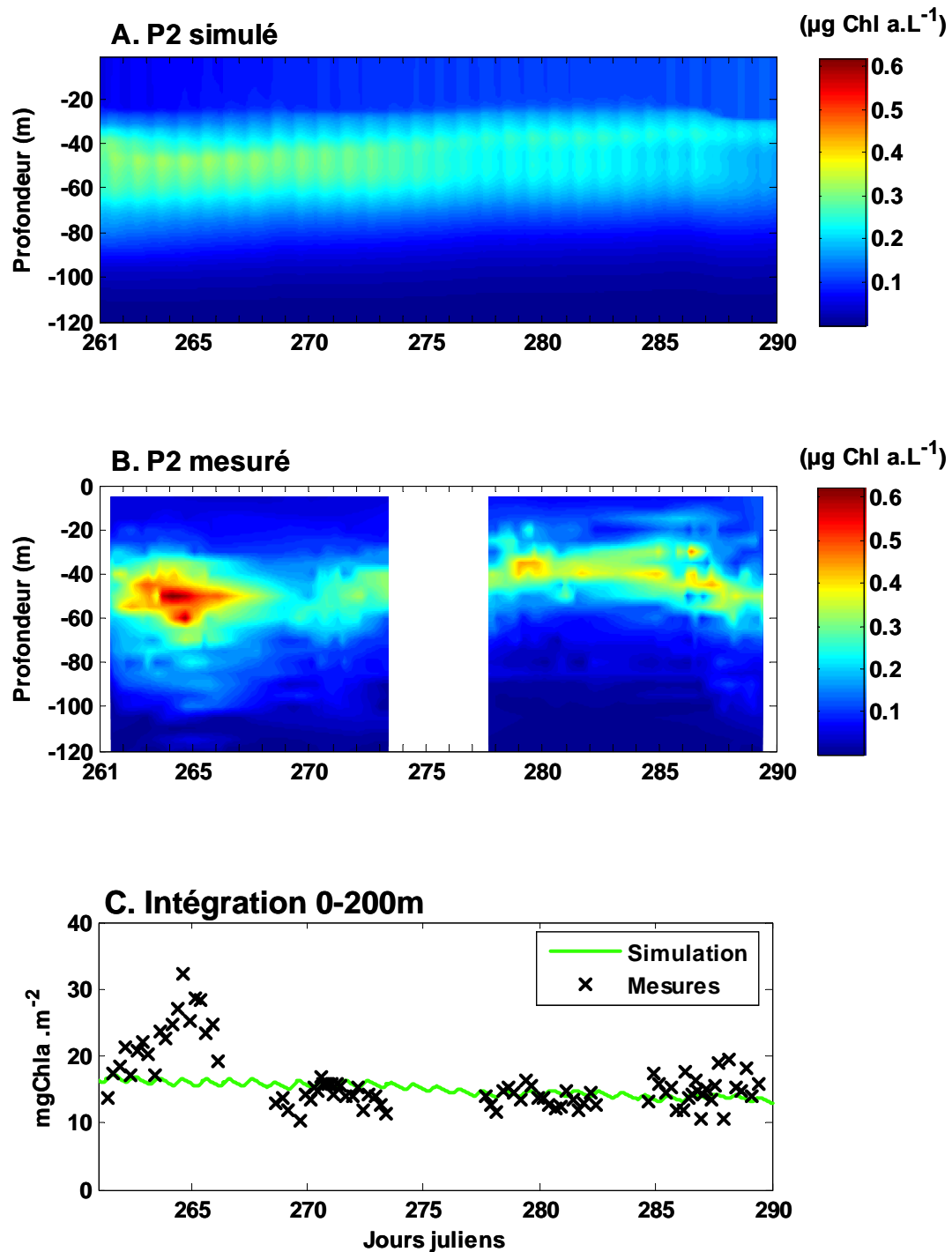


Fig 3.7 : Evolution spatio-temporelle de la variable P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés) exprimée en $\mu\text{g Chla.L}^{-1}$ (A) simulée avec le modèle de base ; (B) mesurée au point central pendant la campagne DYNAPROC 2 ; (C) Comparaison modèle/mesures de la variable P2 intégrée sur 0-200m (mg Chla.m^{-2}).

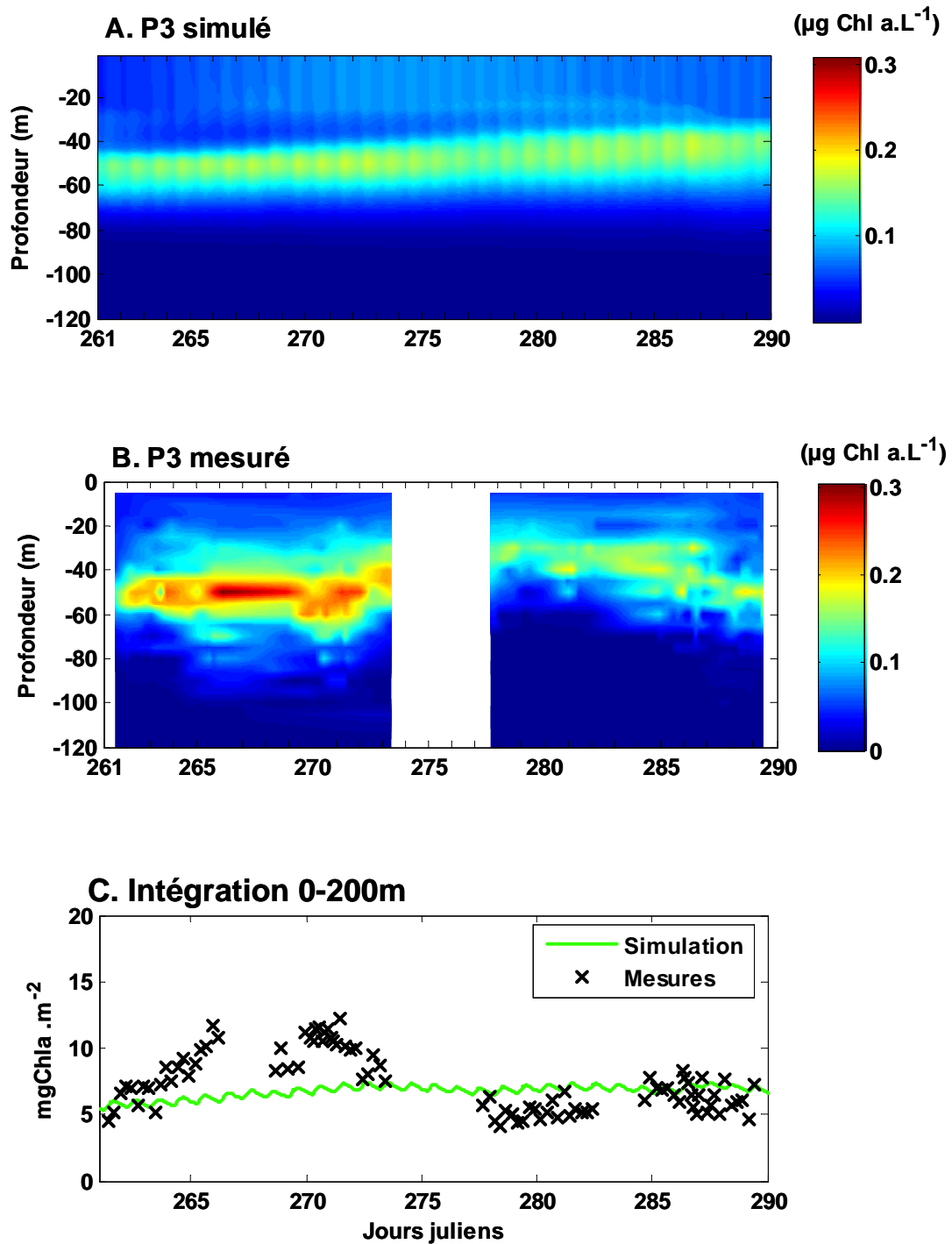


Fig 3.8 : Evolution spatio-temporelle de la variable P3 (picophytoplancton) exprimée en $\mu\text{g Chla.L}^{-1}$ (A) simulée avec le modèle de base ; (B) mesurée au point central pendant la campagne DYNAPROC 2 ; (C) Comparaison modèle/mesures de la variable P3 intégrée sur 0-200m (mg Chla.m^{-2}).

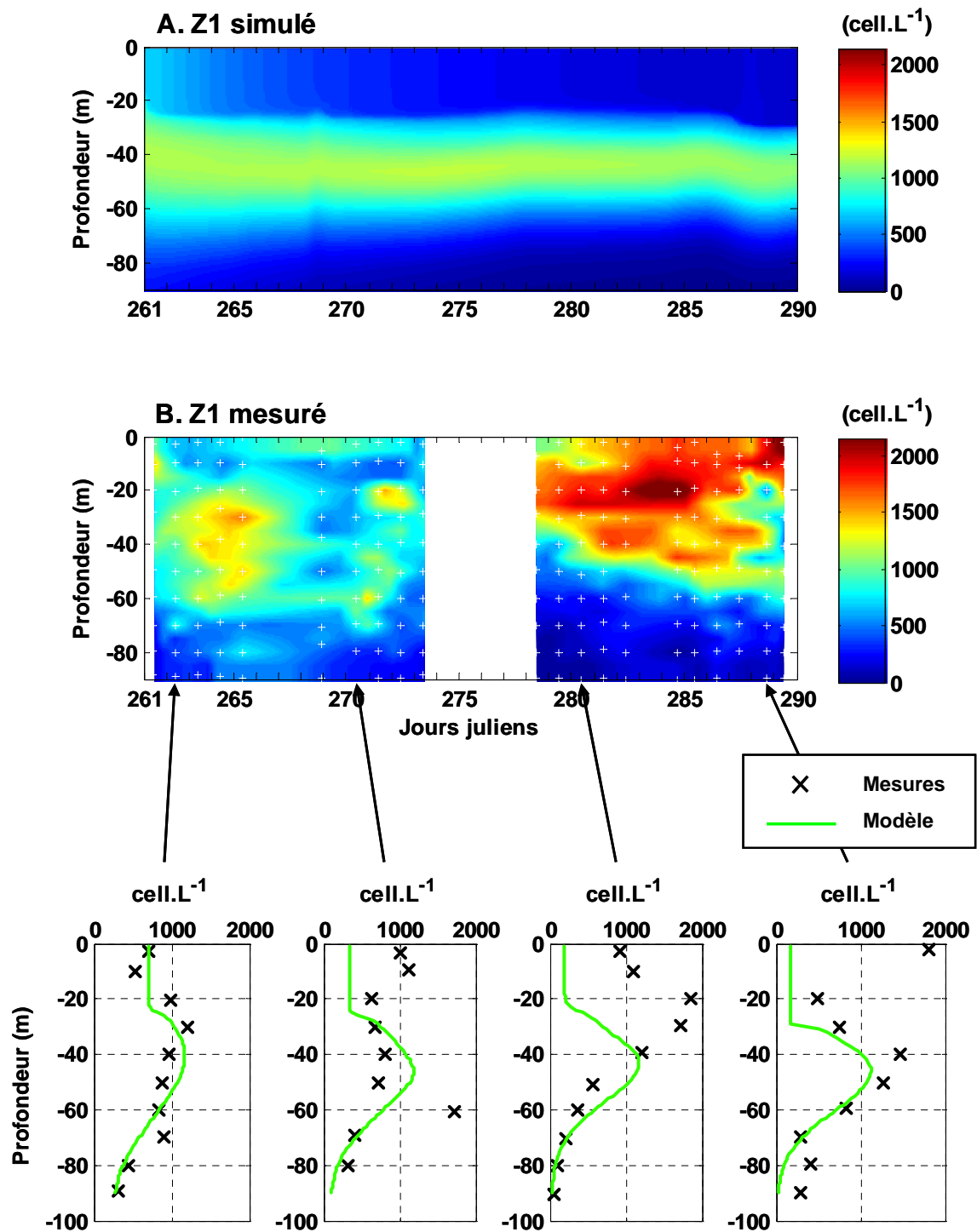


Fig 3.9 : Evolution spatio-temporelle de la variable Z1 (ciliés) exprimée en cell.L⁻¹ (A) simulés avec le modèle de base ; (B) mesurés au point central pendant la campagne DYNAPROC 2 ; (C) Comparaison modèle/mesures de la variable Z1 sur quatre profils verticaux choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

3.3.3 Compartiment P3 : Picophytoplancton

Pour le compartiment P3 (picophytoplancton), les résultats sont présentés sur la figure 3.8. Comme pour le compartiment P2, la profondeur du maximum se situe globalement à la bonne profondeur dans le modèle, mais les variations de profondeur autour de cette moyenne ne sont pas simulées (Fig 3.8 A et B). Les concentrations sont globalement bien simulées excepté entre le jour 265 et le jour 273, où, encore une fois, on peut observer une forte augmentation dans les mesures qui n'est pas simulée par le modèle. Cette fois, ces dates correspondent au milieu de la première intrusion d'eau dessalée, ce qui suggère encore que ces organismes ont été apportés avec la masse d'eau qui a traversé la zone de mesure.

Dans les données intégrées sur 0-200m, on peut voir que la biomasse de ces organismes a doublé pendant cette période, passant de 6 à 12 mg.m⁻². Le modèle lui, présente peu de variations tout au long de la campagne, excepté les variations diurnes.

3.4 Zooplancton

3.4.1 Compartiment Z1 : ciliés

Les résultats du modèle pour le compartiment Z1 (ciliés) sont présentés en figure 3.9. Pour ce compartiment les résultats sont très contrastés entre les deux parties de la campagne. Pendant la première partie, les concentrations simulées en ciliés sont en moyenne assez proches des mesures, bien qu'il existe dans les mesures une forte variabilité qui n'est pas simulée par le modèle. Sur le premier profil vertical, le modèle est proche des mesures. Sur le deuxième profil, on peut voir que le maximum est légèrement surestimé par le modèle. Par contre, le modèle sous-estime la concentration en ciliés entre 0 et 20m.

Pendant la seconde partie de la campagne, le modèle s'écarte largement des mesures. En effet, sur la figure 3.10 B on peut voir que la concentration en ciliés augmente fortement à partir du jour 278 ; les maxima sont doublés, passant de 1000 à 2000 cell.L⁻¹.

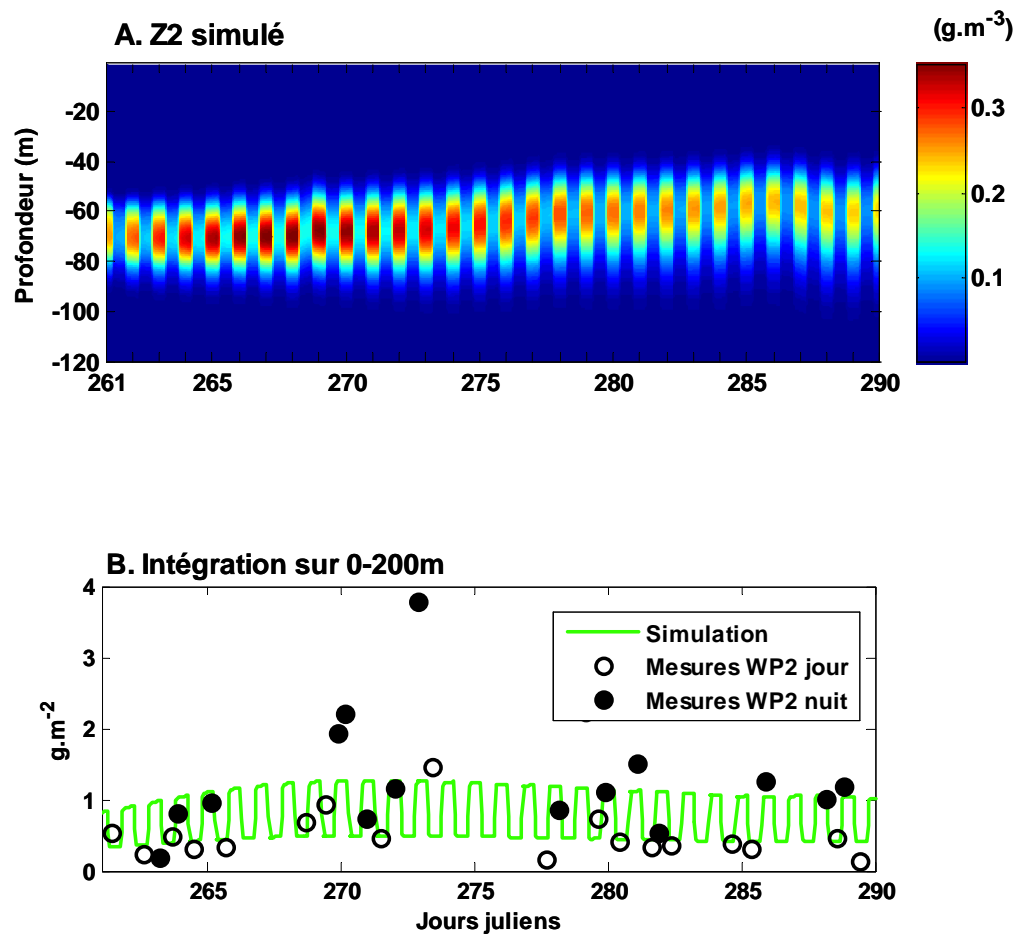


Fig 3.10 : Evolution spatio-temporelle de la variable Z2 (copépodes) (A) simulés avec le modèle de base ; (B) Comparaison modèle/mesures de la variable Z2 intégrée sur 0-200m (g.m⁻²).

De plus, le maximum se situe plus proche de la surface que pendant la première partie : 20m de profondeur au lieu de 40m. Ceci est nettement visible sur le troisième profil vertical qui est caractéristique des conditions au début de la seconde partie de la campagne. Sur le quatrième profil, le modèle est assez proche des mesures entre 20 et 90m de profondeur bien qu'il les sous-estime légèrement. Par contre, les concentrations de surface sont très différentes : le modèle simule une concentration d'environ 200 cell.L⁻¹ alors que les mesures atteignent 1800 cell.L⁻¹.

Pour expliquer ces différences, nous pensons que pendant la seconde partie de la campagne, un autre système basé sur la boucle microbienne a pu se développer dans la couche de surface et n'est pas pris en compte ici. Nous pensons que les ciliés n'ont pas pu se développer autant sans consommer une catégorie d'organismes qui ne sont pas représentés dans le modèle.

3.4.2 Compartiment Z2 : copépodes

Les résultats pour le compartiment Z2 (copépodes) sont présentés en figure 3.10. Dans le modèle, les copépodes se développent principalement entre 60 et 80m. La migration verticale nycthémérale est bien visible : les concentrations sont deux fois plus élevées la nuit que le jour. De jour comme de nuit, la concentration maximale est atteinte vers le jour 270 (0,15 g.m⁻³ le jour 0,35 g.m⁻³ la nuit).

L'intégration sur 0-200m permet de comparer les résultats du modèle avec les mesures de biomasse du WP2. Les données du BIONESS n'ont pas été utilisées pour comparer le modèle aux données car le vide de maille de ce filet (500 μ m) est trop grand pour donner une bonne estimation de la biomasse du total de la communauté de copépodes. Le WP2 ayant un vide de maille de 200 μ m, il capture mieux les copépodes. Il échantillonne aussi d'autres organismes tels que les appendiculaires ou les ptéropodes, cependant leur biomasse dans le WP2 n'est qu'une faible proportion de celle des copépodes. Les données de biomasse du WP2 présentent une forte variabilité de jour comme de nuit (Fig 3.10 B). Le modèle est globalement proche des mesures de jour comme de nuit, mais il est beaucoup moins variable et il ne simule pas l'augmentation de biomasse due à la première intrusion d'eau dessalée.

Chapitre 4

Deux méthodes de prise en compte des intrusions d'eau dessalée dans le modèle 1D

4.1 Introduction	123
4.2 Relaxation aux données de température	127
4.2.1 Méthode de calcul de la température reconstruite pour la relaxation	127
4.2.2 Formulation du terme de relaxation	129
4.2.3 Application du terme de relaxation aux autres variables du modèle	131
4.3 Méthode IDA (Isopycnal Depth Adjustment)	131
4.3.1 Introduction	131
4.3.2 Principe de la méthode IDA	135
4.4 Résultats des modèles "relaxation" et IDA	139
4.4.1 Variables physiques	139
4.4.2 Sels nutritifs	147
4.4.3 Phytoplancton	149
4.4.4 Zooplancton	155

Chapitre 4

Deux méthodes de prise en compte des intrusions d'eau dessalée dans le modèle 1D

4.1 Introduction

Dans les modèles 1D, les vitesses verticales sont supposées nulles, ce qui implique que les échanges entre les couches ne peuvent intervenir que par diffusion turbulente. Dans ce cas, la divergence du courant horizontal est nulle et le modèle est censé représenter une région de l'océan où aucun gradient horizontal de propriétés n'est important. En dehors de la couche de mélange qui subit des effets diapycnaux, les isopycnes restent à la même profondeur. Dans le cas qui nous préoccupe, à l'évidence il y a eu une advection horizontale non négligeable au point d'observation : apparition de salinité minimale en profondeur, inférieure à la salinité minimale initiale.

Les résultats du modèle de base présentés dans le chapitre 3 ont montré que les principales différences entre le modèle et les mesures avaient lieu lors des intrusions d'eau dessalée car ces phénomènes 3D ne peuvent pas être reproduits directement dans le modèle 1D. Puisque nous sommes dans une situation 3D, pourquoi continuer avec un modèle 1D ?

Dans notre cas, passer à un modèle 3D serait un leurre intellectuel. En effet, comparer un modèle 3D avec des données en un point fixe conduit inéluctablement à conclure qu'il n'y a pas assez de données ou bien que le modèle n'est pas réaliste. Il faut revenir aux fondements de l'étude : qu'attend-on de notre modèle ? Nous voulions reproduire correctement l'évolution de la structure physique afin de comprendre comment le système biologique évolue dans ce milieu. Afin d'améliorer la représentation de l'environnement physique, tout en restant en 1D, nous avons ici testé deux méthodes d'assimilation de données : la relaxation aux données de température et la méthode IDA (Isopycnal Depth Adjustment).

La méthode de relaxation aux données de température avait déjà été appliquée par Chifflet et al. (2001) afin de tenir compte des variations de profondeur des isopycnes. Dans notre étude aussi les intrusions d'eau dessalée ont provoqué un changement de profondeur des isopycnes. Chaque passage d'eau dessalée a provoqué une remontée des isopycnes dans la partie supérieure de la lentille et un approfondissement dans la partie inférieure. En d'autres termes, l'épaisseur de la couche entre deux isolignes de densité était plus importante dans les intrusions d'eau dessalées qu'en dehors.

La seconde méthode (IDA) est une méthode que nous avons développée. Elle est directement basée sur l'observation de ces variations d'épaisseur des couches entre deux isopycnes. Elle consiste en fait à calculer la vitesse verticale de la masse d'eau en se basant sur les variations de profondeur des isopycnes, puis à introduire cette vitesse verticale dans les simulations. En effet, le phénomène au point d'observation peut être assimilé à l'effet d'une composante verticale de la vitesse de l'eau.

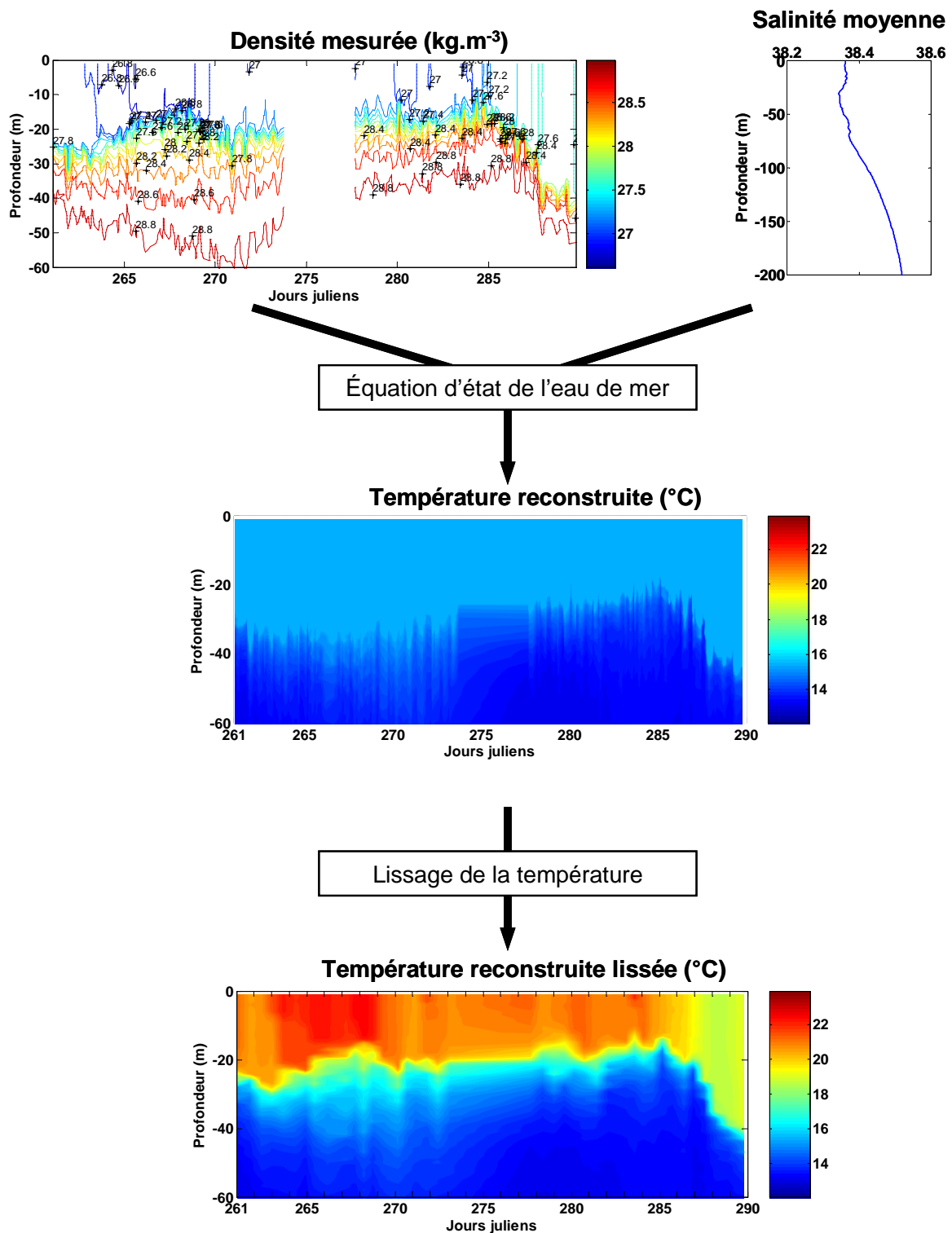


Fig 4.1 : Les différentes étapes du calcul de la température reconstruite utilisée pour le calcul du terme de relaxation dans le modèle. A partir de la densité mesurée (kg.m^{-3}) et de la salinité moyenne en dehors des intrusions d'eau dessalée, nous avons reconstruit un champ de température en utilisant l'équation d'état de l'eau de mer.

4.2 Relaxation aux données de température

4.2.1 Méthode de calcul de la température reconstruite pour la relaxation

Afin de reproduire les variations de profondeur des isopycnes dans le modèle 1D, une relaxation aux données de température a été effectuée. Le champ de température utilisé pour le calcul du terme de relaxation n'est pas le champ de température mesuré car les isothermes situées sous la thermocline reflétaient mal les changements de profondeur des isopycnes. Le champ de température utilisé est celui qui a été déduit du champ de densité mesuré à partir de l'équation d'état de l'eau de mer. Le champ de température ainsi obtenu est donc un indicateur (proxy) du champ de densité mesuré. Le calcul de cette température reconstruite (T_r) se fait comme dans Chifflet (2000) de la façon suivante (Fig 4.1) :

Etape 1 : On calcule une première estimation du champ de densité (ρ_1) à partir de la température mesurée (T_m) et de la salinité moyenne en dehors des intrusions d'eau dessalée (S_{moy}).

Etape 2 : On calcule ensuite la différence entre la première estimation du champ de densité et la densité mesurée $d\rho = \rho_1 - \rho_m$ et on calcule la variation de température dT_1 équivalente.

Etape 3 : On en déduit une première estimation du champ de température reconstruite : $T_{r1} = T_m + dT_1$ et on recommence l'étape 1 en utilisant cette fois T_{r1} à la place de la température mesurée T_m . Après trois itérations, nous retenons T_{r3} comme la température reconstruite à partir du champ de densité mesuré.

Le champ de température reconstruite obtenu est ensuite lissé par la méthode des points médians (Ibanez, 1983) afin de ne pas tenir compte des ondes internes, dont la période (environ dix minutes) est bien plus faible que la fréquence des prélèvements (environ trois heures).

Tableau 4.1 : Système d'équations différentielles de la partie physique du modèle « relaxation ».

$$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{F_{sol}}{\rho_0 C_p} \frac{\partial I}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_h \frac{\partial T}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial T}{\partial z} + \theta_1 (T - T_r)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = (1 + \theta_2) \cdot \left(\frac{\partial S}{\partial t} \right)_{sans\ relax}$$

$$\frac{\partial U}{\partial t} = (1 + \theta_2) \cdot \left(\frac{\partial U}{\partial T} \right)_{sans\ relax.}$$

$$\frac{\partial V}{\partial t} = (1 + \theta_2) \cdot \left(\frac{\partial V}{\partial T} \right)_{sans\ relax.}$$

4.2.2 Formulation du terme de relaxation

Comme dans Chifflet et al. (2001), le terme de relaxation est de la forme :

$$\theta_1 \cdot (T_m - T_r)$$

avec :

θ_1 le paramètre de relaxation,

T_m la température simulée,

T_r la température reconstruite.

Le paramètre de relaxation θ_1 a été choisi aussi petit que possible afin de ne pas dénaturer les processus modélisés : $\theta_1 = -10^{-5} \text{ s}^{-1}$.

Dans l'équation de la température, la correction est exprimée de la façon suivante :

$$\left(\frac{\partial T}{\partial t} \right)_{corr} = \theta_1 (T_m - T_r) = \theta_2 \left(\frac{\partial T}{\partial t} \right)_{sans \text{ relax.}}$$

L'équation d'évolution de la température devient donc :

$$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{F_{sol}}{\rho_0 \cdot C_p} \frac{\partial I}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_h \frac{\partial T}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial T}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial T}{\partial t} \right)_{sans \text{ relax.}}$$

soit

$$\frac{\partial T}{\partial t} = (1 + \theta_2) \left(\frac{\partial T}{\partial t} \right)_{sans \text{ relax.}}$$

La valeur de θ_2 est calculée à chaque profondeur et pour chaque pas de temps. Comme dans Chifflet et al. (2001), nous imposons une valeur maximale de $|\theta_2| = 1$ afin de ne pas introduire d'instabilités dans le modèle.

Tableau 4.2 : Système d'équations différentielles de la partie biologique du modèle « relaxation ».

$$\frac{\partial N3}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial N3}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial N3}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial N3}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} - \mu_{1-N3} \cdot P1 - \mu_{2-N3} \cdot P2 - \mu_{3-N3} \cdot P3 + n \cdot N4$$

$$\frac{\partial N4}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial N4}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial N4}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial N4}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} - \mu_{1-N4} \cdot P1 - \mu_{2-N4} \cdot P2 - \mu_{3-N4} \cdot P3 - n \cdot N4 + r_N \cdot (D1_N + D2_N) + q_{Z1} \cdot Z1 + q_{Z2} \cdot Z2$$

$$\frac{\partial P4}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P4}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P4}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial P4}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + [q_{Z1} \cdot Z1 + q_{Z2} \cdot Z2 - \mu_1 \cdot P1 - \mu_2 \cdot P2 - \mu_3 \cdot P3] \cdot \frac{r_p}{N} + r_p \cdot (D1_p + D2_p)$$

$$\frac{\partial P1}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P1}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P1}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial P1}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + (\mu_1 - m_1) \cdot P1 - i_{p1-Z2} \cdot Z2 - w_{p1} \cdot \frac{\partial P1}{\partial z}$$

$$\frac{\partial P2}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P2}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P2}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial P2}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + (\mu_2 - m_2) \cdot P2 - i_{p2-Z1} \cdot Z1 - i_{p2-Z2} \cdot Z2$$

$$\frac{\partial P3}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial P3}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial P3}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial P3}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + (\mu_3 - m_3) \cdot P3 - i_{p3-Z1} \cdot Z1$$

$$\frac{\partial Z1}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial Z1}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial Z1}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial Z1}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + (a_{Z1} \cdot i_{Z1} - m_{Z1} - q_{Z1}) \cdot Z1 - i_{Z1-Z2} \cdot Z2$$

$$\frac{\partial Z2}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial Z2}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial Z2}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial Z2}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + (a_{Z2} \cdot i_{Z2} - m_{Z2} - q_{Z2}) \cdot Z2 + \gamma \cdot p \cdot Z2$$

$$\frac{\partial D1_N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D1_N}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D1_N}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial D1_N}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + m_1 \cdot P1 + m_2 \cdot P2 + m_3 \cdot P3 + ((1 - a_{Z1}) \cdot i_{Z1} + m_{Z1}) \cdot Z1 - r_N \cdot D1_N - w_{D1} \cdot \frac{\partial D1_N}{\partial t}$$

$$\frac{\partial D1_p}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D1_p}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D1_p}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial D1_p}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + [m_1 \cdot P1 + m_2 \cdot P2 + m_3 \cdot P3 + ((1 - a_{Z1}) \cdot i_{Z1} + m_{Z1}) \cdot Z1] \cdot \frac{r_p}{N} - r_p \cdot D1_p - w_{D1} \cdot \frac{\partial D1_p}{\partial t}$$

$$\frac{\partial D2_N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D2_N}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D2_N}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial D2_N}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + (m_{Z2} + (1 - a_{Z2}) \cdot i_{Z2} - i_{D2-Z2}) \cdot Z2 - r_N \cdot D2_N - w_{D1} \cdot \frac{\partial D2_N}{\partial t}$$

$$\frac{\partial D2_p}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K \cdot \frac{\partial D2_p}{\partial z} \right) - W_z \frac{\partial D2_p}{\partial z} + \theta_2 \left(\frac{\partial D2_p}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}} + [(m_{Z2} + (1 - a_{Z2}) \cdot i_{Z2} - i_{D2-Z2}) \cdot Z2] \cdot \frac{r_p}{N} - r_p \cdot D2_p - w_{D1} \cdot \frac{\partial D2_p}{\partial t}$$

4.2.3 Application du terme de relaxation aux autres variables du modèle

Nous faisons l'hypothèse que tout le système est affecté de la même façon. Nous avons utilisé la même formulation pour toutes les autres variables (X) du modèle :

$$\frac{\partial X}{\partial t} = (1 + \theta_2) \left(\frac{\partial X}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}}$$

avec $\left(\frac{\partial X}{\partial t} \right)_{\text{sans relax.}}$ l'évolution temporelle de la variable X avant correction par relaxation.

Le nouveau système d'équations différentielles obtenu après la relaxation est présenté dans les tableaux 4.1 et 4.2.

4.3 Méthode IDA (Isopycnal Depth Adjustment)

4.3.1 Introduction

Il s'agit d'une méthode nouvelle que nous avons mise au point pour traduire dans le domaine 1D les mouvements 3D de la masse d'eau. Elle découle de l'observation de la variation de profondeur des isopycnes lors des intrusions d'eau dessalée. Nous avons donc cherché à calculer les vitesses verticales de deux isopycnes tout au long de la série de mesures CTD afin de les introduire dans le modèle.

Selon l'équation de conservation, la variation temporelle d'un élément C , sans source ni puit, dans la réalité, est de la forme :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -\text{div}(\vec{u}.C) = -W \frac{\partial C}{\partial z} - \vec{u}_h \cdot \overrightarrow{\text{grad}_h} C$$

avec :

\vec{u} la vitesse du courant en 3D (donc selon u , v et w)

C	la concentration d'un élément x
W	l'intensité de la vitesse verticale
\vec{u}_h	la composante horizontale de \vec{u}
\overrightarrow{grad}_h	le gradient horizontal

La variation temporelle de C est donc la somme de deux termes :

- l'un interne ($W \frac{\partial C}{\partial z}$) dans le sens où il est compatible avec la caractère 1D,
- l'autre externe ($\vec{u}_h \cdot \overrightarrow{grad}_h C$) représentant l'advection horizontale.

Ce deuxième terme est présent dans la réalité mais on ne peut pas le calculer car il faudrait pour cela connaître les propriétés de l'eau autour de la zone de mesure à tout moment. Nous n'en tiendrons donc pas compte dans le modèle. De cette manière, la différence entre le modèle "assimilé" et les mesures pourra donc nous renseigner sur la valeur de ce terme et donc sur les propriétés de l'eau advectée.

Par la méthode d'assimilation de données que nous utilisons ici, on impose au modèle de jouer sur le terme $W \frac{\partial C}{\partial z}$ (augmentation ou diminution de la couche c_i) alors que la nature fera jouer l'advection horizontale. Tant que l'on reste sur la simulation de C paramètre physique, cela n'aura pas d'autre conséquence que de changer les contenus par couche de profondeur, mais c'est ce que l'on cherche. Appliquer la même stratégie sur les variables biologiques conduira à prévoir l'évolution comme si aucune source "extérieure" n'était venue. Nous ne simulerons donc pas la réalité sur la totalité de la campagne. Cependant, le résultat des simulations avec le modèle assimilé conduit à estimer, pour chaque variable biologique, la fraction du changement due au modèle modifié (à divergence non nulle localement) d'origine physique et celle due à l'advection par la différence avec les données.

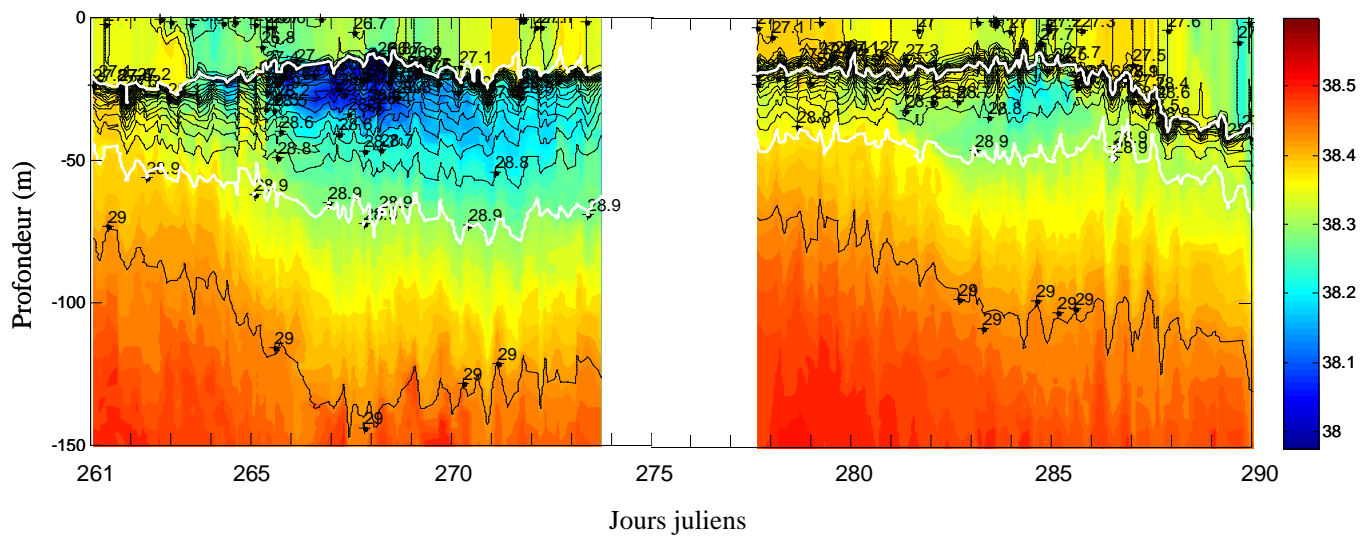


Fig 4.2 : En couleur : salinité mesurée pendant la campagne DYNAPROC 2. Isolignes noires : densité mesurée. Isolignes blanches : isopycnes choisies pour la méthode IDA car elles entourent les intrusions d'eau dessalée (27,2 et 28,9).

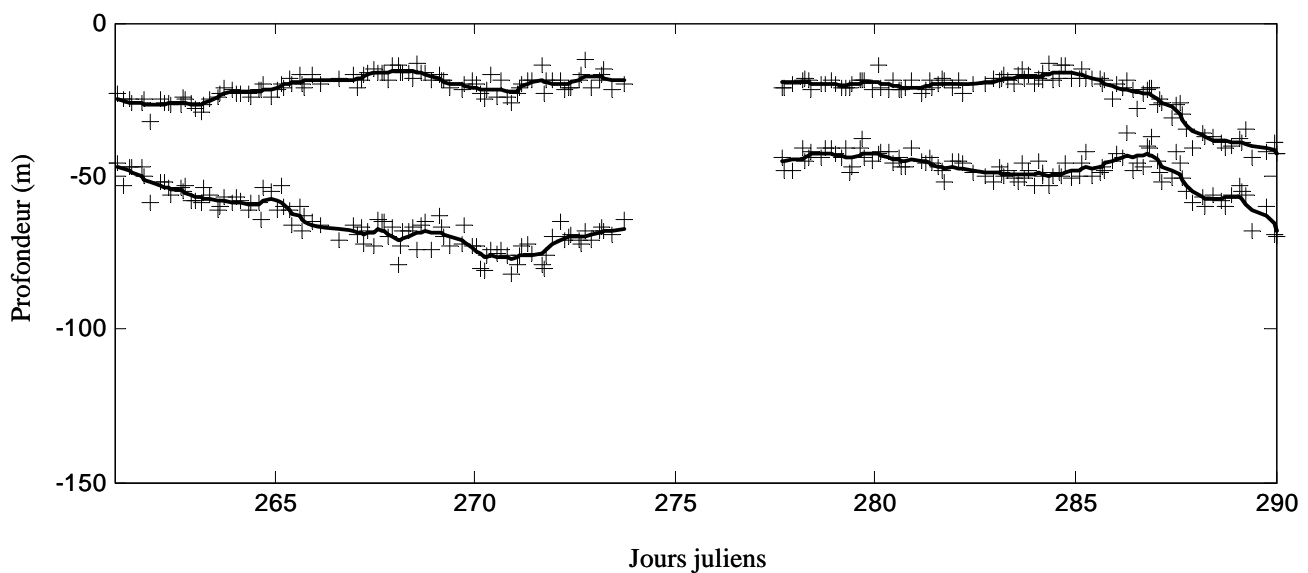


Fig 4.3 : Croix noires : profondeurs mesurées des deux isopycnes 27,2 et 28,9. Courbe noire : lissage par EVF (Eigen Value Filtering) de ces deux isopycnes.

4.3.2 Principe de la méthode IDA

Cette méthode se décompose en cinq étapes successives :

Etape 1 : Choix de deux isopycnes

Afin de reproduire les mouvements verticaux dans les parties supérieures et inférieures des intrusions d'eau dessalée, nous avons choisi deux isopycnes qui entourent les lentilles : 27,2 et 28,9. Ces isopycnes sont représentées en blanc dans la figure 4.2.

Etape 2 : Lissage par EVF (Eigen Value Filtering)

L'évolution temporelle des profondeurs de chacune des isopycnes choisies a été lissée afin de gommer l'effet des ondes internes (Fig 4.3), dont la période (10 min) est bien inférieure à la fréquence des prélèvements (3h). La méthode de lissage choisie (EVF) a été mise au point par Ibanez et al. (1992). Nous appellerons h1 la profondeur lissée de l'isopycne 27,2 et h2 celle de l'isopycne 28,9. h1 et h2 varient à chaque pas de temps.

Etape 3 : Calcul de la vitesse verticale

A partir des données lissées des profondeurs des deux isopycnes, nous avons calculé les vitesses verticales à partir des variations de profondeur de chaque isopycne entre deux pas de temps successifs :

$$W_{\text{iso } 27,2} = \frac{\Delta h1}{\Delta t} \quad \text{et} \quad W_{\text{iso } 28,9} = \frac{\Delta h2}{\Delta t}$$

avec :

$W_{\text{iso } 27,2}$ la vitesse verticale de l'isopycne 27,2

$W_{\text{iso } 28,9}$ la vitesse verticale de l'isopycne 28,9

$\Delta h1$ la variation de profondeur de l'isopycne 27,2 entre deux pas de temps successifs

$\Delta h2$ la variation de profondeur de l'isopycne 28,9 entre deux pas de temps successifs

Δt pas de temps

Les vitesses verticales obtenues sont présentées en figure 4.4. Le critère de stabilité (évoqué au chapitre 2) reste vérifié puisque ces vitesses verticales ne dépassent jamais 40 m.j^{-1} .

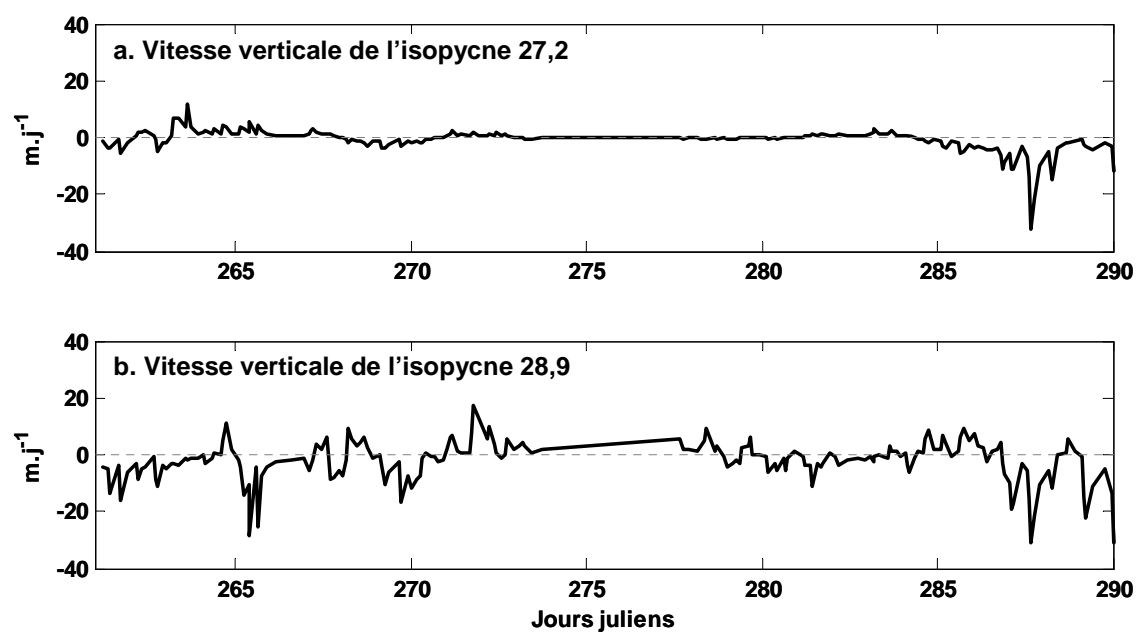
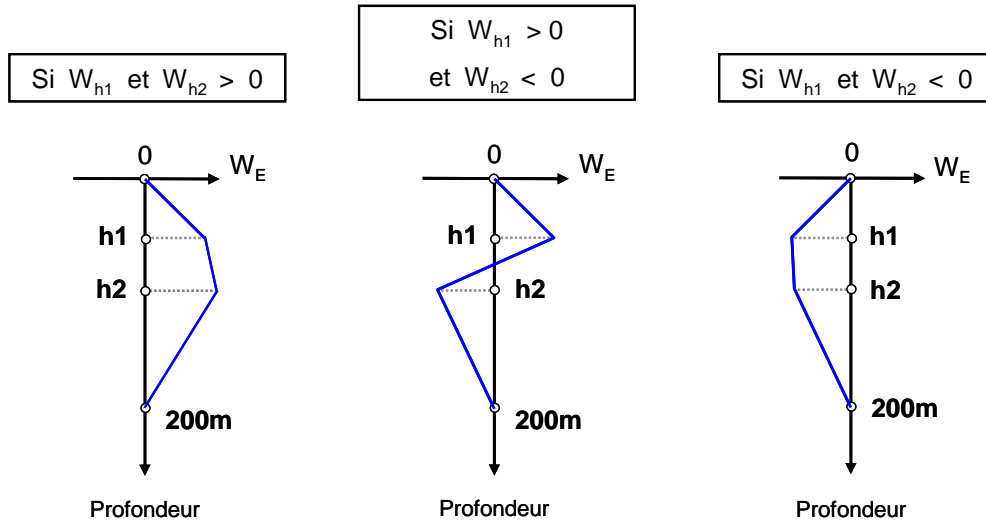


Fig 4.4 : Vitesses verticales (m.j^{-1}) des isopycnes 27,2 et 28,9 pendant la campagne DYNAPROC 2.

Etape 4 : Création de profils verticaux de la vitesse verticale

Les profils verticaux de vitesse sont établis comme présenté ci dessous. Nous faisons l'hypothèse que la vitesse verticale est nulle en surface et à la base du domaine vertical.



avec :

W_E la valeur de la vitesse verticale

$h1$ la profondeur de l'isopycne 27,2 et W_{h1} la vitesse verticale à la profondeur $h1$

$h2$ la profondeur de l'isopycne 28,9 et W_{h2} la vitesse verticale à la profondeur $h2$

Etape 5 : Introduction de la vitesse verticale dans le modèle

La vitesse verticale est appliquée à toutes les variables d'état du modèle. Pour chaque variable

d'état X , le terme $-W_E \cdot \frac{\partial X}{\partial z}$ remplace le terme de vitesse verticale due au pompage d'Ekman dans les équations différentielles.

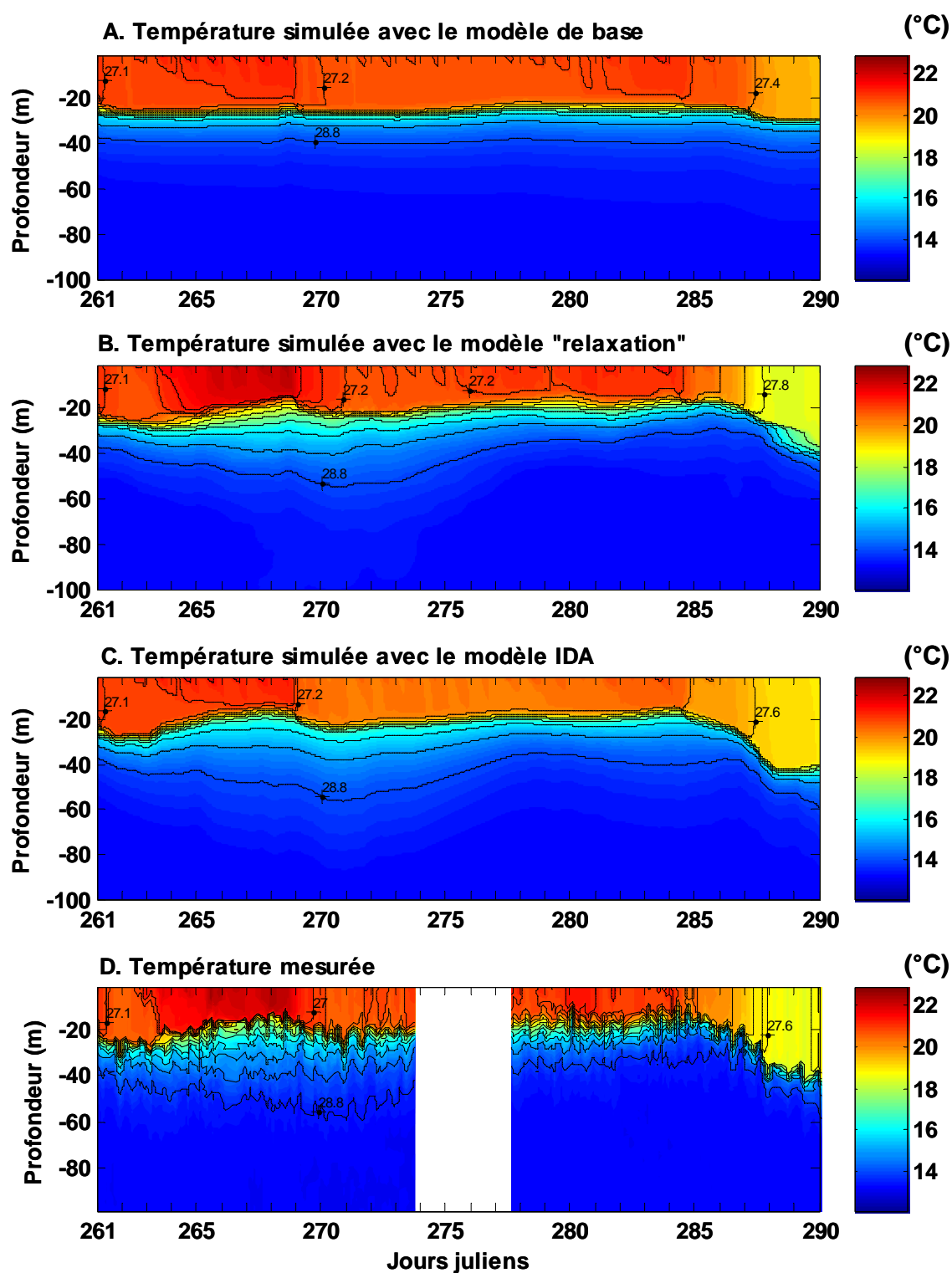


Fig 4.5 : Evolution spatio-temporelle de la température (A) simulée par le modèle de base ; (B) simulée par le modèle "relaxation" ; (C) Simulée par le modèle IDA ; (D) mesurée pendant la campagne DYNAPROC 2.

4.4 Résultats des modèles "relaxation" et IDA

4.4.1 Variables physiques

Evolution spatio-temporelle de la température et de la densité

Les résultats des modèles « relaxation » et IDA concernant la température et la densité sont présentés en figure 4.5. Ces deux modèles apportent une amélioration importante au niveau de la simulation de la température par rapport au modèle de base. Dans les deux cas, les variations de profondeur de la thermocline sont beaucoup mieux simulées, notamment la remontée en surface pendant la LSW-1, ainsi que l'approfondissement en fin de campagne. Les variations de profondeur des isopycnes sont aussi beaucoup mieux simulées. Ceci est notamment visible par l'isopycne 28,8 qui s'approfondit entre les jours 261 et 270 puis remonte vers la surface jusqu'au jour 278.

Les variations de température de la couche de mélange sont aussi mieux simulées que dans le modèle de base. Le réchauffement visible dans les mesures entre les jours 263 et 269 est parfaitement reproduit par le modèle « relaxation », par contre, il est légèrement moins important dans le modèle IDA. En fin de campagne, le refroidissement qui a lieu à partir du jour 286 est lui aussi parfaitement simulé par le modèle « relaxation ». Avec le modèle IDA, le refroidissement est plus important qu'avec le modèle de base, mais la température de la couche de mélange reste légèrement plus importante que dans les mesures.

Profils verticaux de température

Quatre profils verticaux de température sont présentés en figure 4.6. Ces profils sont choisis aux mêmes dates que ceux présentés dans le chapitre 3. La justification de ce choix est aussi présente dans ce chapitre.

Le premier profil étant très proche du début des simulations, les résultats de tous les modèles sont superposés aux mesures.

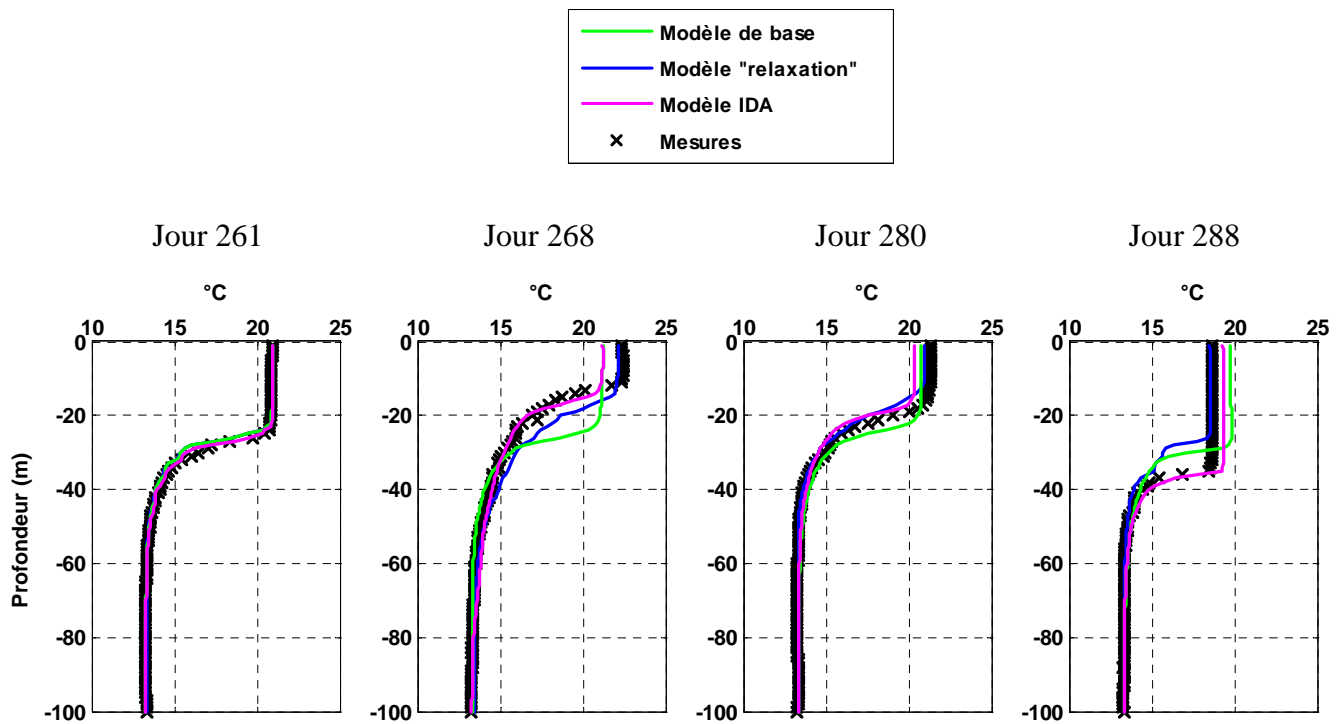


Fig 4.6 : Comparaison modèles/mesures sur quatre profils verticaux de température choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

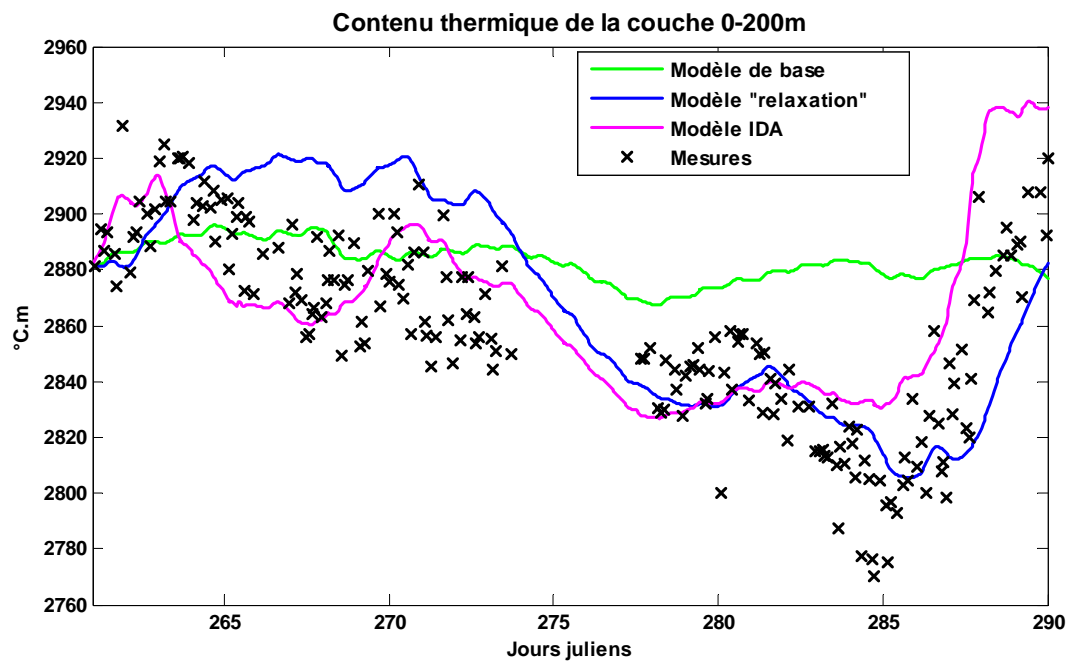


Fig 4.7 : Contenu thermique de la couche 0-200m mesuré pendant la campagne et simulé par les trois modèles.

Le second profil (caractéristique de la LSW-1) montre des variations importantes entre les différents modèles. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3, le modèle de base ne simulait pas la remontée de la thermocline ainsi que le réchauffement de la couche de surface pendant la LSW-1. Le modèle qui simule le mieux la profondeur de la thermocline est le modèle IDA car dans le modèle « relaxation », la thermocline est légèrement trop basse. Par contre, c'est le modèle « relaxation » qui simule le mieux la température de la couche de mélange ; le modèle IDA, comme le modèle de base la simulant environ 1°C plus froide.

Sur le troisième profil (représentant le début de la seconde partie de la campagne), les profils des modèles « relaxation » et IDA sont superposés et très proches des mesures.

Sur le quatrième profil (choisi en fin de campagne), les trois modèles donnent des résultats assez différents. Dans le modèle de base, la température de la couche de mélange était trop élevée et la thermocline trop haute. Le modèle « relaxation » simule correctement la température de la couche de mélange mais lui aussi simule une thermocline trop haute. Dans le modèle IDA, la thermocline est simulée à la bonne profondeur mais la couche de mélange est très légèrement plus chaude que les mesures.

Contenu thermique de la couche 0-200m

Le contenu thermique de la couche 0-200m a été calculé pour les données et les différents modèles de la façon suivante :

$$C_{therm_{0-200m}} = \int_0^{200m} T(z).dz$$

avec :

$T(z)$ la température (en °C) à la profondeur z

dz intervalle vertical entre deux mesures (dans notre étude $dz = 1m$)

Les résultats sont présentés en figure 4.7. Le contenu thermique mesuré diminue progressivement jusqu'au jour 285 puis il augmente fortement jusqu'à la fin de la campagne. Cette augmentation est due à l'advection d'eau chaude qui a eu lieu en fin de campagne et qui est décrite dans le chapitre 2.

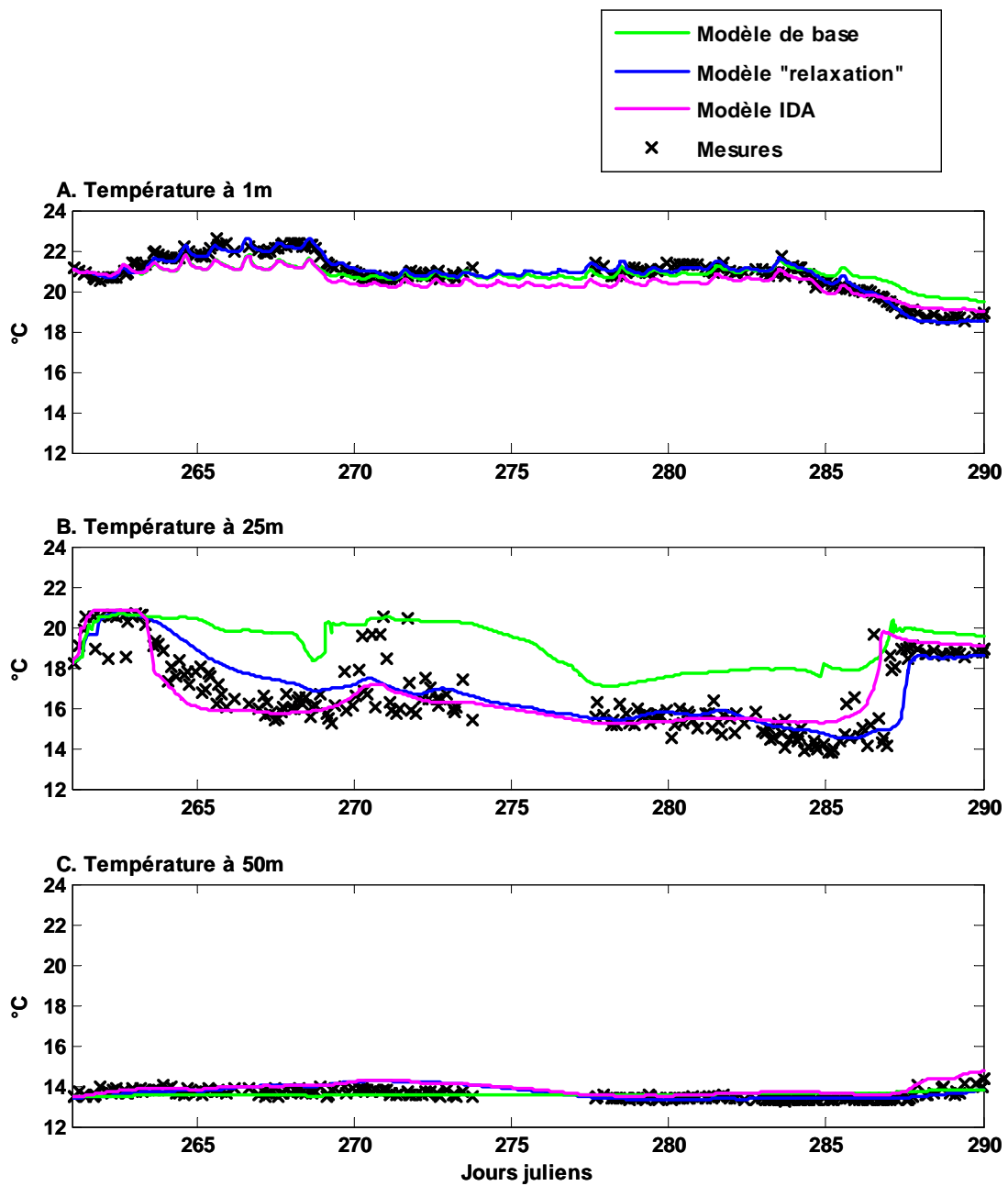


Fig 4.8 : Comparaison des températures mesurées et simulées par les trois modèles à 1m (A), 25m (B) et 50m (C).

Le contenu thermique simulé avec le modèle de base ne transcrit pas les variations observées dans les données ; il est quasiment invariant sur toute la durée de la campagne. En revanche, les modèles "relaxation" et IDA simulent globalement bien les variations de contenu thermique observées. En regardant plus en détail, on peut voir que pendant la première partie de la campagne, c'est le modèle IDA qui est le plus proche des mesures alors que pendant la seconde partie, c'est le contraire : le modèle "relaxation" est le plus proche.

Température à 1m, 25m et 50m

A 1m, le modèle simulait correctement l'évolution de la température, mais il existait deux périodes où le modèle s'écartait légèrement des mesures : pendant la LSW-1 et à la fin de la campagne (Fig 4.8). Le modèle "relaxation" améliore largement les simulations. En effet, il simule parfaitement l'augmentation de la température pendant la LSW-1 ainsi que le refroidissement en fin de campagne. Le modèle IDA, lui, simule une température à 1m qui est légèrement plus froide que les mesures jusqu'au jour 286, puis légèrement plus chaude. Cependant la différence entre ce modèle et les mesures n'excède pas 1°C.

A 25m, les variations de température étaient très mal simulées par le modèle de base. Les modèles « relaxation » et IDA montrent une nette amélioration. Ces deux modèles simulent la diminution de la température à 25m entre les jours 263 et 267, qui est due au fait que la thermocline passe au dessus de cette profondeur. En revanche, cette baisse n'est pas assez rapide avec le modèle « relaxation ». Pendant cette période, le modèle IDA est le plus proche des mesures.

A 50m, la température était déjà bien reproduite par le modèle de base ; elle le reste avec les modèles "relaxation" et IDA.

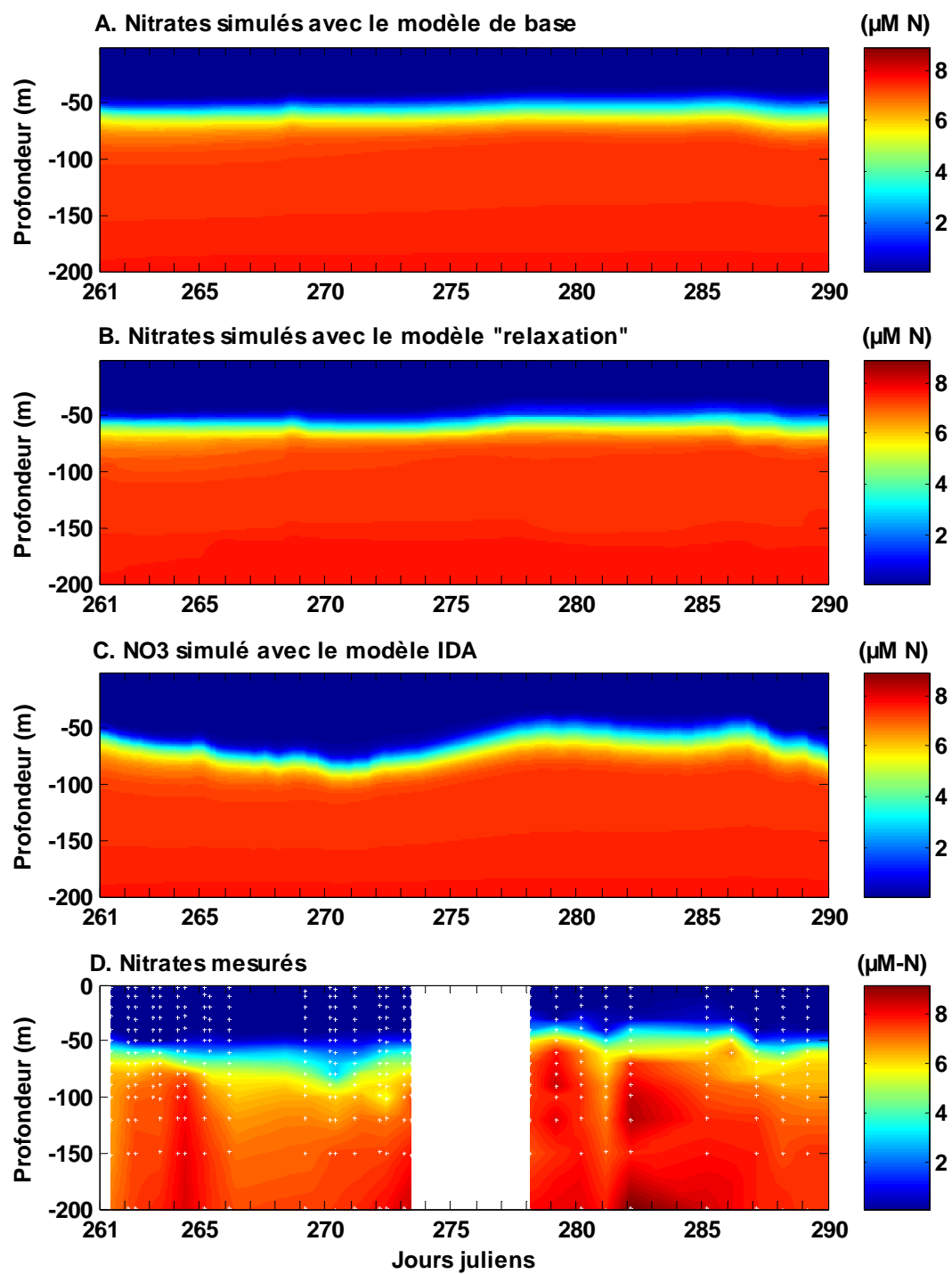


Fig 4.9 : Evolution spatio-temporelle des nitrates (A) simulés par le modèle de base ; (B) simulés par le modèle "relaxation" ; (C) simulés par le modèle IDA ; (D) mesurés pendant la campagne DYNAPROC 2.

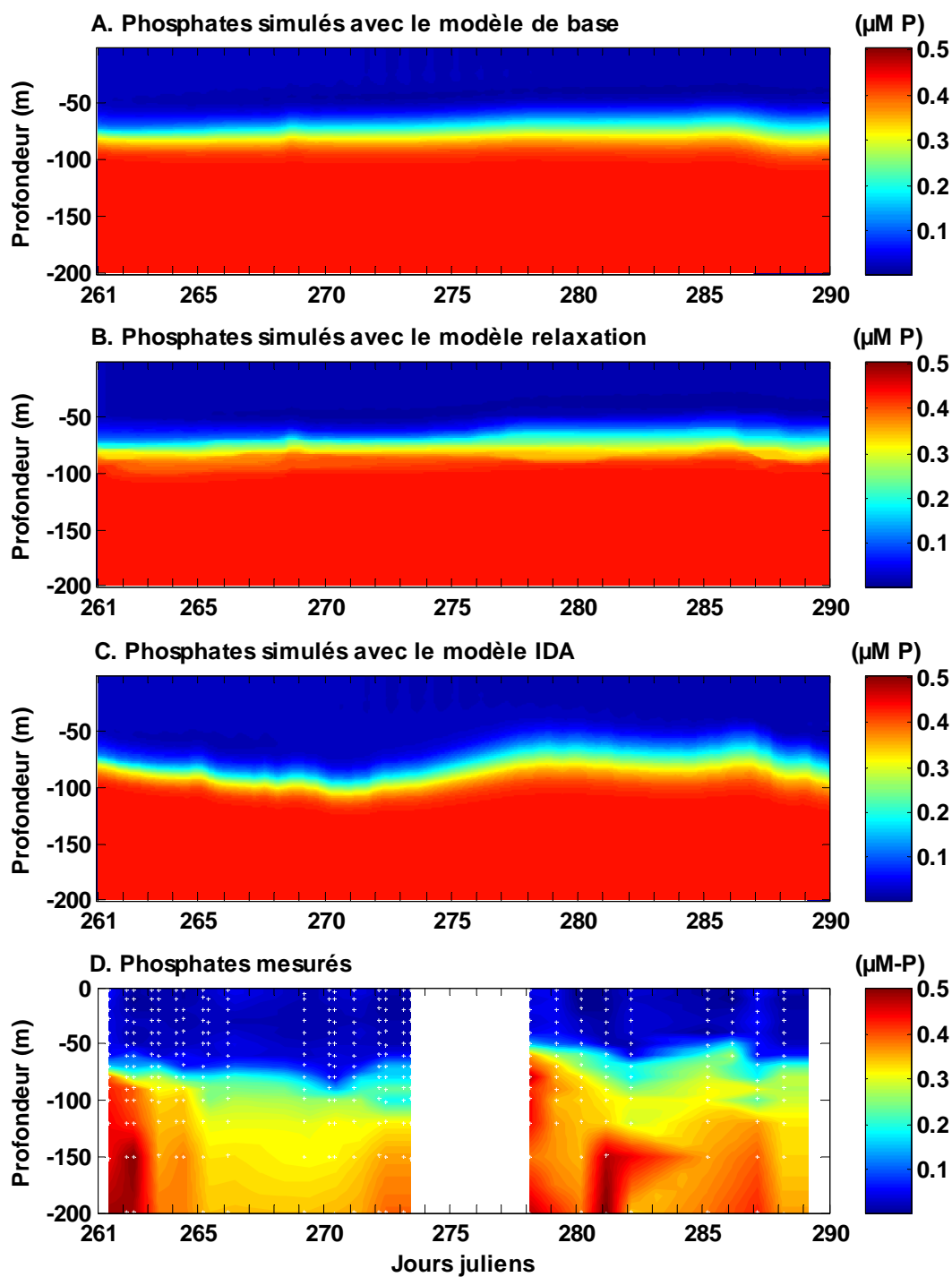


Fig 4.10 : Evolution spatio-temporelle des phosphates (A) simulés par le modèle de base ; (B) simulés par le modèle "relaxation ; (C) simulés par le modèle IDA ; (D) mesurés pendant la campagne DYNAPROC 2.

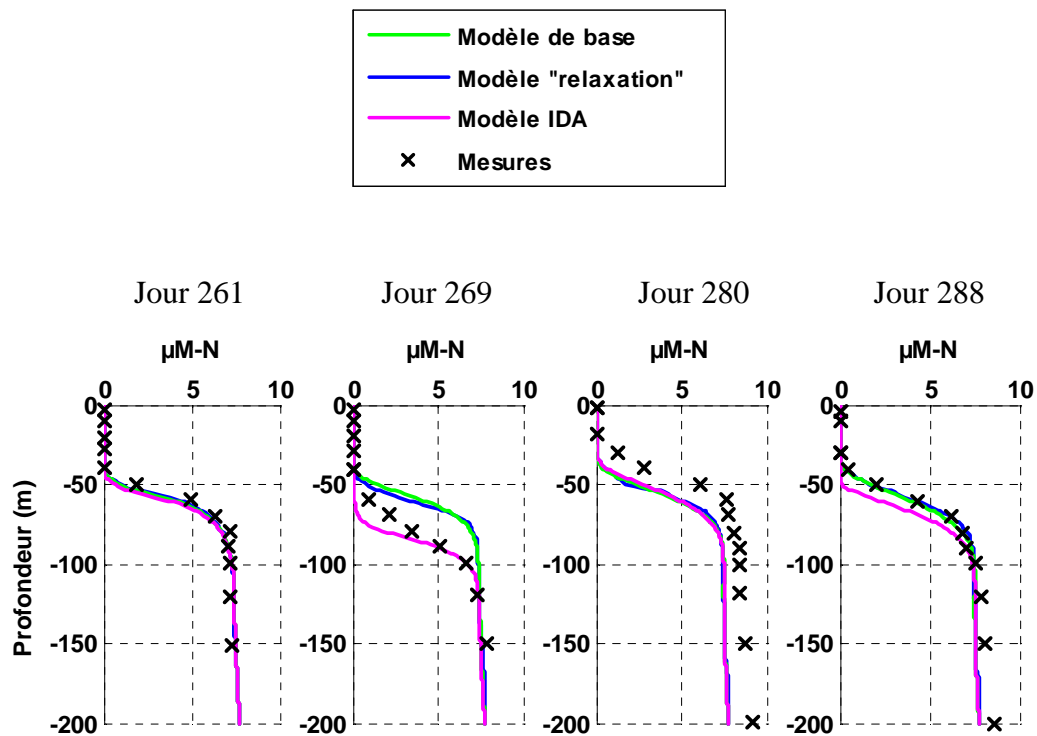


Fig 4.11 : Comparaison modèles/mesures sur quatre profils verticaux de nitrates choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

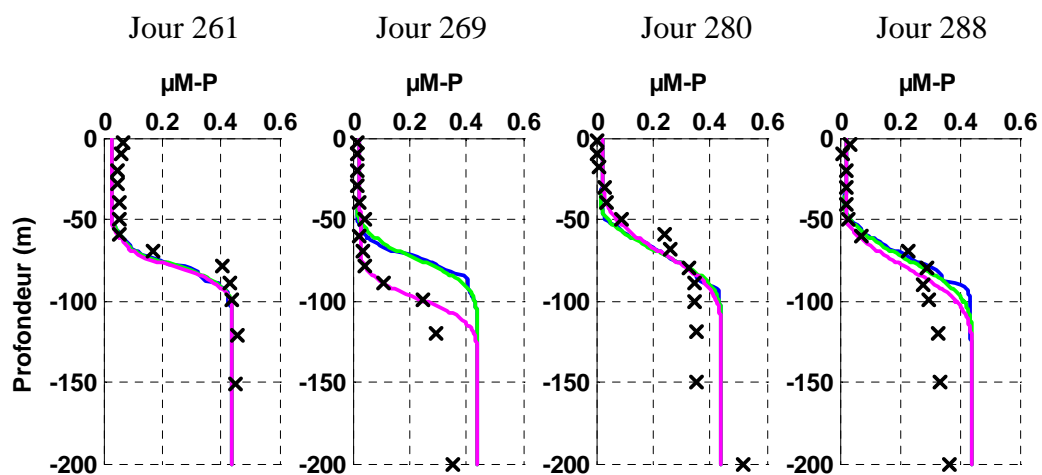


Fig 4.12 : Comparaison modèles/mesures sur quatre profils verticaux de phosphates choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

4.4.2 Sels nutritifs

Evolution spatio-temporelle des sels nutritifs

L'évolution spatio-temporelle des nitrates simulés avec les modèles « relaxation » et IDA est présentée en figure 4.9 et celle des phosphates en figure 4.10. Nous allons ici les traiter ensemble car leurs résultats sont très semblables. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 3, le modèle de base simulait peu les variations de profondeur de la nitracline et de la phosphacline. Les résultats du modèle « relaxation » sont assez similaires : les profondeurs de la nitracline et de la phosphacline ne varient pas assez. En revanche, dans le modèle IDA, ces variations sont beaucoup mieux simulées : on constate un approfondissement de la nitracline pendant la LSW-1, une remontée vers la surface au début de la deuxième partie de la campagne quand le passage de la LSW-1 est terminé puis un approfondissement à partir du jour 287, lors des trois coups de vent successifs. Par contre, aucun des modèles ne simule les variations de concentration sous la nitracline et la phosphacline qui sont visibles dans les mesures, et notamment les faibles concentrations pendant la LSW-1.

Profils verticaux

Quatre profils verticaux de nitrates et de phosphates sont présentés en figures 4.11 et 4.12. Ces profils sont choisis aux mêmes dates que ceux présentés dans le chapitre 3. Sur le premier profil des nitrates et des phosphates, tous les modèles sont superposés et très proches des mesures.

Sur le second profil, caractéristique des conditions pendant la LSW-1, les modèles de base et « relaxation » sont superposés et simulent la nitracline et la phosphacline environ 20m trop haut par rapport aux mesures. Le modèle IDA, lui, est le plus proche des mesures, bien qu'il simule le haut de la nitracline légèrement plus bas que les mesures. En revanche, le bas de la nitracline est très bien simulé par ce modèle.

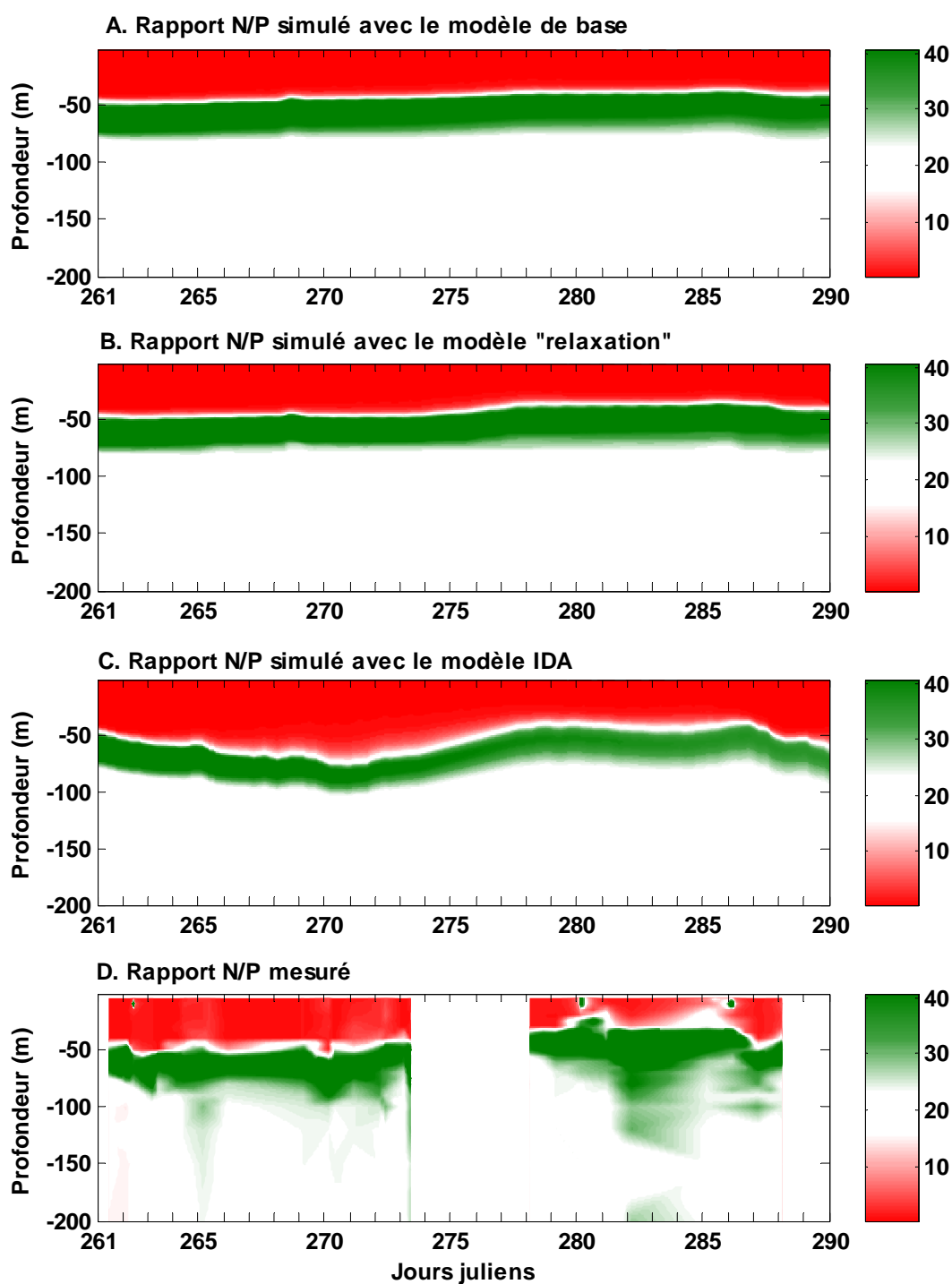


Fig 4.13 : Evolution spatio-temporelle du rapport N/P (A) simulé par le modèle de base ; (B) simulé par le modèle "relaxation" ; (C) simulé par le modèle IDA ; (D) mesuré pendant la campagne DYNAPROC 2.

Sur le troisième profil, caractéristique du début de la seconde partie de la campagne, les profils des trois modèles sont superposés. Pour les nitrates, ils se situent tous légèrement en dessous des valeurs mesurées. Pour les phosphates, les trois modèles sont proches des mesures entre 0 et 90m mais ils sont supérieurs aux mesures sous la phosphacline.

Sur le quatrième profil, le modèle « relaxation » est encore superposé au modèle de base, mais cette fois, ces deux modèles sont très proches des mesures. Le modèle IDA simule la nitracine et la phosphacine très légèrement plus profonds que les mesures, mais cette différence de profondeur n'excède pas 5m.

Rapport N/P

L'évolution spatio-temporelle des rapports N/P simulées avec les modèles "relaxation" et IDA est présentée en figure 4.13. Les trois modèles simulent deux couches distinctes : une où la production primaire est limitée par le N, qui se situe en surface et une qui est limitée par le P, qui se situe juste en dessous. En revanche, dans tous les modèles, la couche limitée par le P est légèrement moins épaisse que dans les données. Nous avons vu dans le chapitre 3 que dans le modèle de base, la profondeur de la limite entre les deux couches variait moins que dans les mesures. Il en est de même avec le modèle "relaxation". Au contraire, dans le modèle IDA, cette limite varie beaucoup plus.

4.4.3 Phytoplancton

Compartiment P1 (diatomées)

Pour le compartiment P1 (diatomées), les modèles "relaxation" et IDA simulent aussi bien la diminution de concentration que le modèle de base (Fig 4.14). Cependant, on observait dans les données un approfondissement de ces organismes, qui n'était pas simulé par le modèle de base. Dans le modèle "relaxation", cet approfondissement est légèrement simulé, mais reste moins important que dans les données.

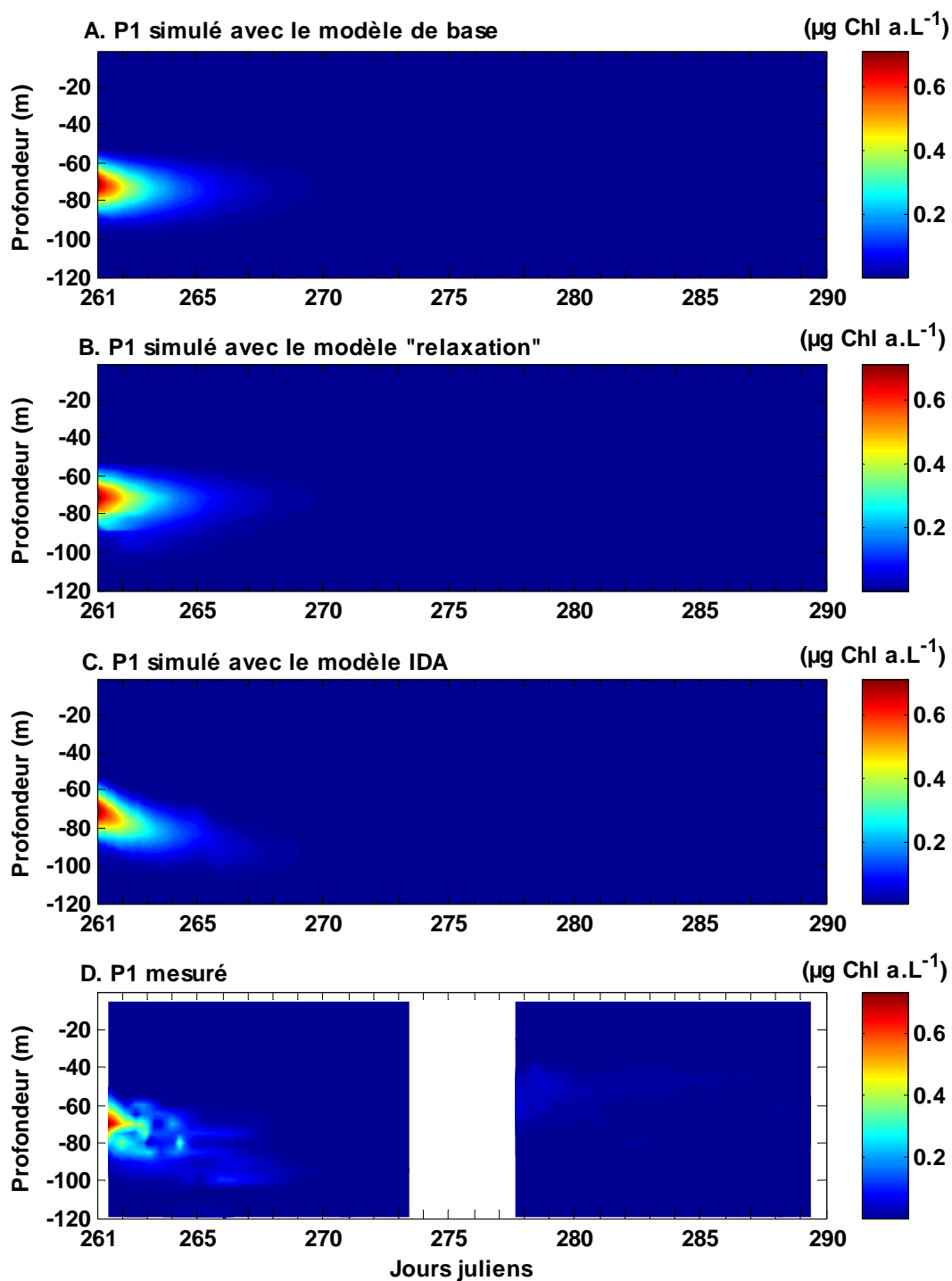


Fig 4.14 : Evolution spatio-temporelle du compartiment P1 (diatomées) simulé par le modèle de base (A); simulé par le modèle "relaxation" (B); simulé par le modèle IDA (C); mesuré pendant la campagne DYNAPROC 2 (D).

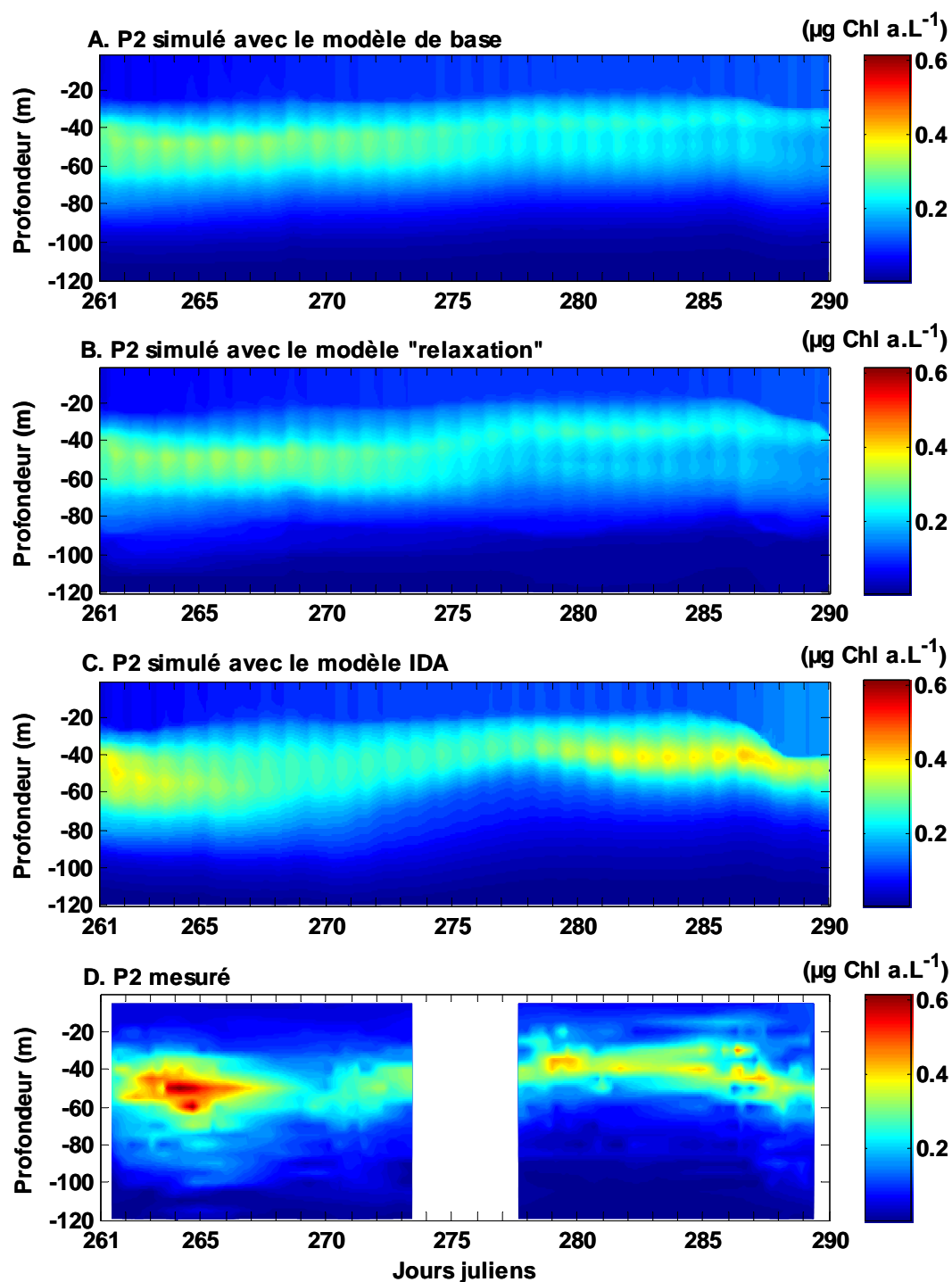


Fig 4.15 : Evolution spatio-temporelle du compartiment P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés) simulé par le modèle de base (A); simulé par le modèle "relaxation" (B); simulé par le modèle IDA (C) ; mesuré pendant la campagne DYNAPROC 2 (D).

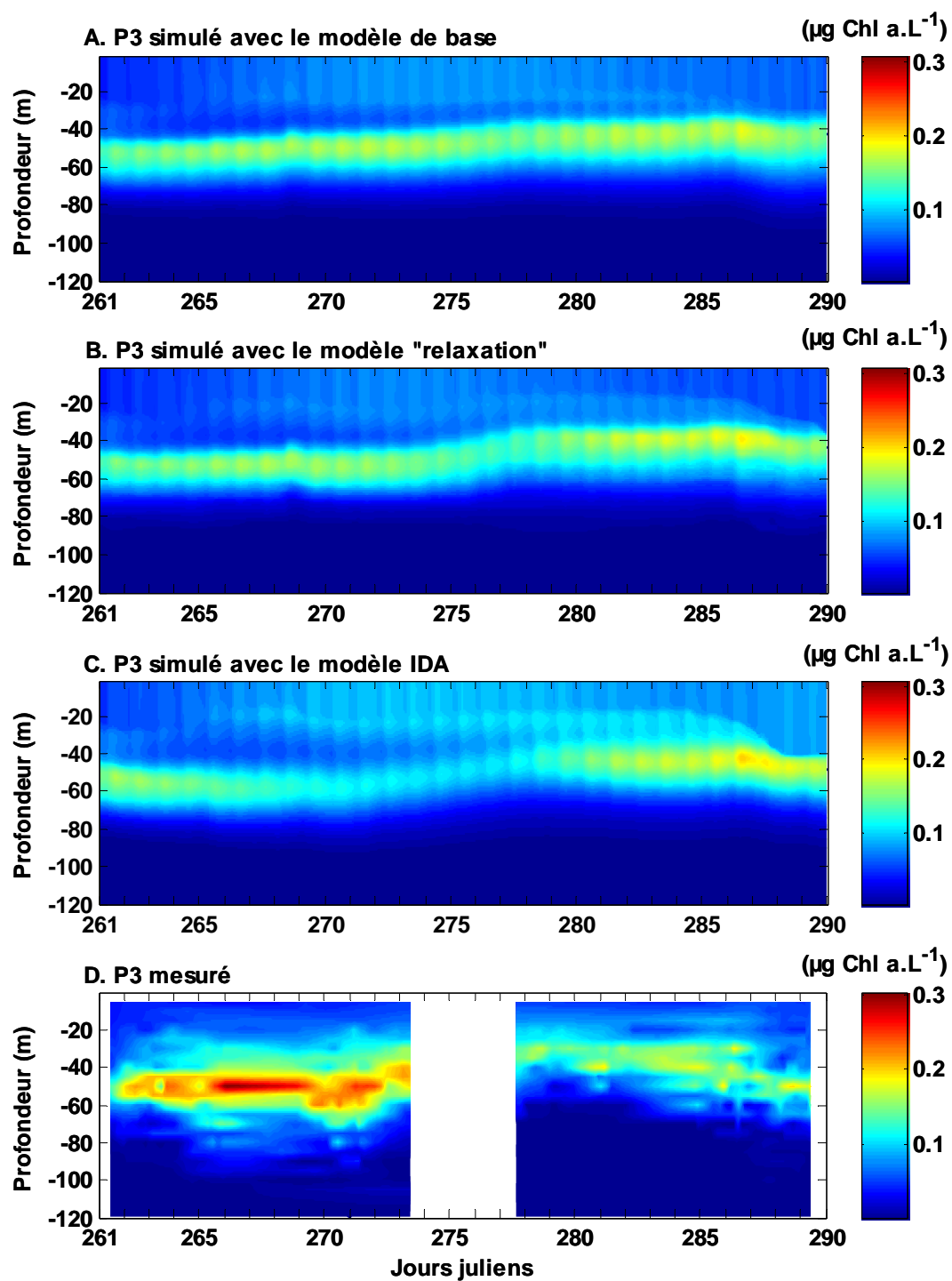


Fig 4.16 : Evolution spatio-temporelle du compartiment P3 (picophytoplancton) simulé par le modèle de base (A); simulé par le modèle "relaxation" (B); simulé par le modèle IDA (C) ; mesuré pendant la campagne DYNAPROC 2 (D).

Par contre, cet approfondissement est mieux simulé avec le modèle IDA. Au niveau des biomasses intégrées sur 0-200m (Fig 4.17), les trois modèles sont quasiment superposés et très proches des mesures.

Compartiment P2 (nanoflagellés et dinoflagellés)

Pour le compartiment P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés), tous les modèles simulent un maximum de concentration entre 30 et 70m, comme dans les mesures (Fig 4.15). Cependant, dans le modèle de base et le modèle "relaxation", la profondeur du maximum reste très stable ; elle varie plus dans le modèle IDA. Au niveau des valeurs de concentration au niveau de ce maximum, aucun des modèles ne simule l'augmentation visible dans les données entre les jours 263 et 267. On peut donc penser que ces organismes ont été apportés par la LSW-1 car leur profondeur correspond au bas de la lentille d'eau dessalée qui a traversé la zone de mesures. Pendant la seconde partie de la campagne, le modèle de base et le modèle "relaxation" simulent, au niveau de maximum, des valeurs bien inférieures aux données. Encore une fois, les concentrations simulées avec le modèle IDA sont bien plus proches des mesures.

Au niveau des biomasses intégrées sur 0-200m (Fig 4.17), la différence entre les trois modèles est minime. Ils sont tous globalement assez proches des mesures, mais on retrouve l'augmentation de biomasse entre les jours 263 et 267, que l'on avait observée sur le graphique 4.15. Pendant cette période, les mesures augmentent jusqu'à plus de 30 mg Chl a .m $^{-2}$ alors que tous les modèles simulent des valeurs oscillant autour de 16 mg Chl a .m $^{-2}$. Le modèle de base et le modèle "relaxation" sont quasiment superposés tout au long de la campagne. Le modèle IDA simule des concentrations légèrement plus faibles que les autres modèles entre les jours 270 et 282.

Compartiment P3 (picophytoplancton)

Pour le compartiment P3 (picophytoplancton), le modèle "relaxation" donne encore une fois des résultats très proches du modèle de base : une concentration qui reste très stable tout au long de la campagne, et une profondeur de maximum qui varie très peu. Dans le modèle IDA, les concentrations ainsi que la profondeur du maximum varient plus.

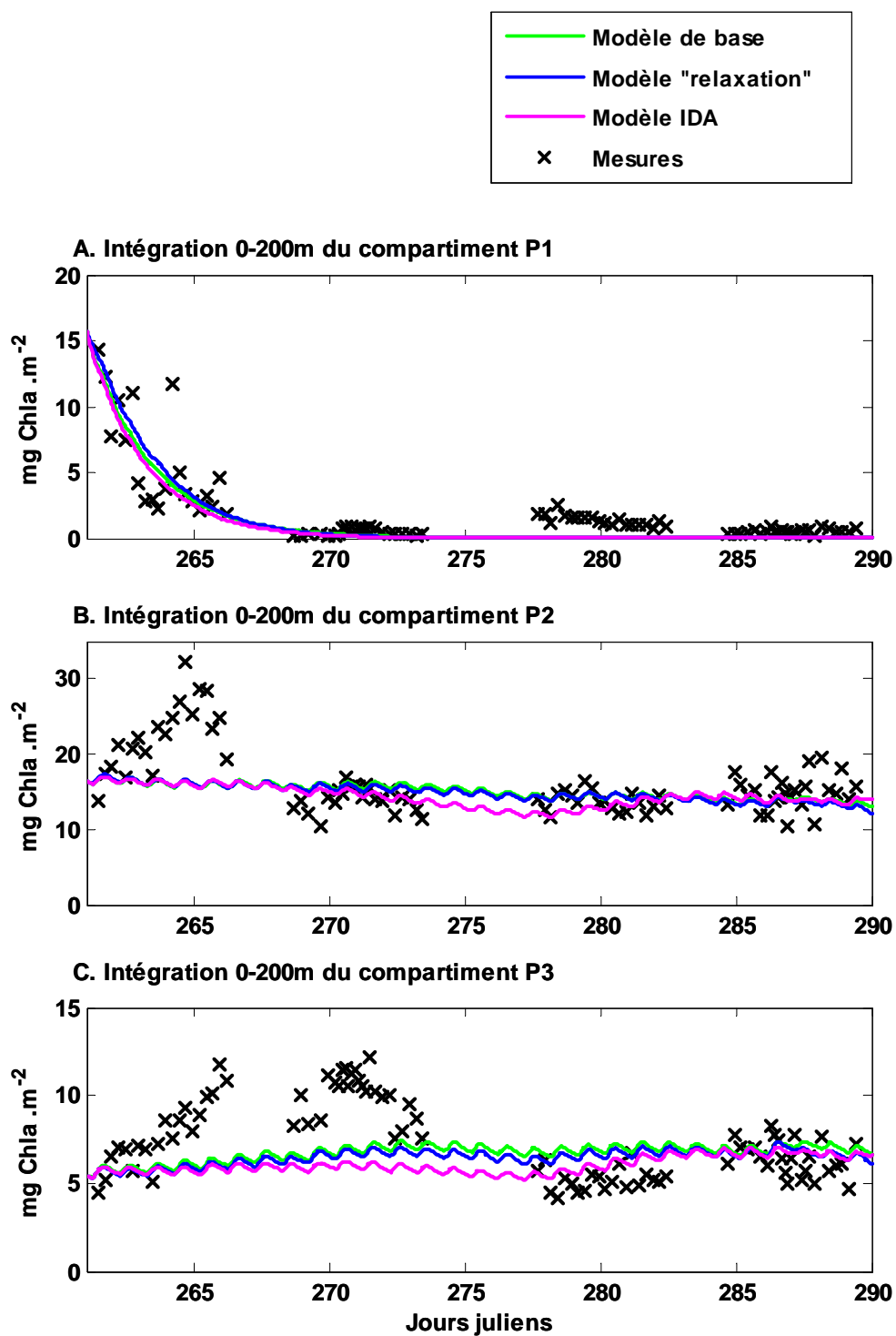


Fig 4.17 : Comparaison modèles/mesures des biomasses intégrées sur 0-200m pour les variables P1 (diatomées), P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés) et P3 (picophytoplancton).

Comme pour P2, aucun des modèles ne simule l'augmentation brutale qui débute au jour 264. Nous pouvons donc penser que ces organismes ont été apportés par la LSW-1. Les concentrations simulées par le modèle de base et le modèle "relaxation" sont légèrement supérieures à celles simulées par le modèle IDA. Pour cette période, ces deux modèles sont donc les plus proches des mesures. En revanche, pendant la seconde partie de la campagne, les trois modèles simulent des concentrations proches des mesures mais les variations de profondeur du maximum sont mieux simulées par le modèle IDA.

Au niveau des biomasses intégrées sur 0-200m (Fig 4.17), comme pour le compartiment P2, les résultats du modèle de base et du modèle "relaxation" sont superposés. Pendant la première partie de la campagne, l'augmentation de concentration que l'on observait sur la figure 4.16 entre les jours 262 et 273 (période correspondant à la LSW-1), est aussi visible sur les données intégrées. Les biomasses intégrées mesurées augmentent jusqu'à 12 mgChla.m^{-2} . Comme pour P2, aucun modèle ne simule cette augmentation ; ils oscillent tous entre 6 et 7 mg Chla.m^{-2} . Le modèle de base et le modèle "relaxation" sous-estiment largement les mesures pendant cette période, mais le modèle IDA les sous-estime encore plus. En revanche, ce dernier est le plus proche des mesures au début de la seconde partie de la campagne car le modèle de base et le modèle "relaxation" simulent des biomasses trop importantes. En fin de campagne (entre les jours 285 et 290), tous les modèles sont proches des mesures.

4.4.4 Zooplancton

Compartiment Z1 (ciliés)

L'évolution spatio-temporelle du compartiment Z1 (ciliés) simulée avec le modèle "relaxation" et le modèle IDA est présentée en figure 4.18. Pendant la première partie de la campagne, les trois modèles simulent un maximum de concentration équivalent, qui est proche des mesures, bien que légèrement inférieur. En revanche, l'extension verticale de la zone où se développent ces organismes est trop faible dans le modèle de base et dans le modèle "relaxation" car limitée à la couche 30-65m. Par contre, elle est plus importante dans le modèle IDA (20-80m) ; ce qui est plus proche des observations.

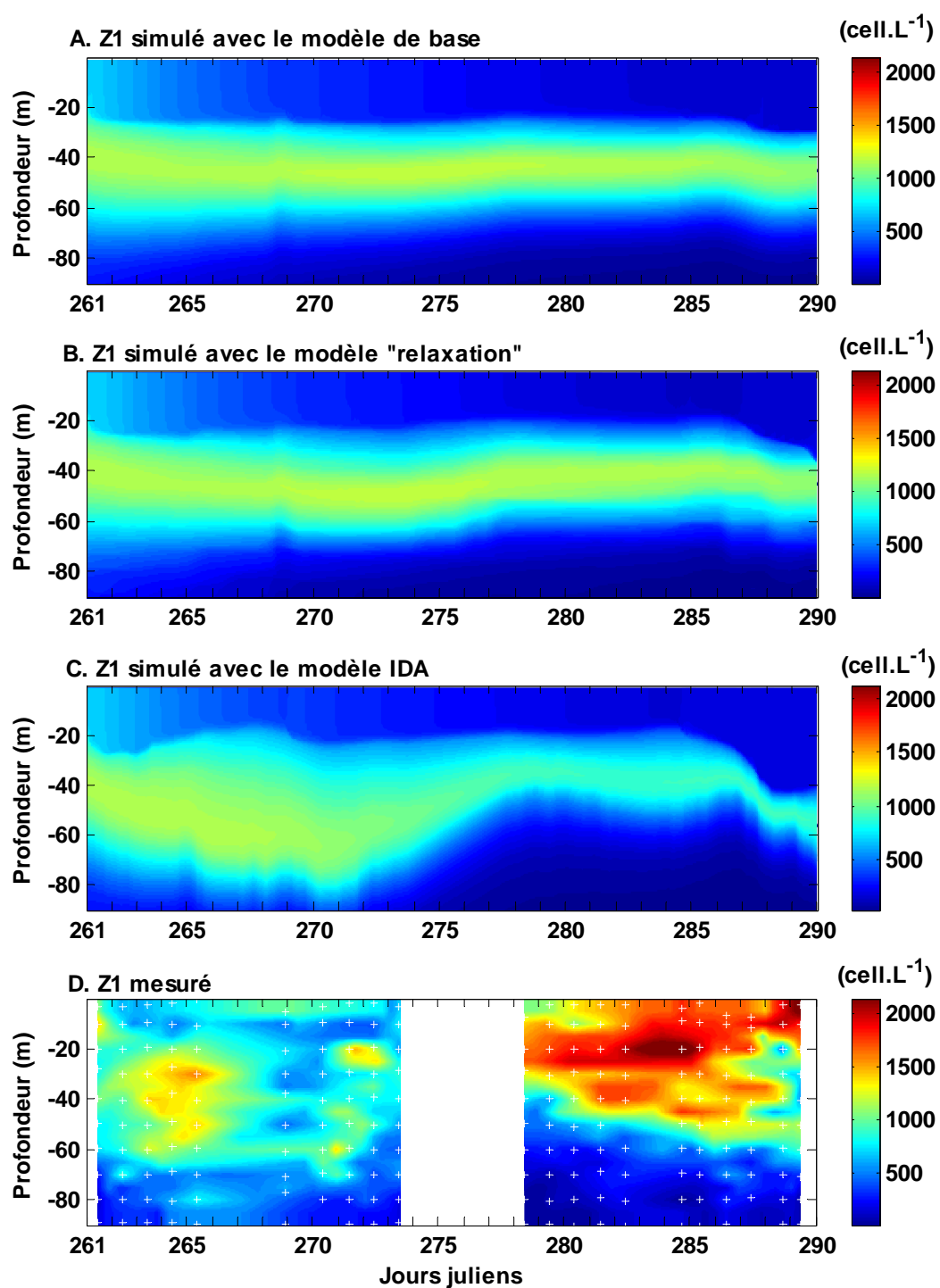


Fig 4.18 : Evolution spatio-temporelle du compartiment Z1 (ciliés) simulé par le modèle de base (A); simulé par le modèle "relaxation" (B); simulé par le modèle IDA (C) ; mesuré pendant la campagne DYNAPROC 2 (D).

Pendant la seconde partie de la campagne, aucun des modèles ne simule la forte augmentation de la concentration en ciliés visible dans les mesures. De plus, dans les données, les maxima se situent bien plus proches de la surface que dans tous les modèles. Le fait qu'aucun des modèles ne puisse simuler les données montre que l'hypothèse évoquée dans le chapitre 3 pour expliquer cette différence modèle/mesures, est toujours valable : pendant la seconde partie de la campagne, un autre système basé sur la boucle microbienne a pu se développer dans la couche de surface et n'est pas pris en compte ici.

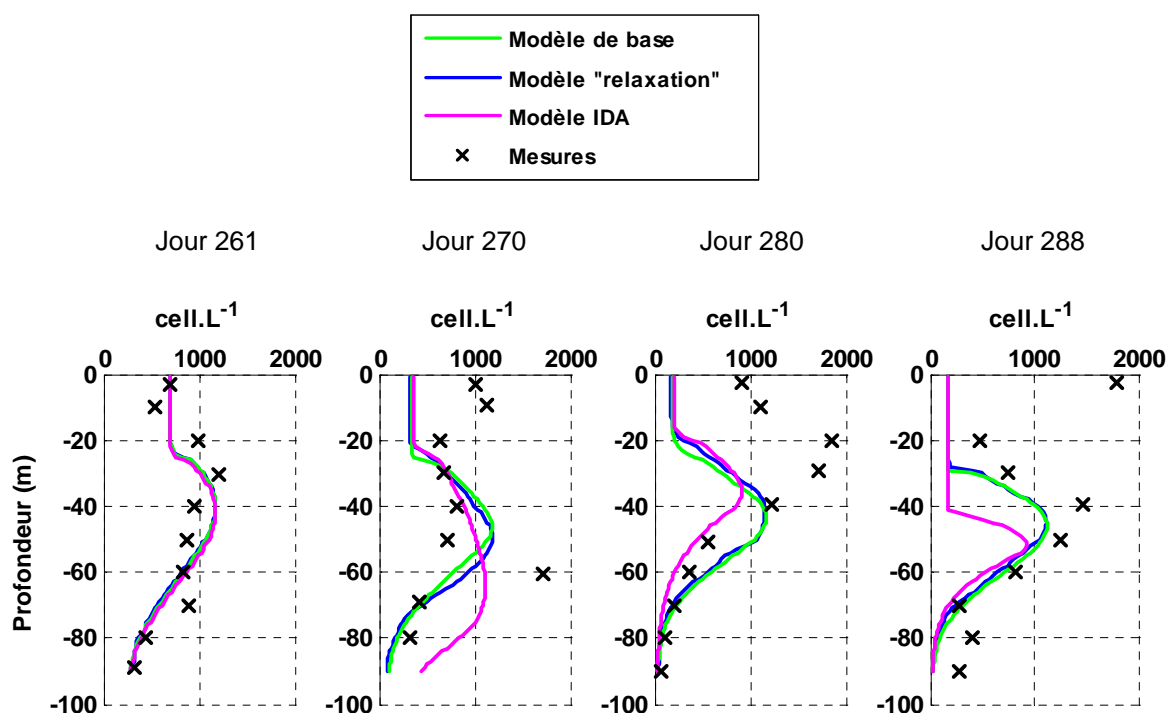


Fig 4.19 : Comparaison modèles/mesures sur quatre profils verticaux de Z1 (ciliés) choisis à des moments caractéristiques de la campagne.

Quatre profils verticaux comparant les trois modèles aux mesures sont présentés figure 4.19. Ces profils sont choisis aux mêmes dates que dans le chapitre 3. Tous les profils du modèle "relaxation" sont quasiment superposés à ceux du modèle de base. Sur le deuxième profil (caractéristique des conditions au milieu de la LSW-1), on peut voir qu'avec le modèle IDA, le compartiment Z1 se développe principalement entre 20 et 90m mais le maximum profond est plus élevé que dans les mesures. Dans les deux autres modèles, Z1 se développe entre 20 et 70m, mais ces modèles surestiment aussi le maximum profond.

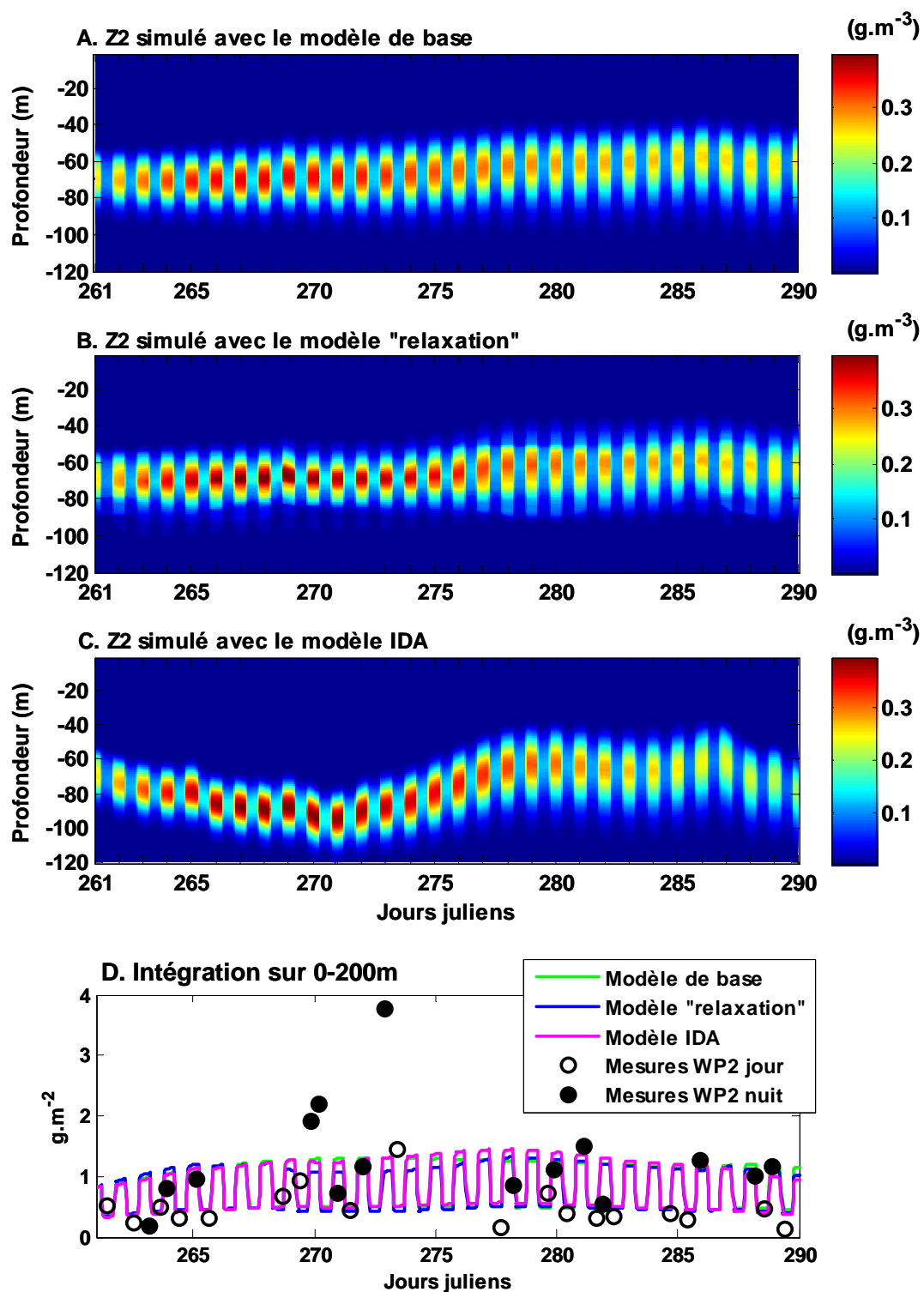


Fig 4.20 : Evolution spatio-temporelle du compartiment Z2 (copépodes) simulée par le modèle de base (A); simulé par le modèle "relaxation" (B); simulé par le modèle IDA (C). Comparaison modèles/mesures des biomasses intégrées de copépodes sur 0-200m (D).

En revanche, aucun des modèles ne simule correctement les concentrations dans la couche de surface (entre 0 et 20m). Sur le troisième profil (caractéristique des conditions au début de la seconde partie de la campagne), le modèle IDA simule un maximum à 30m et les deux autres modèles le simulent à 40m. Dans les mesures, ce maximum se situe à 20m et il est deux fois plus élevé que les valeurs simulées. Sur le quatrième profil (représentant les conditions à la fin de la campagne), on peut voir que le modèle de base et le modèle "relaxation" sont les plus proches des mesures car ils simulent le maximum profond à la bonne profondeur (40m) et les concentrations entre 20 et 90m sont proches de données, bien que légèrement inférieures. Le modèle IDA simule un maximum trop profond (50m) et des concentrations bien trop faibles. En revanche, aucun modèle ne simule correctement la très forte concentration en surface visible dans les mesures.

Compartiment Z2 (copépodes)

L'évolution spatio-temporelle du compartiment Z2 (copépodes) simulé avec les modèles "relaxation" et IDA est présentée en figure 4.20. Les variations de concentration entre le jour et la nuit introduites pour représenter les migrations verticales nycthémerales sont fortement visibles dans tous les modèles. De plus, dans tous les modèles, les valeurs maximales sont les plus fortes pendant la première partie de la campagne. Ces maxima sont très légèrement plus fort dans les modèles "relaxation" et IDA.

Au niveau de la biomasse intégrée sur 0-200m, les trois modèles sont quasiment superposés. Dans tous les cas, les variations jour/nuit sont supérieures aux variations d'un modèle à l'autre ou encore aux variations temporelles observées sur le mois de campagne. De jour comme de nuit, les modèles simulent correctement les biomasses intégrées moyennes mais aucun d'entre eux ne simule la forte variabilité visible dans les mesures. Pendant la LSW-1 les données augmentent fortement, ce qui n'est simulé par aucun des modèles. De plus, dès que le passage de la LSW-1 est terminé, les biomasses mesurées reviennent à leurs valeurs initiales, ce qui confirme l'hypothèse que la LSW-1 contenait une biomasse plus importante de copépodes.

Chapitre 5

Analyse de la performance des différents modèles

5.1 Etat des connaissances sur les méthodes de validation et de quantification des erreurs des modèles	163
5.2 Principe du diagramme de Taylor	171
5.3 Comparaison de la performance des différentes variables avec le modèle de base	173
5.4 Comparaison de la performance des différents modèles par diagramme de Taylor sur la couche 0-200m	177
5.4.1 Variables physiques	177
5.4.2 Sels nutritifs	179
5.4.3 Phytoplancton	181
5.4.4 Zooplancton	181
5.5 Comparaison de la performance des différents modèles par diagramme de Taylor sur la couche 0-100m	183
5.5.1 Variables physiques	185
5.5.2 Sels nutritifs	185
5.5.3 Phytoplancton	187
5.5.4 Zooplancton	187
5.6 Conclusion	187

Chapitre 5

Analyse de la performance des différents modèles

5.1 Etat des connaissances sur les méthodes de validation et de quantification des erreurs des modèles

La validation d'un modèle et la quantification des erreurs sont des étapes importantes dans toute étude de modélisation. Tout d'abord, elles donnent le degré de confiance que l'on peut avoir envers le modèle pour la prévision des phénomènes. De plus, elles peuvent aider à améliorer les modèles actuels en révélant les mécanismes les plus mal représentés, ainsi que les variables manquantes.

Malheureusement, ces étapes de validation et de quantification des erreurs sont négligées dans la plupart des études de modélisation. Arhonditsis et Brett (2004) ont analysé 153 modèles biogéochimiques publiés entre 1990 et 2002. Seulement 47% de ces modèles étaient validés avec des données expérimentales ou des observations en mer et seulement 30% présentaient une estimation des erreurs du modèle.

Tableau 5.1 : Formules mathématiques de quelques méthodes pour définir le degré de performance d'un modèle par rapport aux données.

avec : D_n les données,
 M_n les valeurs du modèle,
 N le nombre total de données,
 σ_D l'écart type des données,
 \bar{D}_n la moyenne des données,
 \bar{M}_n la moyenne des valeurs du modèle.

Nom	Formule
Efficacité du modèle (ME) (Nash et Sutcliffe, 1970)	$ME = 1 - \frac{\sum_{n=1}^N (D_n - M_n)^2}{\sum_{n=1}^N (D_n - \bar{D})^2}$
Pourcentage d'erreur ($Pbias$)	$Pbias = \frac{\sum_{n=1}^N (D_n - M_n)}{\sum_{n=1}^N D_n} * 100$
Fonction de coût (CF)	$CF = \frac{1}{N} \sum_{n=1}^N \frac{ D_n - M_n }{\sigma_D}$
L'asymétrie ($Skew$)	$Skew = \frac{N}{(N-1)(N-2)} \sum_{n=1}^N \left(\frac{(D_n - M_n) - (\bar{D}_n - \bar{M}_n)}{\sigma_D} \right)^3$
Coefficient de corrélation (R)	$R = \frac{\sum_{n=1}^N (D_n - \bar{D}_n)(M_n - \bar{M}_n)}{\sqrt{\sum_{n=1}^N (D_n - \bar{D}_n)^2 \sum_{n=1}^N (M_n - \bar{M}_n)^2}}$
Erreur quadratique moyenne ($RMSE$)	$RMSE = \left[\frac{1}{N} \sum_{n=1}^N (D_n - M_n)^2 \right]^{1/2}$
Erreur quadratique moyenne centrée (E')	$E' = \left[\frac{1}{N} \sum_{n=1}^N [(D_n - \bar{D}_n) - (M_n - \bar{M}_n)]^2 \right]^{1/2}$

Cependant, il existe de nombreuses méthodes statistiques de comparaison modèle/mesure afin de définir le degré de performance d'un modèle (Allen et al., 2007). L'ensemble des formules des méthodes suivantes est dans le tableau 5.1 :

- *Somme des carrés des écarts (SCE)* : c'est la méthode la plus simple pour caractériser la déviation entre le modèle et les mesures. L'écart entre les valeurs simulées (M) et les valeurs observées (D) est élevé au carré afin d'être toujours positif. Comme le montre le tableau de formules 5.1, la somme des carrés des écarts est à la base de beaucoup d'autres méthodes statistiques pour comparer le modèle aux mesures.
- *Khi 2 (χ^2)* : ce critère est construit par la somme des carrés de la différence entre valeur expérimentale (ici M) et valeur attendue (ici D), normalisée par la valeur attendue. Il peut être testé comme un Khi 2 d'échantillonnage (Scherrer, 1984). Si la valeur du χ^2 calculé est inférieure à une valeur critique χ^2_{α} , les écarts sont suffisamment faibles pour être imputables aux fluctuations d'échantillonnage. Le modèle est alors considéré satisfaisant.
- *Efficacité du modèle (ME, Model Efficiency)* (Nash et Sutcliffe, 1970) : c'est une mesure de la proportion d'erreur du modèle par rapport à la variabilité des données. D'après Maréchal (2004) si $ME > 0,65$ le modèle est excellent ; si $0,5 < ME < 0,65$ le modèle est très bon ; si $0,2 < ME < 0,5$ le modèle est bon ; si $ME < 0,2$ le modèle est mauvais.
- *Pourcentage d'erreur du modèle (Pbias)* : il donne une mesure de la surestimation ou de la sous-estimation systématique du modèle par rapport aux observations. Cependant, cette méthode peut induire en erreur lorsque les valeurs négatives sont compensées par les valeurs positives. Maréchal (2004) définit quatre niveaux de performance : $Pbias < 10$ excellent, 10-20 très bon, 20-40 bon, > 40 mauvais.
- *Fonction de coût (CF, Cost Function)* : elle donne une valeur sans dimension qui indique la proximité entre le modèle et les mesures. Il existe deux échelles pour définir le niveau de performance d'un modèle par la fonction de coût. Selon OSPAR Commission (1998), $CF < 1$ très bon, 1-2 bon, 2-5 raisonnable, > 5 mauvais.

Radach et Moll (2006) changent le seuil des deux derniers niveaux : $CF < 1$ très bon, 1-2 bon, 2-3 raisonnable, > 3 mauvais.

- *Asymétrie de la distribution des erreurs (Skew, Skewness)* : il caractérise le degré d'asymétrie de la distribution des erreurs autour de la moyenne. Une valeur positive de l'asymétrie caractérise ici une distribution avec une queue asymétrique qui s'étend vers les grandes valeurs positives, ce qui signifie que le modèle tend à sous-estimer les données. Une valeur négative indique au contraire que le modèle surestime les données.
- *Erreur médiane* : elle est définie comme la médiane de la distribution des erreurs.
- *Proportion des écarts-types (RSD, Ratio of Standard Deviation)* : il caractérise la proportion de l'écart type des données (σ_D) par rapport à celui du modèle (σ_M) et se calcule de la façon suivante :
$$RSD = \frac{\sigma_D}{\sigma_M}$$
- *Coefficient de corrélation (R)* : il exprime le degré d'ajustement entre le modèle et les mesures de la façon suivante : $R=0$ aucune relation entre la simulation et les données ; $R=1$ parfait ajustement. Parfois, le coefficient de corrélation est élevé au carré (R^2) afin d'exprimer le pourcentage de la variabilité des données qui peut être expliqué par le modèle.
- *Erreur quadratique (RMSE, Root Mean Square Error)* : cette méthode reflète l'amplitude des erreurs. Plus le modèle est performant, plus la différence entre modèle et mesures est petite et plus l'erreur quadratique est proche de 0. Une variante est aussi souvent utilisée : l'erreur quadratique centrée (E'). Elle est obtenue en soustrayant la moyenne des données à chacune des données et la moyenne du modèle à chaque valeur du modèle.
- *Courbe de caractéristique d'efficacité (ROC, Receiver Operating Characteristic)* : il s'agit d'une méthode permettant d'évaluer le pouvoir prédictif d'un modèle de classification binaire, c'est-à-dire le degré de certitude avec lequel on peut utiliser le

modèle dans un processus de prise de décision. Cette méthode a été conçue au cours de la seconde guerre mondiale afin d'identifier correctement les avions ennemis ou alliés à partir du signal radar. Avec la courbe ROC, il y a quatre résultats possibles : vrai positif, faux positif, vrai négatif et faux négatif. Un modèle parfait ne donnera alors que deux résultats : vrai positif et vrai négatif. La performance d'un modèle sera donc évaluée par la proportion de faux positifs et de faux négatifs par rapport au nombre total d'objets prédits.

En plus de ces critères statistiques que l'on peut qualifier d'objectifs, certains scientifiques valident leur modèle par simple comparaison visuelle des graphiques du modèle avec ceux des mesures. Allen et al. (2007) ont testé la capacité d'un groupe de 16 scientifiques (modélisateurs et expérimentateurs) à établir le degré de performance d'un modèle par comparaison visuelle de graphiques. Leurs résultats ont montré une grande variabilité dans la capacité des personnes à évaluer correctement un modèle : certaines personnes ont donné les mêmes résultats qu'une analyse statistique, mais d'autres ont donné des réponses très éloignées. La comparaison visuelle de graphiques est donc une méthode qui peut être utilisée comme une première approche de validation, mais une analyse statistique complémentaire est nécessaire pour quantifier les risques d'erreurs des modèles prédictifs.

Chacune de ces méthodes donne des informations différentes mais complémentaires. Chacune peut être utilisée séparément pour tester un aspect du modèle, mais l'usage simultané de plusieurs méthodes peut permettre d'avoir une appréciation globale de l'ajustement de la simulation donnée par le modèle à la variation observée dans la nature. C'est la solution choisie par Karl E. Taylor qui a proposé un diagramme (Taylor, 2001) qui regroupe trois informations statistiques sur le même graphique :

- (1) la variabilité des écarts-types des données (σ_D) et du modèle (σ_M)
- (2) l'amplitude des différences (erreur quadratique centrée, $RMSE$)
- (3) la similarité entre le modèle et les mesures (coefficient de corrélation, R).

C'est cette méthode que nous avons choisie afin de mesurer les performances de nos différents modèles. Elle est expliquée en détails dans le paragraphe qui suit.

5.2 Principe du diagramme de Taylor

Il existe une relation géométrique (Fig 5.1) reliant le coefficient de corrélation (R), l'erreur quadratique centrée (E') et les écarts-types des données (σ_D) et du modèle (σ_M) :

$$E'^2 = \sigma_M^2 + \sigma_D^2 - 2\sigma_M\sigma_DR$$

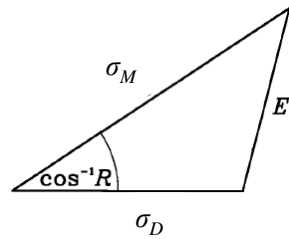


Fig 5.1: Relation géométrique reliant R , E' , σ_M et σ_D

Taylor (2001) a intégré cette relation dans un graphique en coordonnées polaires (Fig 5.2). Cette représentation permet de résumer le degré de correspondance entre un modèle et des observations ou alors de comparer la performance de plusieurs modèles en les comparant aux mesures. Le point correspondant aux valeurs simulées par le modèle est placé dans le diagramme de Taylor de manière à ce que la distance par rapport à l'origine soit égale à l'écart type du modèle σ_M . Sa position azimuthale donne la valeur du coefficient de corrélation R entre le modèle et les mesures.

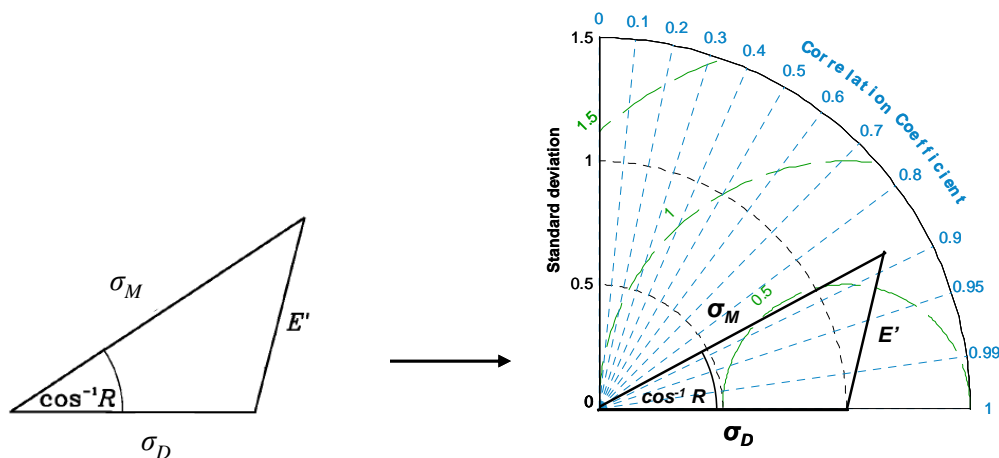


Fig 5.2 : Intégration de la relation géométrique reliant R , E' , σ_M et σ_D dans un graphique aux coordonnées polaires.

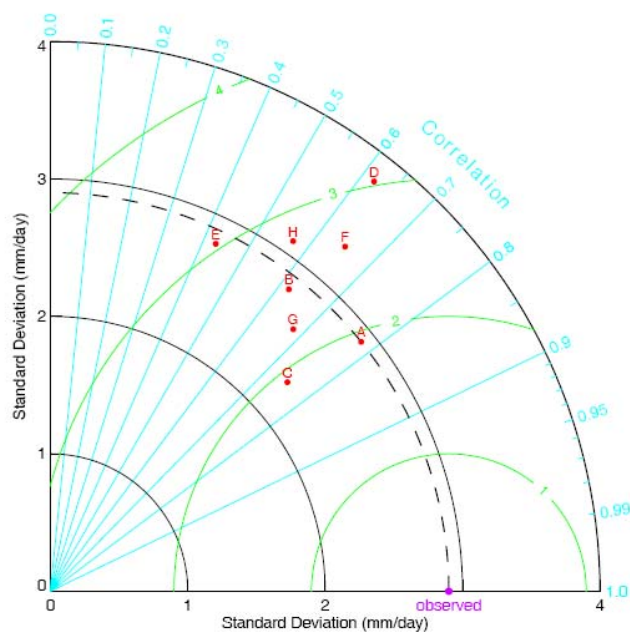


Fig 5.3 : Exemple de diagramme de Taylor représentant les performances relatives de différents modèles climatiques (A à H) simulant des précipitations annuelles (Taylor, 2005)

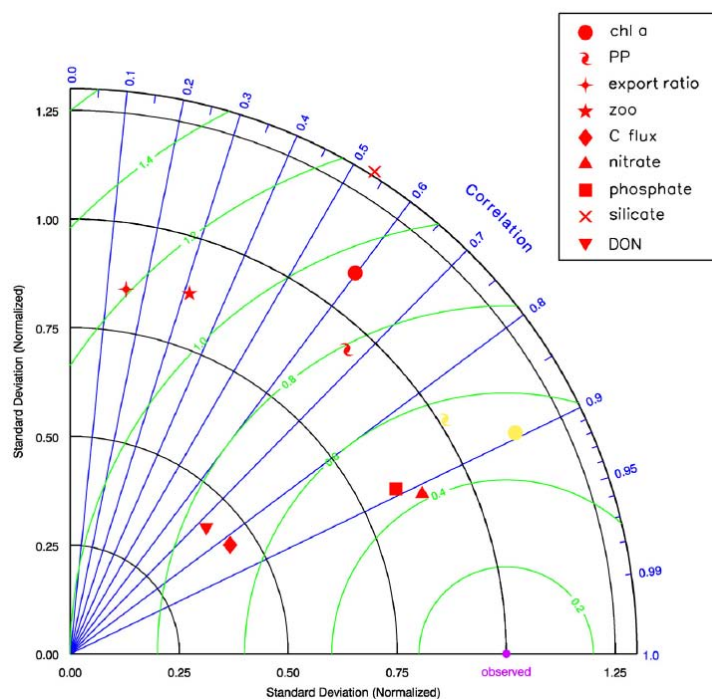


Fig 5.4 : Exemple de diagramme de Taylor normalisé (Salihoglu et al., 2008).

Abréviations : chl a = chlorophylle a ; PP = production primaire ; zoo = biomasse zooplanctonique ; C flux = flux de carbone à 200m ; DON = azote organique dissous.

Par exemple, sur le graphique de la figure 5.3, considérons le modèle F. Le coefficient de corrélation R entre ce modèle et les mesures est d'environ 0,65. La distance entre l'origine et le point F représente l'écart type du modèle (ici environ $3,3 \text{ mm.j}^{-1}$), alors que l'écart type des mesures est inférieur (environ $2,9 \text{ mm.j}^{-1}$). La distance entre le point "observations" et le point F est proportionnelle à l'erreur quadratique centrée (E'). Sur cette figure, il apparaît clairement que les points des modèles A et C sont ceux qui sont les plus proches des observations. Cependant le modèle A présente un coefficient de corrélation légèrement plus grand ($R = 0,78$) que le modèle C ($R = 0,74$) et possède le même écart type que les mesures.

On peut aussi représenter le diagramme de Taylor normalisé en divisant chaque valeur par l'écart type des mesures σ_r . Ainsi, le point représentant les observations se situe sur l'axe x, à la valeur 1 (Fig. 5.4). La normalisation permet de rendre les valeurs sans dimensions, ce qui permet alors de placer sur le même graphique des points représentant différentes variables mesurées, aux unités différentes (Salihoglu et al., 2008).

5.3 Comparaison de la performance des différentes variables avec le modèle de base

Le diagramme de Taylor normalisé de la figure 5.5 montre un gros écart de performances du modèle de base pour les différentes variables. Les variables les mieux représentées sont les variables physiques (température et densité) ainsi que les sels nutritifs (nitrates et phosphates). Ils présentent tous un coefficient de corrélation avec les mesures supérieur à 0,9 et une erreur quadratique centrée inférieure à 0,5. Pour la température, la densité et les nitrates, l'écart type du modèle est très proche de celui des mesures, par contre, celui des phosphates est supérieur d'environ 20%.

Les performances du modèle de base pour les trois classes de phytoplancton sont légèrement moins bonnes que pour les variables citées précédemment, mais elles restent largement correctes : le coefficient de corrélation est supérieur à 0,8 et l'erreur quadratique centrée est d'environ 0,6.

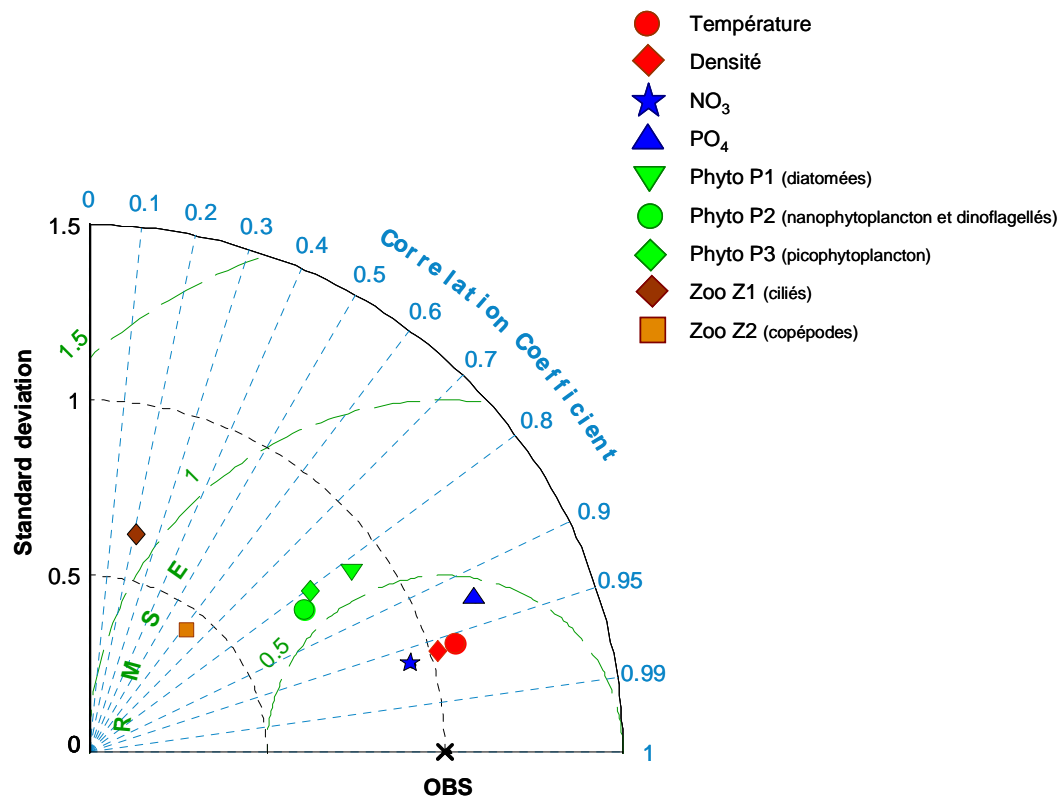


Fig 5.5 : Diagramme de Taylor normalisé qui présente les performances du modèle de base pour chaque variable d'état.

Pour les trois compartiments, l'écart type du modèle est inférieur à celui des mesures : d'environ 10% pour les diatomées et d'environ 25% pour les autres compartiments.

Les variables dont les performances sont les moins bonnes sont les deux variables zooplanctoniques. Pour les ciliés (Z1), le coefficient de corrélation avec les mesures n'est que de 0,2 ; l'erreur quadratique centrée est supérieure à 1 et l'écart type du modèle est inférieur à celui des mesures d'environ 40%. Ces mauvaises performances sont dues à la sous estimation par le modèle, de la concentration en ciliés dans la couche de surface, pendant la seconde partie de la campagne. Les performances du modèle de base pour les copépodes (Z2) sont meilleures que pour les ciliés. Le coefficient de corrélation avec les données est de 0,6 et l'erreur quadratique centrée est d'environ 0,80. Par contre, l'écart type du modèle est inférieur à celui des mesures de plus de 50%. Ceci s'explique par la forte augmentation, dans les données, de la concentration de copépodes pendant la LSW-1 qui n'a pas été simulée par le modèle.

Le fait que les variables zooplanctoniques présentent les plus mauvaises performances a été observé dans un grand nombre d'études. Selon Arhonditsis et Brett (2004), le coefficient de corrélation moyen entre le zooplancton modélisé et les données est de 0,25 (calcul basé sur 153 modèles publiés entre 1990 et 2002). Dans l'étude de Salihoglu et al. (2008), qui ont aussi représenté leurs différentes variables sur un diagramme de Taylor, le zooplancton est la deuxième variable la plus mal représentée par le modèle ($R \approx 0,3$; $RMSE \approx 1,1$). Par rapport aux autres études, les performances de notre modèle pour les ciliés (Z1) sont donc du même ordre que dans les autres études de modélisation, mais elles sont largement supérieures à la moyenne pour les copépodes (Z2). Ceci peut être expliqué par le fait que nous ayons introduit une variation de biomasse journalière afin de simuler la migration verticale nycthémerale de ces organismes.

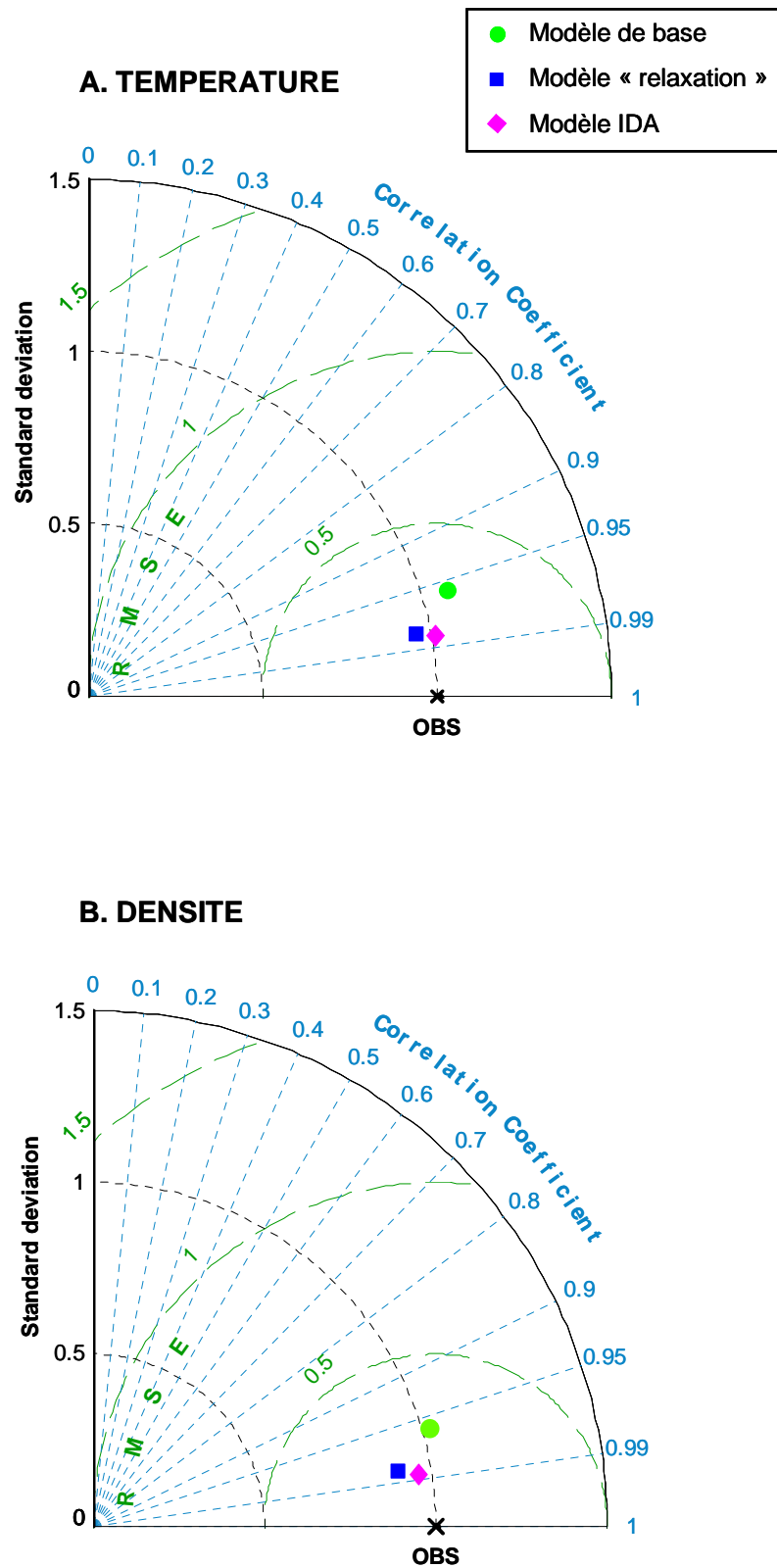


Fig 5.6 : Diagramme de Taylor normalisé qui présente les performances relatives du modèle de base, du modèle "relaxation" et du modèle IDA sur la couche 0-200m pour la température (A) et la densité (B).

5.4 Comparaison de la performance des différents modèles par diagramme de Taylor sur la couche 0-200m

Les performances des différents modèles, pour chaque variable, sont présentées sur les graphiques 5.6 à 5.9. Afin de pouvoir comparer les différents graphiques entre eux, tous possèdent la même échelle.

5.4.1 Variables physiques

Température

D'un point de vue général, le diagramme de Taylor montre que la température est un paramètre qui est bien reproduit par les trois modèles (Fig 5.6 A). En effet, tous possèdent un coefficient de corrélation avec les données supérieur à 0,95 ; une erreur quadratique centrée inférieure à 0,4 et un écart-type proche de celui des mesures.

Cependant, les deux modèles assimilés (« relaxation » et IDA) sont plus performants que le modèle de base pour les trois méthodes statistiques que regroupe le diagramme de Taylor. Leur erreur quadratique centrée (qui est proportionnelle à la distance avec le point représentant les observations) est diminuée par rapport au modèle de base. Leur coefficient de corrélation avec les mesures est plus grand et leurs écarts-types sont plus proches de celui des données.

Parmi les deux modèles assimilés, la différence est moins grande ; cependant, les performances du modèle IDA sont très légèrement supérieures à celles du modèle « relaxation », que ce soit au niveau de l'erreur quadratique centrée, du coefficient de corrélation ou de l'écart-type.

Pour la variable densité (Fig 5.6 B), tous les modèles sont aussi très performants, mais comme pour la température, le modèle IDA est celui qui possède les meilleures statistiques : son erreur quadratique centrée est la plus petite et il possède le plus fort coefficient de corrélation. Cependant, on peut noter que le modèle dont l'écart-type est le plus proche de celui des mesures est le modèle de base et celui dont l'écart-type est le plus éloigné est le modèle « relaxation ».

5.4.2 Sels nutritifs

Les diagrammes de Taylor de la figure 5.7 montrent que d'un point de vue général, les nitrates sont mieux simulés que les phosphates ($R > 0,95$ et $RMSE \approx 0,3$ pour les nitrates contre $R > 0,90$ et $RMSE \approx 0,45$ pour les phosphates).

Pour les nitrates (Fig 5.7 A), les performances des trois modèles sont très similaires puisque les trois points sont quasiment superposés. Cependant, en zoomant sur le graphique, on peut voir que c'est le modèle « relaxation » qui possède l'erreur quadratique centrée la plus petite et le coefficient de corrélation le plus grand. Les écarts-types de tous les modèles sont proches de celui des mesures, mais celui du modèle IDA est celui qui s'en rapproche le plus.

Comme pour les nitrates, les performances des trois modèles pour les phosphates sont très similaires (Fig 5.7 B). Par contre cette fois, les écarts-types de tous les modèles sont supérieurs à l'écart-type des mesures d'environ 20%. Le zoom sur le graphique nous permet de voir que l'erreur quadratique centrée est quasiment la même pour les trois modèles mais que le modèle IDA possède un coefficient de corrélation légèrement supérieur à celui des deux autres modèles.

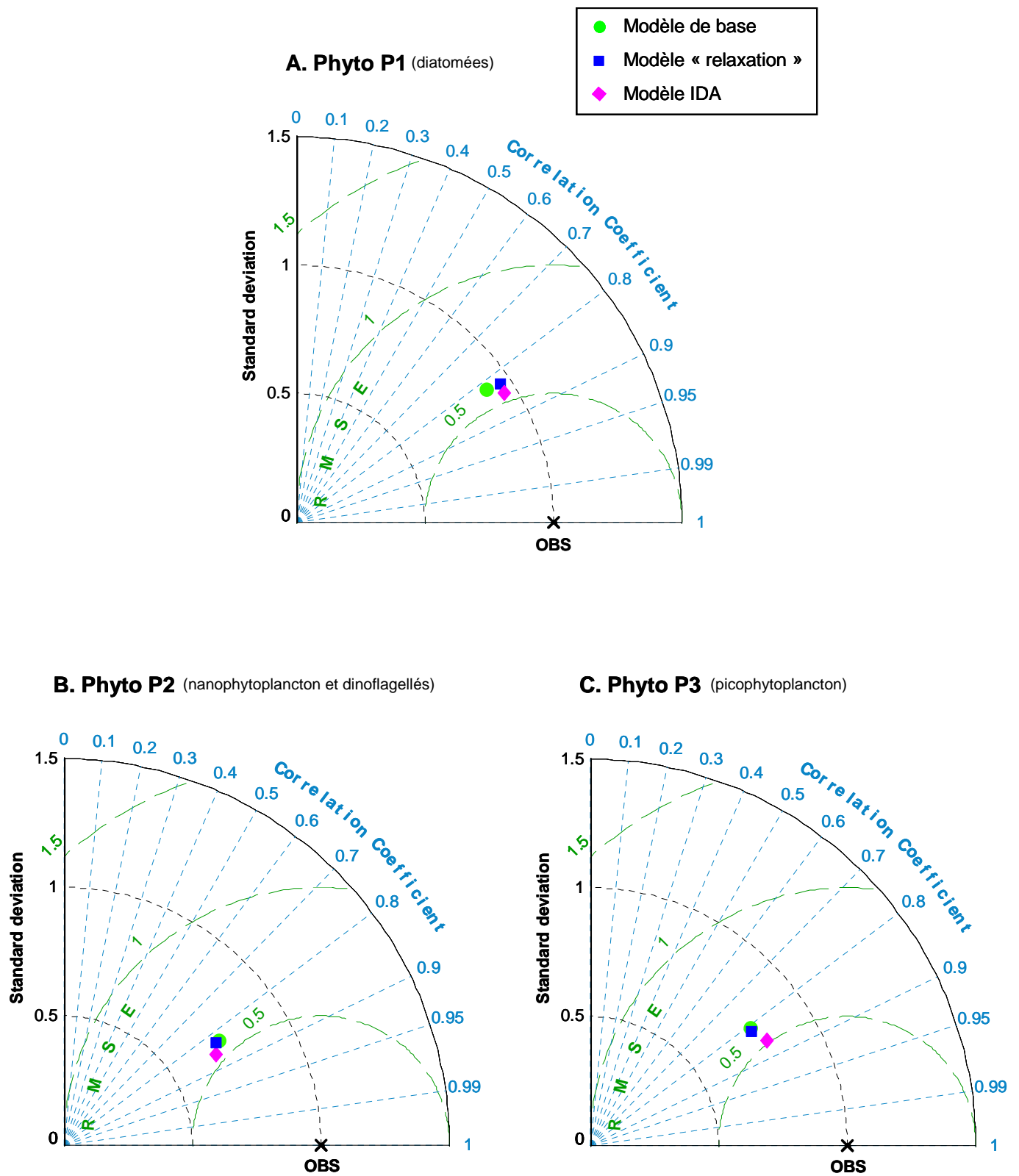


Fig 5.8 : Diagramme de Taylor normalisé qui présente les performances relatives du modèle de base, du modèle "relaxation" et du modèle IDA sur la couche 0-200m pour les compartiments phytoplanktoniques P1 (A), P2 (B) et P3 (C).

5.4.3 Phytoplankton

Les diagrammes de Taylor pour le phytoplankton sont présentés sur la figure 5.8. Les performances des trois modèles pour simuler le phytoplankton sont correctes, mais moins bonnes que pour les variables physiques ou les sels nutritifs. Pour les trois compartiments phytoplanktoniques, les modèles présentent des coefficients de corrélation compris entre 0,8 et 0,9 et une erreur quadratique centrée entre 0,5 et 0,6.

Pour le compartiment P1 (diatomées), le modèle IDA présente les meilleures performances, que ce soit au niveau de l'erreur quadratique centrée ou au niveau du coefficient de corrélation. Les écarts-types des trois modèles sont très proches de celui des mesures, bien que légèrement inférieurs.

Les performances des trois modèles pour les compartiments P2 (nanophytoplankton et dinoflagellés) et P3 (picophytoplankton) sont très semblables. Pour ces deux variables, le modèle IDA possède encore une fois des performances légèrement supérieures aux deux autres modèles (par son erreur quadratique centrée et son coefficient de corrélation).

5.4.4 Zooplancton

Les diagrammes de Taylor pour les variables zooplanctoniques sont présentés en figure 5.9. De manière générale, ces variables sont les moins bien simulées, et ce, par tous les modèles.

Pour le compartiment Z1 (ciliés), les trois modèles sont très similaires et nous sommes encore obligés de zoomer sur le graphique (Fig 5.2 A). En zoomant, on peut voir que le modèle IDA présente des performances très légèrement supérieures aux deux autres modèles : le meilleur coefficient de corrélation, ainsi que la plus petite erreur quadratique centrée.

Pour le compartiment Z2 (copépodes), les performances des trois modèles sont aussi quasiment similaires (Fig 5.2 B). Leurs erreurs quadratiques centrées sont d'environ 0,8 et leurs coefficients de corrélation compris entre 0,5 et 0,62. Tous les modèles présentent des écarts types inférieurs à celui des mesures de plus de 50%. Le zoom sur le graphique permet de voir que cette fois, les modèles « assimilés » n'ont pas des performances supérieures au modèle de base. En effet, le modèle « relaxation » est celui qui présente les performances les moins bonnes et le modèle IDA n'est pas plus performant que le modèle de base (leurs erreurs quadratiques moyennes et leurs coefficients de corrélation sont quasiment les mêmes).

5.5 Comparaison de la performance des différents modèles par diagramme de Taylor sur 0-100m

L'analyse des performances des différents modèles sur la couche 0-200m a montré que les modèles assimilés sont en général plus performants que le modèle de base. Cependant, pour de nombreuses variables, l'amélioration semble très faible sur les diagrammes de Taylor et nous avons été obligés de zoomer sur les graphiques afin de distinguer les différences. Nous pensons que l'analyse des performances des modèles ne doit pas forcément se faire sur l'ensemble de la couche simulée, mais que nous devrions nous référer seulement à la couche où l'essentiel des variations a lieu. Pour toutes les variables considérées dans nos modèles, l'ensemble des phénomènes a lieu entre 0 et 100m. La thermocline, la pycnocline, la nitracline, la phosphacline, le maximum de chlorophylle *a* et de ciliés sont tous situés dans la couche 0-100m. Dans la nature, les copépodes migrent en dessous de 100m, mais nous n'avons pas simulé le déplacement de ces organismes, mais seulement les changements de concentration en surface entre le jour et la nuit. En dessous de 100m, les variations de concentration de toutes les variables sont faibles, ce qui peut biaiser les statistiques de performances des modèles. Nous avons donc choisi de re-comparer les performances de nos trois modèles sur la couche 0-100m.

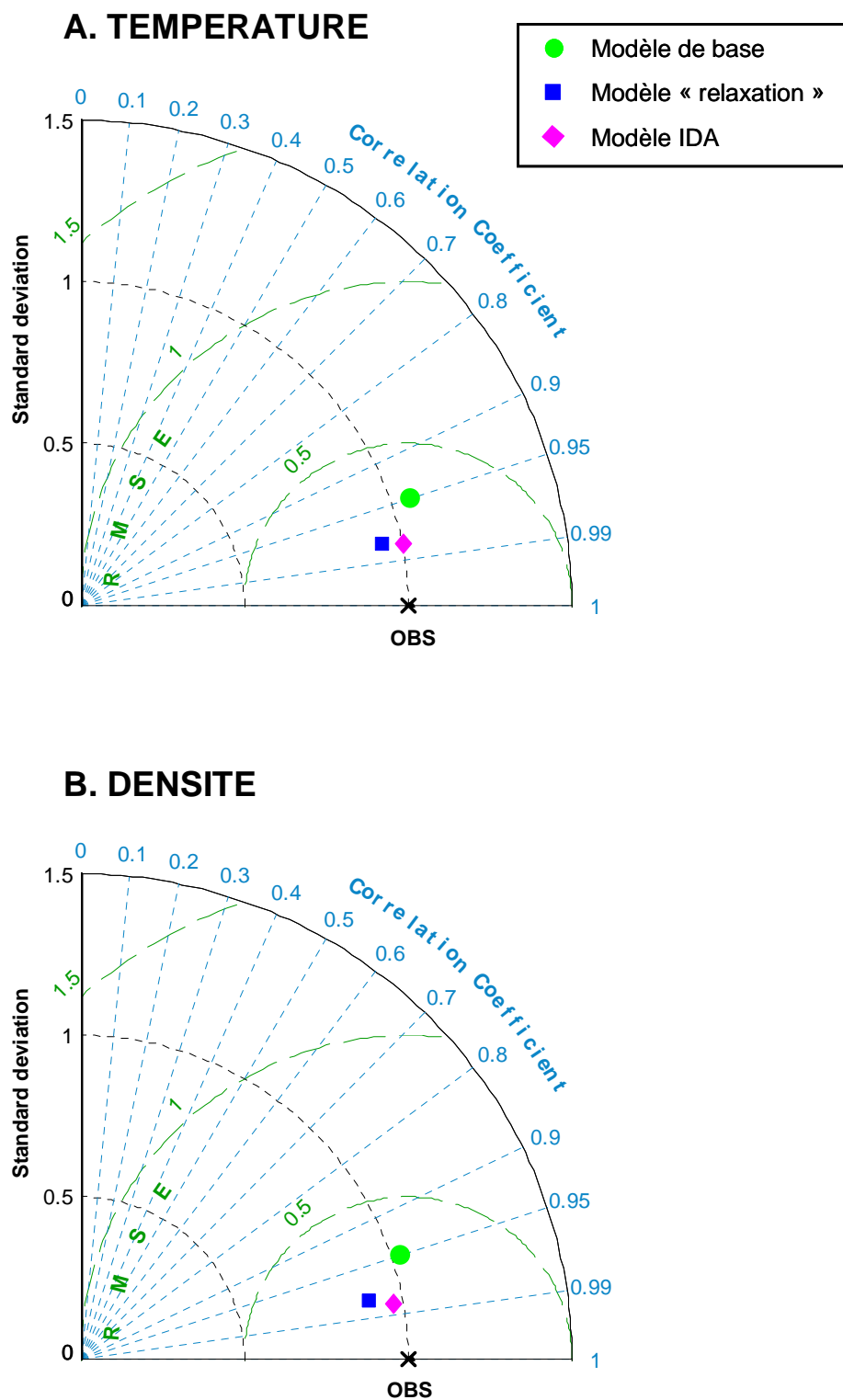


Fig 5.10 : Diagramme de Taylor normalisé qui présente les performances relatives du modèle de base, du modèle "relaxation" et du modèle IDA sur la couche 0-100m pour la température (A) et la densité (B).

5.5.1 Variables physiques

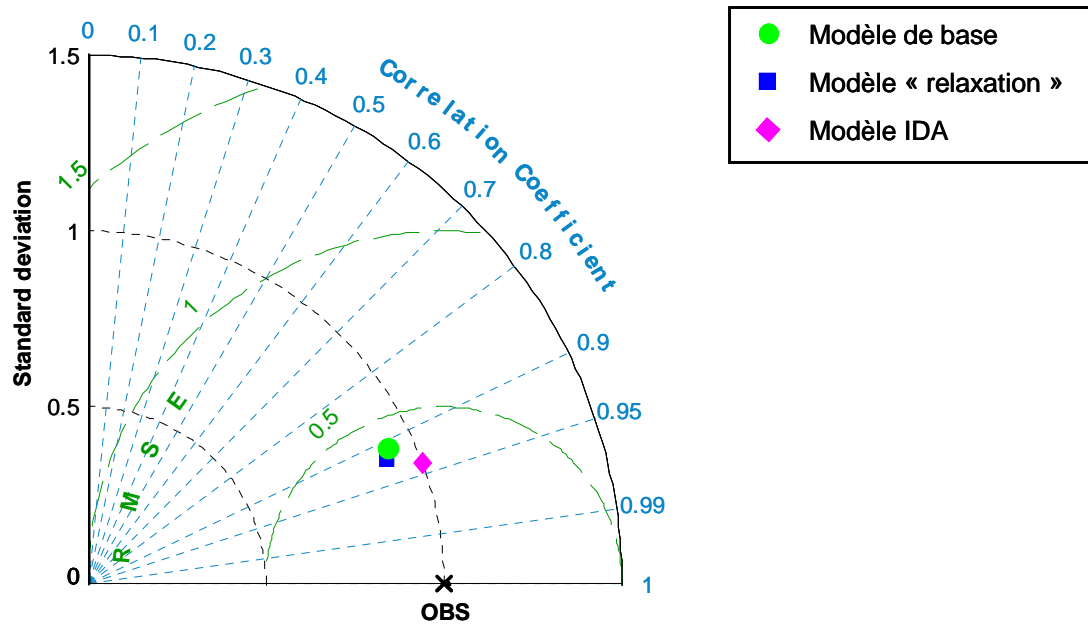
Pour la température comme la densité, les performances relatives des trois modèles sont similaires sur la couche 0-100m par rapport ce qu'elles étaient sur 0-200m : le modèle IDA reste le plus performant (Fig 5.10). Cependant, tous les points sont légèrement décalés vers le haut : augmentation de l'erreur quadratique moyenne d'environ 0,05 et diminution du coefficient de corrélation d'environ 0,01. En d'autres termes, les performances de tous les modèles sont diminuées par rapport à ce qu'elles étaient sur la couche 0-200m. Ceci s'explique par le fait que nous ne considérons plus ici la couche 100-200m, où tous les modèles étaient très proches des mesures puisqu'elles ne variaient quasiment pas.

5.5.2 Sels nutritifs

Pour les nitrates comme pour les phosphates, le fait de ne considérer que les cents premiers mètres pour évaluer la performance des différents modèles modifie fortement les résultats (Fig 5.11). Comme pour les variables physiques, les statistiques des trois modèles sont diminuées par rapport à ce qu'elles étaient sur la couche 0-200m, puisque nous avons enlevé les valeurs où les concentrations changeaient peu.

Par contre, en ne considérant que les cents premiers mètres, le point représentant le modèle IDA se détache des autres modèles et il montre que les performances de ce modèle sont nettement supérieures à celles des deux autres modèles. En effet, le modèle IDA présente le meilleur coefficient de corrélation et l'erreur quadratique centrée la plus petite aussi bien pour les nitrates que pour les phosphates. De plus, l'écart type de ce modèle est quasiment égal à celui des mesures.

A. NITRATES



B. PHOSPHATES

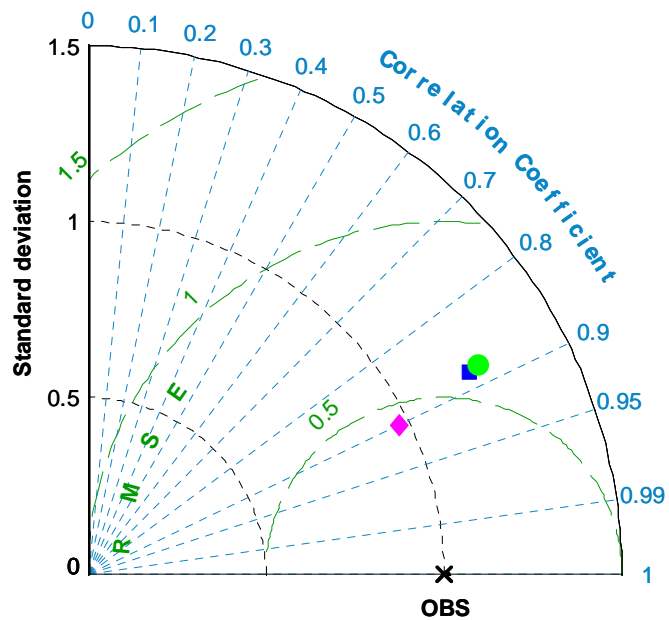


Fig 5.11 : Diagramme de Taylor normalisé qui présente les performances relatives du modèle de base, du modèle "relaxation" et du modèle IDA sur la couche 0-100m pour les nitrates (A) et les phosphates (B).

5.5.3 Phytoplancton

Comme précédemment, le fait de ne considérer que les cents premiers mètres pour évaluer les performances des trois modèles permet d'étaler plus les points sur le diagramme de Taylor, notamment pour les diatomées (P1) et pour le picophytoplancton (P3). Pour les trois compartiments phytoplanctoniques (Fig 5.12), le modèle IDA présente les meilleures statistiques : le coefficient de corrélation est compris entre 0,81 et 0,83 et l'erreur quadratique centrée est comprise entre 0,5 et 0,6.

5.5.4 Zooplancton

Pour les ciliés, les prélèvements n'ont été effectués que sur la couche 0-90m. Lorsque nous calculons les performances d'un modèle, nous comparons les résultats simulés en chacun des points de mesures. Donc, les résultats présentés dans la section précédente (5.4.4) restent inchangés.

Pour les copépodes, nous comparons les données et les différents modèles en termes de biomasses intégrées sur 0-200m. Comme nous ne connaissons pas la distribution verticale de l'ensemble de la communauté de copépodes (le BIONESS ne capturant que les grands individus), il ne nous est malheureusement pas possible de comparer les performances des différents modèles uniquement sur la couche 0-100m.

5.6 Conclusion

Le diagramme de Taylor apparaît comme un outil efficace pour évaluer les performances relatives des différentes variables d'un modèle, mais aussi pour comparer les performances de différents modèles pour chacune de ces variables.

Cependant, pour obtenir des résultats fiables, il apparaît nécessaire de se concentrer uniquement sur la couche d'eau où l'essentiel des processus physiques et biologiques ont lieu car sinon on risque de noyer l'information.

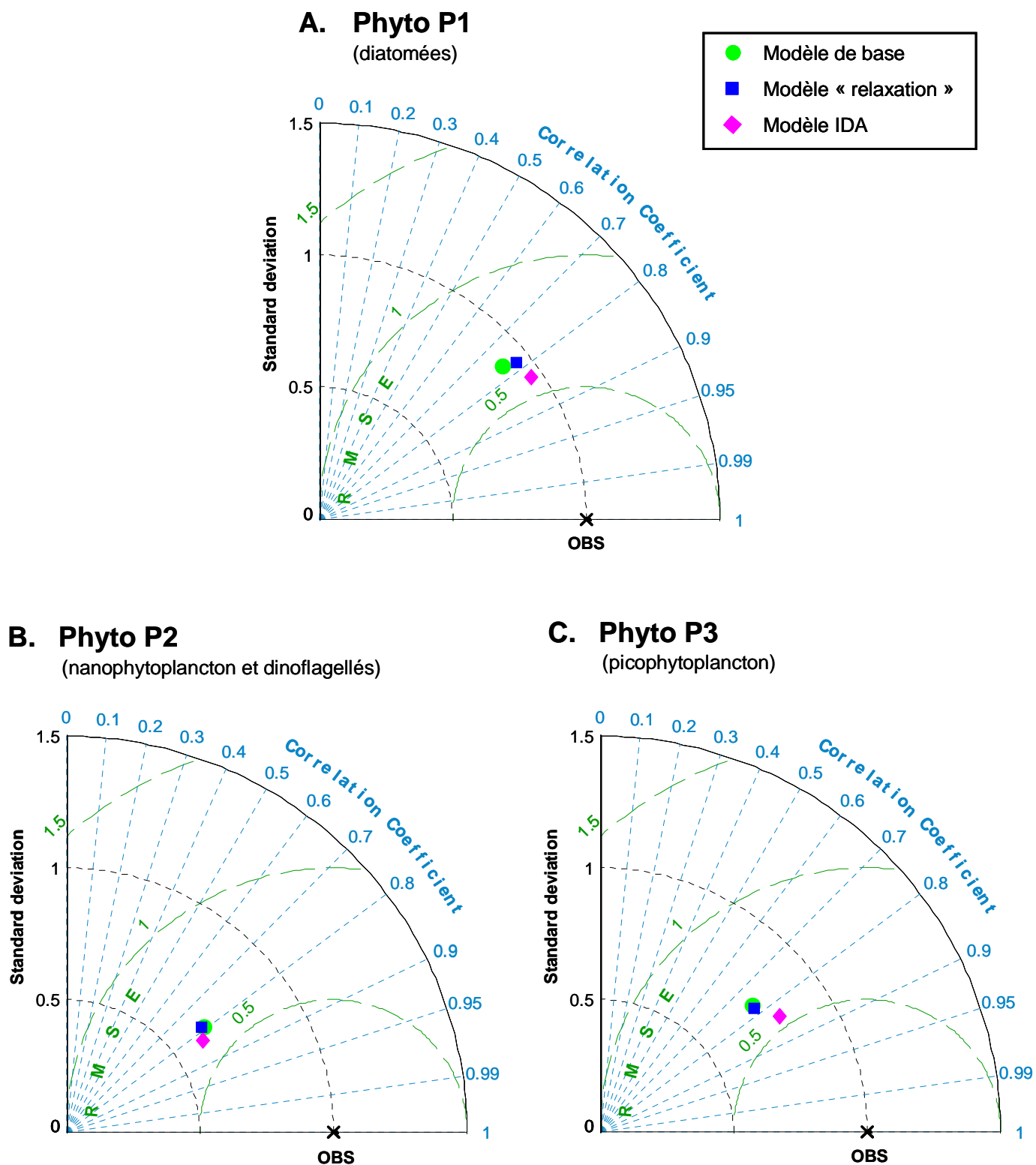


Fig 5.12 : Diagramme de Taylor normalisé qui présente les performances relatives du modèle de base, du modèle "relaxation" et du modèle IDA sur la couche 0-100m pour les compartiments phytoplanctoniques P1 (A), P2 (B) et P3 (C).

Dans notre cas, l'ensemble des phénomènes se situaient entre 0 et 100m, et lorsque nous calculions les statistiques des différents modèles sur 0-200m, les points étaient souvent superposés. L'information importante était noyée par un trop grand nombre de données. Par contre, lorsque nous avons considéré uniquement la couche 0-100m, les points se sont retrouvés plus dispersés sur le diagramme de Taylor, ce qui nous a permis de voir plus facilement les performances relatives des trois modèles.

Selon la méthode du diagramme de Taylor, le modèle IDA est celui qui présente les meilleures performances pour toutes les variables sauf les copépodes (Z2), compartiment où aucun des deux modèles « assimilés » n'apporte d'amélioration par rapport au modèle de base. Ce résultat s'explique par le fait que dans les deux méthodes d'assimilation, nous avons agit sur la partie physique du modèle : les changements d'épaisseur entre isopycnes. Les copépodes sont les organismes du modèle les moins affectés par ce phénomène. Par contre, les variations d'abondance dans les données sont dues au fait que l'intrusion d'eau dessalée, lors de son passage, a apporté une biomasse importante de copépodes. Or cet apport extérieur n'est simulé par aucun des trois modèles.

Chapitre 6

Etude de quelques propriétés et utilisation du modèle

6.1 Etudes des anomalies dans le modèle IDA	193
6.2 Etude de sensibilité	199
6.2.1. Introduction	199
6.2.2. Calcul du critère de sensibilité	201
6.2.3. Sensibilité du modèle à la valeur des paramètres relatifs à l'ajout de la variable PO_4	203
6.2.4. Sensibilité du modèle à la valeur des paramètres relatifs à l'ajout du compartiment Z1 (ciliés)	205
6.2.5. Sensibilité du modèle aux paramètres relatifs au changement d'expression de la mortalité	209
6.3 Etude des flux de matière dans l'écosystème	213
6.3.1. Flux moyens sur l'ensemble de la campagne	213
6.3.2. Comparaison des flux au début et à la fin de la campagne	215
6.4 Analyse de mécanismes physiques et biologiques dans chacun des modèles ...	219
6.4.1. Effet de la structure physique des modèles sur les mécanismes biologiques du phytoplancton	219
6.4.2. Effet de la structure physique des modèles sur les mécanismes biologiques du zooplancton	223
6.4.3. Bilan des termes physiques et biologiques dans les deux modèles avec assimilation	227

Chapitre 6

Etude de quelques propriétés et utilisation du modèle

6.1 Etudes des anomalies dans le modèle IDA

Dans tout le paragraphe, les anomalies entre le modèle IDA et les mesures sont calculées, en chaque point de mesure, comme suit :

$$\text{Anomalie } (z,t) = \text{Mesure } (z,t) - \text{Modèle } (z,t)$$

De cette manière, une anomalie positive indique que le modèle sous-estime les mesures et inversement.

Variables physiques

Les anomalies de température entre le modèle IDA et les mesures varie entre -4 et +4 °C, ce qui est relativement important (Fig 6.1 A). Cependant, elles sont presque exclusivement localisées au niveau de la thermocline. En fait, elles font ressortir les ondes internes qui sont présentes dans les mesures mais pas dans le modèle. Au dessus et en dessous de la thermocline la température est bien simulée. On peut cependant noter la présence d'une faible anomalie positive en surface entre les jours 265 et 269, qui montre que le modèle sous-estime la température de la couche de mélange d'environ 1°C pendant cette période.

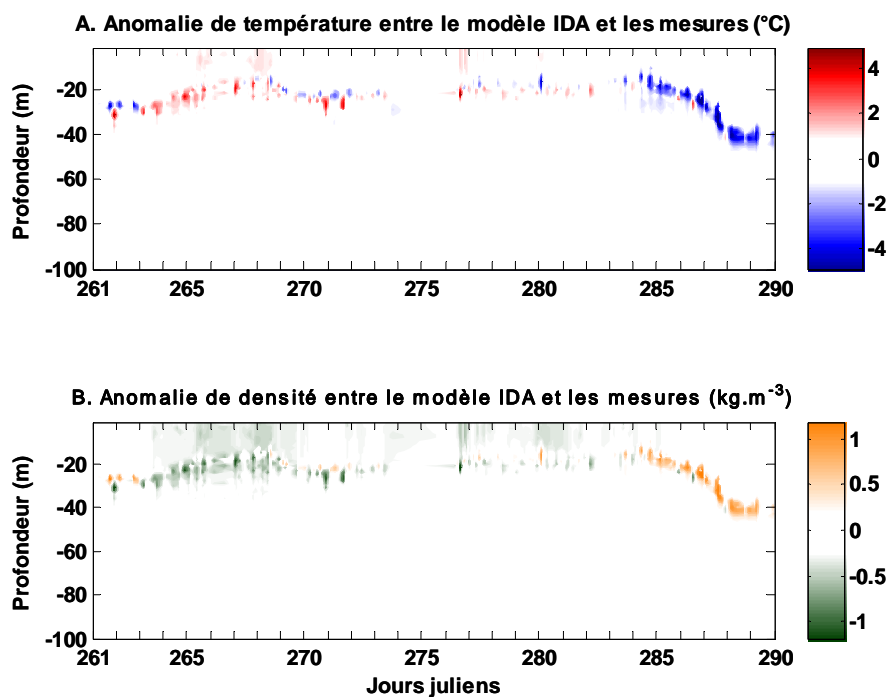


Fig 6.1 : Anomalies de température et de densité entre le modèle IDA et les mesures.

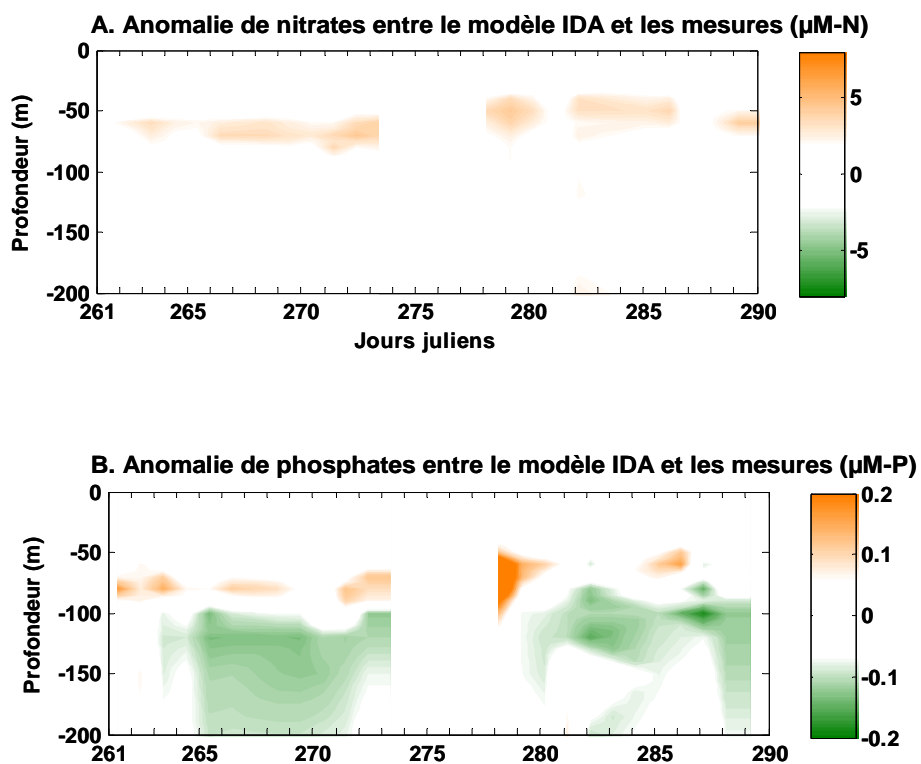


Fig 6.2 : Anomalies de nitrates et de phosphates entre le modèle IDA et les mesures.

Ceci avait déjà été observé dans le chapitre 3. En fin de campagne, entre les jours 284 et 290, l'anomalie de température au niveau de la thermocline est principalement négative, ce qui montre que la thermocline est simulée légèrement trop en surface par rapport aux mesures, mais cette différence n'excède jamais 5m.

Pour la densité (Fig 6.1 B), les anomalies entre le modèle IDA et les mesures varie entre -1 et +1 kg.m^{-3} . Comme pour la température, la plupart se situe au niveau de la pycnocline et met en évidence les ondes internes, non simulées par le modèle. Du début de la campagne jusqu'au jour 284, la majorité des anomalies sont négatives, alors qu'elles sont positives entre le jour 284 et la fin de la campagne. Pendant les jours 264 à 270 puis 277 à 283, l'anomalie de densité est légèrement négative dans la couche de surface, sans jamais dépasser -0.3.

Sels nutritifs

Pour les nitrates comme pour les phosphates, on peut noter la présence d'anomalies positives au niveau de la nitracline et de la phosphacline (Fig 6.2). Ceci indique que le modèle a tendance à les simuler légèrement plus en profondeur que ce qu'elles ne sont dans les mesures.

Pour les phosphates, on peut aussi observer la présence d'anomalies négatives sous la phosphacline à partir du jour 264 et jusqu'à la fin de la campagne. En fait, sous la phosphacline, le modèle a souvent tendance à simuler une concentration en phosphates plus faible que dans les données. Cependant, les anomalies maximales ne dépassent jamais 0,2 $\mu\text{M-P}$.

Phytoplankton

Pour le compartiment P1 (diatomées), les anomalies entre le modèle IDA et les mesures ont été uniquement relevées pendant les trois premiers jours de la campagne (jour 261 à 263) alors que les diatomées restent présentes 5 jours (Fig 6.3).

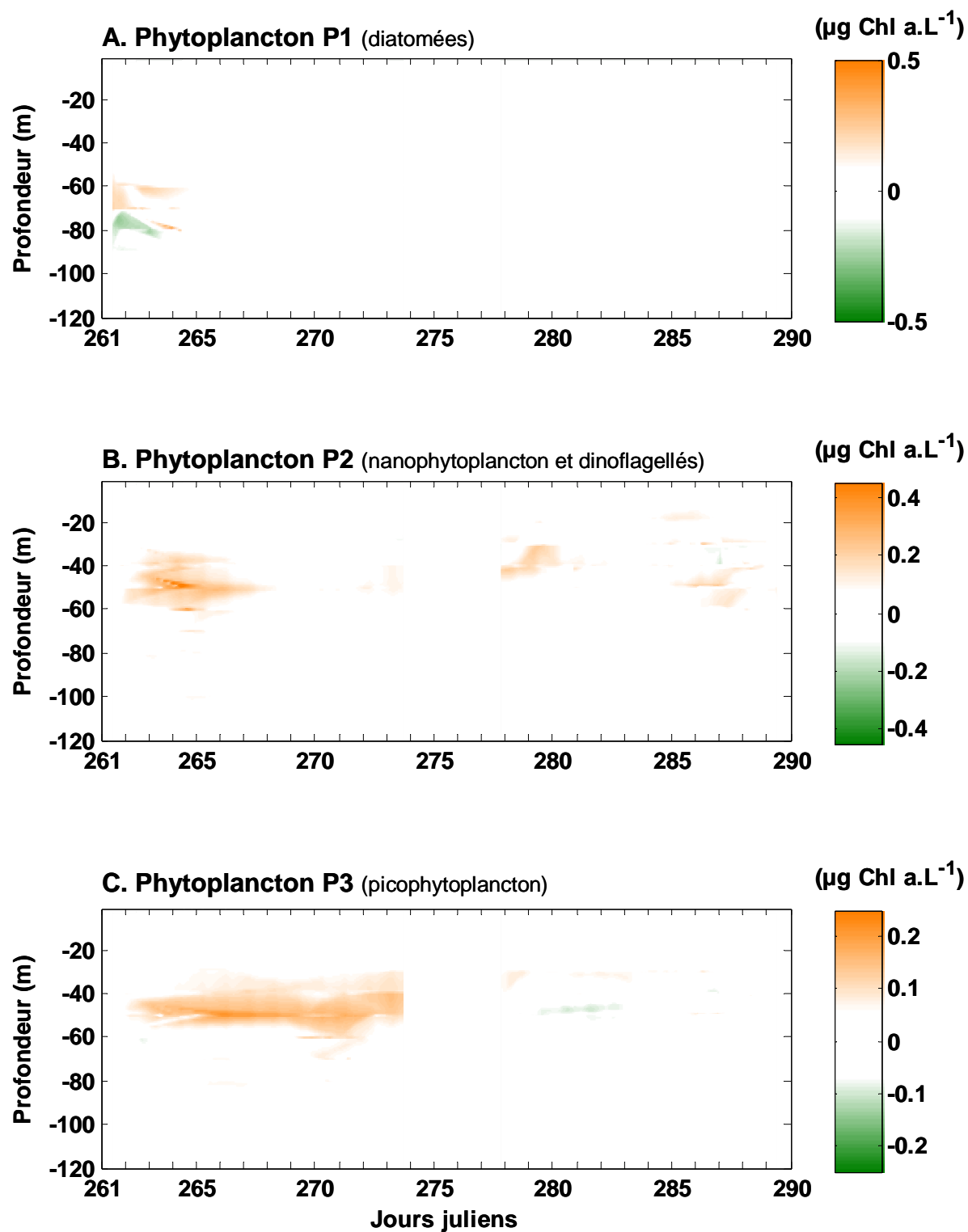


Fig 6.3 : Anomalies de phytoplancton (P1, P2 et P3) entre le modèle IDA et les mesures.

Dans la partie supérieure de la zone d'observation des diatomées, l'anomalie est positive alors que dans la partie inférieure, elle est négative, mais la différence entre le modèle IDA et les mesures ne dépasse jamais $0,1 \mu\text{g Chl } a.L^{-1}$. Sur les graphiques 3.6 du chapitre 3, on avait observé un léger développement de diatomées dans les mesures au début de la seconde partie de la campagne (entre les jours 278 et 281, sur la couche 40-70m). Cependant, cette anomalie étant inférieure à $0,05 \mu\text{g Chl } a.L^{-1}$, elle n'est pas visible ici.

Pour les compartiments P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés) et P3 (picophytoplancton), les anomalies entre le modèle IDA et les mesures sont presque toutes positives (Fig 6.3) et elles sont principalement placées au moment de la première intrusion d'eau dessalée : pour P2, elle est localisée au début de la LSW-1 et pour P3, elle perdure tout au long de l'intrusion. En fait, pour P2 et P3, les anomalies représentent la quantité de phytoplancton qui a été apportée dans la zone de mesure par l'intermédiaire de la première intrusion d'eau dessalée.

Zooplancton

Pour le compartiment Z1 (ciliés), les anomalies entre le modèle IDA et les mesures sont quasiment nulles pour la première partie de la campagne, mais elles sont en revanche très importantes pour la seconde partie (Fig 6.4). Cette anomalie est principalement localisée dans la couche de surface (0-30m) et elle atteint $2000 \text{ cell}.L^{-1}$. Contrairement au phytoplancton, nous ne pouvons pas dire que ces organismes ont été apportés dans la zone de mesure par une intrusion d'eau dessalée car cette anomalie a une taille beaucoup plus importante que l'intrusion. Ceci nous amène donc à penser que les ciliés se sont développés sur place. Un réseau trophique particulier, basé sur les organismes de petite taille (boucle microbienne) et sur la reminéralisation a pu se développer dans la couche de surface au cours de la seconde partie de la campagne.

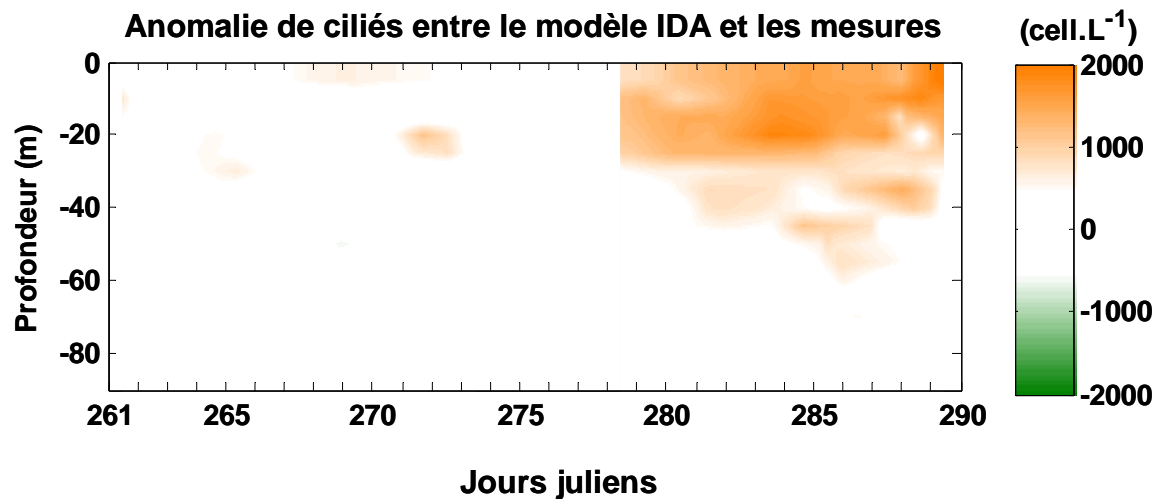


Fig 6.4 : Anomalies de la variable Z1 (ciliés) entre le modèle IDA et les mesures.

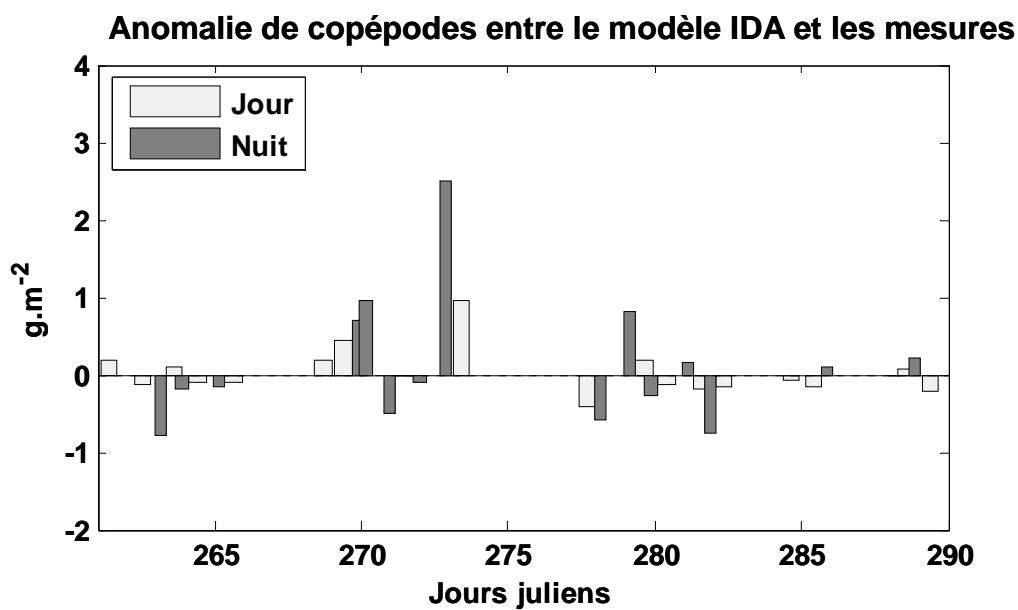


Fig 6.5 : Anomalies de la variable Z2 (copépodes) entre le modèle IDA et les mesures, de jour et de nuit.

Pour le compartiment Z2 (copépodes), nous avons séparé les anomalies de jour et de nuit (Fig 6.5). Sur l'ensemble de la campagne, les anomalies de nuit entre le modèle IDA et les mesures sont plus grandes que les anomalies de jour. En dehors de la LSW-1, elles sont aussi souvent positives que négatives, indiquant une variabilité naturelle plus importante que dans le modèle. Pendant la LSW-1, la majorité des anomalies sont fortement positives pour les pêches de jour comme de nuit (sauf pour deux prélèvements). Nous pouvons donc déduire de ces anomalies la biomasse de copépodes qui a été amenée dans la zone de mesure par l'intrusion d'eau dessalée.

6.2 Etude de sensibilité

6.2.1. Introduction

Une étude de sensibilité consiste à faire varier les valeurs des paramètres un par un et de voir comment le modèle réagit par rapport à la simulation de référence. C'est donc un moyen d'examiner dans les détails des mécanismes du modèle et d'en étudier les limites. En effet, le modèle peut s'avérer quasiment insensible à certains paramètres mais il peut apparaître très sensible à d'autres paramètres clé, qui méritent dans ce cas une attention particulière dans la calibration des coefficients ou le choix des fonctions.

Comme le modèle IDA est celui qui a montré les meilleures performances, nous avons choisi de faire l'analyse de sensibilité des paramètres biologiques sur ce modèle. Notre modèle biologique est basé sur celui de Chifflet (2000). Or, Chifflet avait déjà effectué une analyse de sensibilité sur l'ensemble de ses paramètres et avait montré que le modèle présentait une certaine robustesse à une variation de $\pm 20\%$ de ses paramètres. Comme nous avons ajouté des compartiments à ce modèle, nous avons choisi d'effectuer l'étude de sensibilité uniquement sur les nouveaux paramètres que nous avons ajoutés et que nous avons du calibrer.

L'ajout d'un compartiment de phosphate inorganique dissous a engendré l'ajout d'un paramètre supplémentaire: le coefficient de demi-saturation pour le PO_4 (k_{PO_4}), calibré pour chaque compartiment phytoplanctonique (P1, P2 et P3).

L'ajout d'un compartiment de ciliés s'est accompagné par l'ajout de cinq paramètres supplémentaires :

- $i_{max\ Z1}$: Taux d'ingestion maximum
- k_{Z1} : Coefficient d'Ivlev pour l'ingestion
- a_{Z1} : Coefficient d'assimilation
- $a_{e\ Z1}$: Taux d'excrétion à 0°C
- $b_{e\ Z1}$: Facteur de réaction à la température pour l'excrétion

La modification de l'expression de la mortalité par rapport au modèle de Chifflet (2000) a engendré l'ajout et la calibration de quatre paramètres supplémentaires :

- m_{min} : Taux de mortalité minimum
- m_{max} : Taux de mortalité maximum
- $c1$: Taux de variation de la mortalité
- $c2$: Seuil critique de mortalité

Les coefficients m_{min} et m_{max} sont différents pour chaque compartiment (P1, P2, P3, Z1 et Z2) alors que $c1$ et $c2$ ne prennent que deux valeurs : une pour le phytoplancton, une pour le zooplancton.

6.2.2. Calcul du critère de sensibilité

Tout d'abord, les biomasses intégrées sur 0-200m de chaque variable d'état sont calculées sur toute la durée de la simulation. Une valeur de référence (B_{ref}) est donc obtenue pour chaque variable d'état. Puis, les valeurs des différents paramètres sont modifiées une par une de $\pm 20\%$, et à chaque simulation, une nouvelle valeur intégrée (B) est obtenue pour chaque variable d'état. Afin de comparer B et B_{ref} , un critère de sensibilité (x) est établi de la façon suivante :

$$B = B_{ref} + \frac{x}{100} \cdot B_{ref}$$

En transformant l'équation précédente, on obtient :

$$x = \frac{(B - B_{ref})}{B_{ref}} \times 100$$

Le critère de sensibilité x représente donc le pourcentage de variations des biomasses intégrées par rapport aux valeurs de référence.

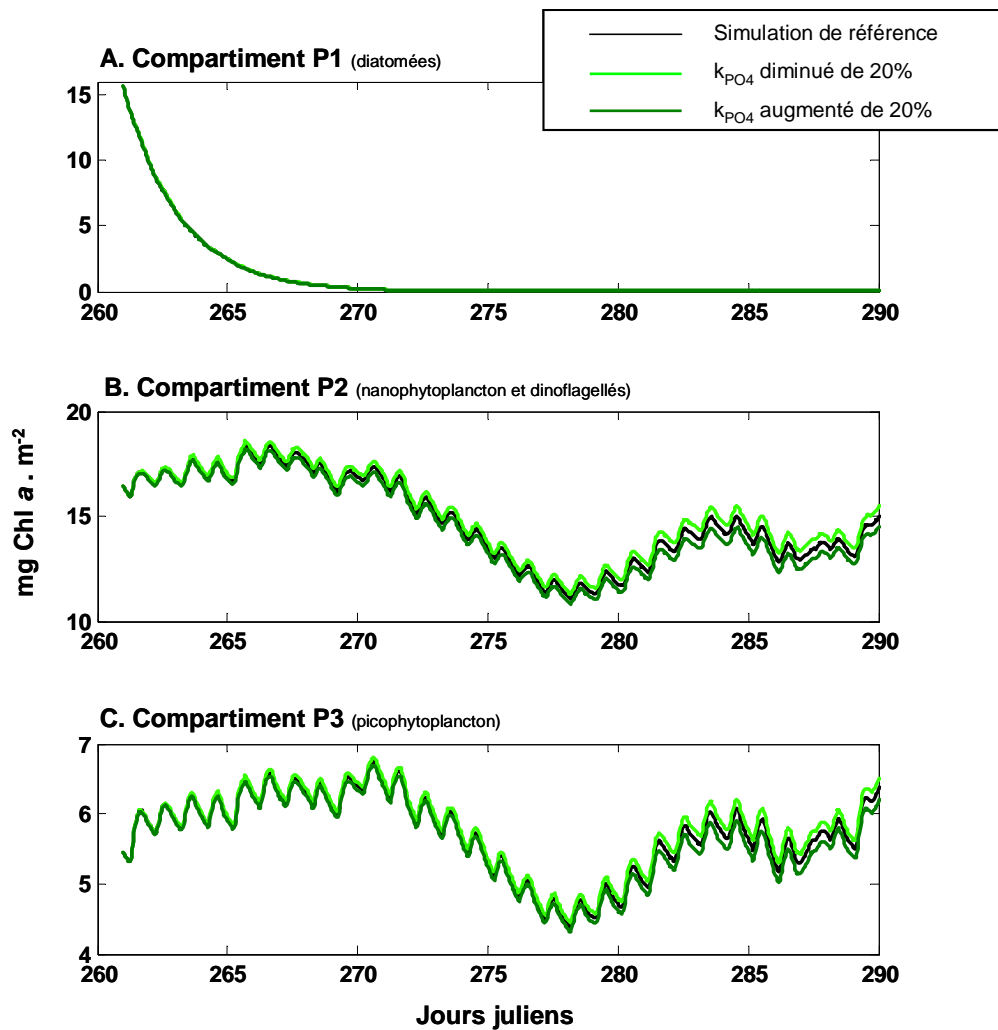


Fig 6.6 : Variation de la biomasse, intégrée sur 0-200m, des différentes classes de phytoplancton lorsque l'on fait varier le coefficient de demi-saturation pour le phosphate (k_{PO_4}) de plus ou moins 20%.

6.2.3. Sensibilité du modèle à la valeur des paramètres relatifs à l'ajout de la variable PO_4

Tableau 6.1 : Critères de sensibilité du coefficient de demi-saturation pour le PO_4 (k_{PO4}) pour chaque variable biologique. En gras : valeur maximale du critère pour chaque ligne.

		P1	P2	P3	Z1	Z2
$k_{PO4 P1}$	-20%	3.42	-0.0055	-0.0031	-0.0047	0.42
	20%	-2.7848	0.0045	0.0025	0.0038	-0.3517
$k_{PO4 P2}$	-20%	-0.3178	1.9848	-1.2804	1.214	0.9923
	20%	0.3066	-2.0898	1.7762	-1.1487	-0.8542
$k_{PO4 P3}$	-20%	-0.0718	-0.2153	1.3252	0.2787	0.0607
	20%	0.0757	0.2622	-1.5088	-0.2888	-0.0569

L'analyse de sensibilité du coefficient de demi-saturation pour le PO_4 (k_{PO4}) a montré que ce paramètre était peu sensible (tableau 6.1). En effet, en faisant varier le k_{PO4} de plus ou moins 20 %, les plus grandes variations observées pour les autres variables sont : 3,42 % pour P1 (diatomées), -2,09 % pour P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés) et -1,51 % pour P3 (picophytoplancton).

Même si ce paramètre apparaît comme peu sensible, nous avons voulu visualiser à quoi correspondent ces valeurs en traçant sur le même graphique la simulation de référence et les simulations avec les paramètres modifiés de k_{PO4} (figure 6.6). Pour le compartiment P1, les résultats des simulations avec k_{PO4} augmenté ou diminué de 20 % sont superposés avec la courbe de référence car ce compartiment disparaît rapidement après le début de la campagne. Pour les compartiments P2 et P3, les différences avec la simulation de référence augmentent au fur et à mesure, mais même à la fin de la campagne, elles restent très faibles, ne dépassant pas 0,5 mg Chla . m⁻².

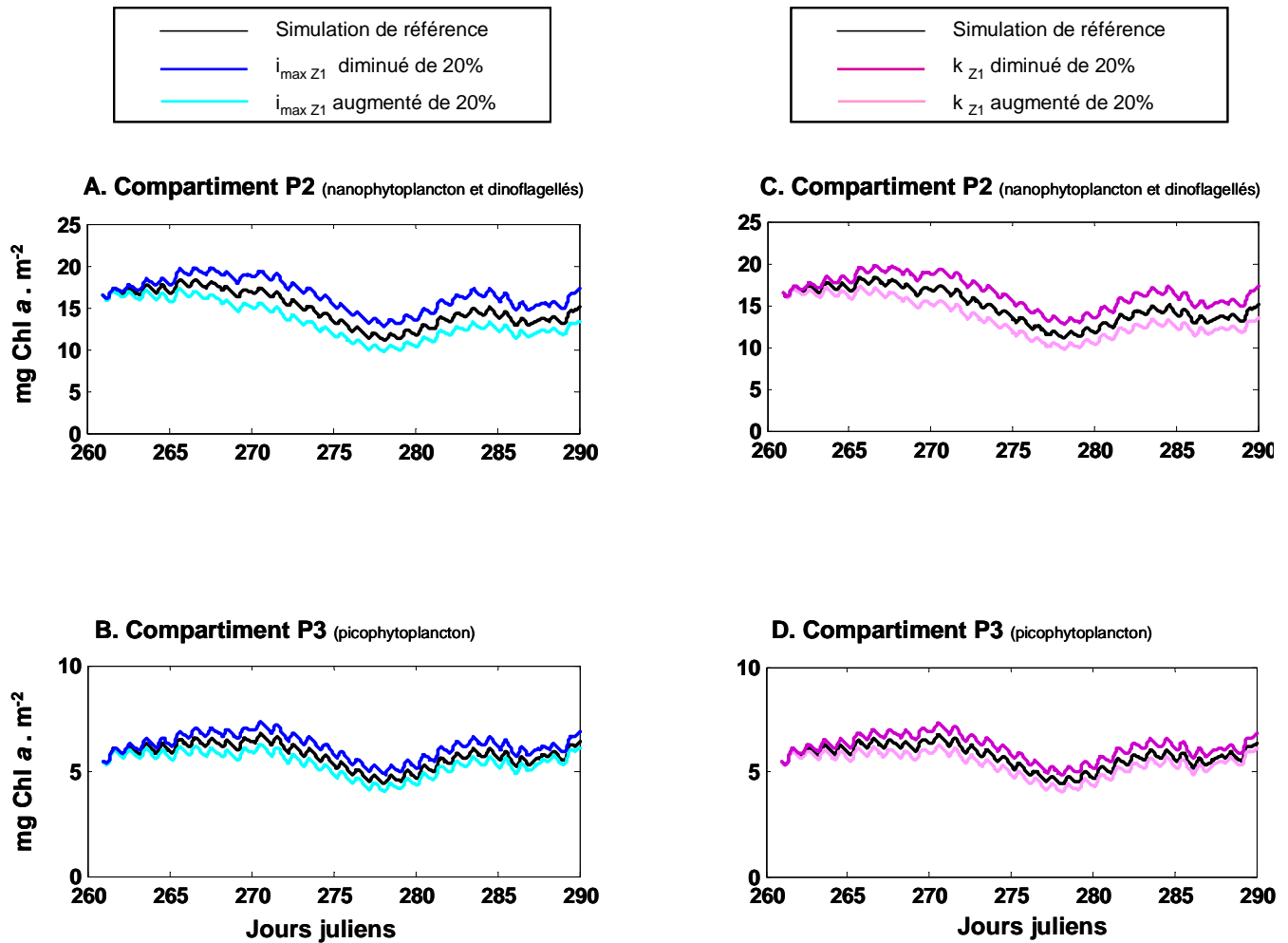


Fig 6.7 : Variation de la biomasse, intégrées sur 0-200m, des compartiments P2 et P3 lorsque l'on fait varier l'ingestion maximale et le coefficient d'Ivlev ($i_{\max Z1}$ et k_{Z1}) de Z1 de plus ou moins 20%.

6.2.4. Sensibilité du modèle à la valeur des paramètres relatifs à l'ajout du compartiment Z1 (ciliés)

Tableau 6.2 : Critères de sensibilité des coefficients du compartiment Z1 (ciliés) pour chaque variable biologique. En rouge : variations supérieures à $\pm 10\%$.

		P1	P2	P3	Z1	Z2
i_{max}	-20%	-2.7471	11.8086	7.9911	-2.0957	1.1716
	20%	2.6472	-9.7359	-6.3684	-0.5353	-0.8469
k	-20%	-2.702	11.6098	7.8399	-2.0394	1.1488
	20%	2.5944	-9.5725	-6.2515	-0.4999	-0.8311
a	-20%	-0.9028	4.076	3.7073	-8.0259	1.0763
	20%	0.9073	-3.8425	-3.5359	7.7504	-1.0681
a_e	-20%	0.9466	-3.4885	-4.1915	5.1238	2.0161
	20%	-0.905	3.4978	4.0871	-5.1313	-1.8111
b_e	-20%	4.866	-16.0832	-20.9478	23.3235	12.0299
	20%	-15.2613	81.5488	67.3927	-91.116	-23.3905

L'analyse de sensibilité pour les paramètres relatifs aux ciliés montre que i_{max} (ingestion maximale) et k (coefficient d'Ivlev) sont des paramètres qui ont une sensibilité notable et que b_e (facteur de réaction à la température pour l'excrétion) est un paramètre extrêmement sensible.

Ingestion maximale (i_{max}) et coefficient d'Ivlev (k) :

Nous considérons que ces deux paramètres ont une sensibilité notable car une variation de plus ou moins 20% de leur valeur entraîne une variation relativement importante ($>10\%$) de la biomasse simulée de P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés), représentant l'une des deux proies des ciliés dans le modèle. Sur la seconde proie des ciliés (le compartiment P3), l'effet de la variation de i_{max} et k est moins importante, mais reste cependant notable : entre 6 et 8%. Sur les autres variables du modèle, cet effet est faible ($< 3\%$).

Les critères de sensibilité de i_{max} et k sur P2 et P3 sont très proches. Nous avons donc voulu voir si leur évolution temporelle est elle aussi semblable (Fig 6.7). Une augmentation ou une diminution de i_{max} ou de k provoque une variation de la biomasse intégrée de P2 et P3

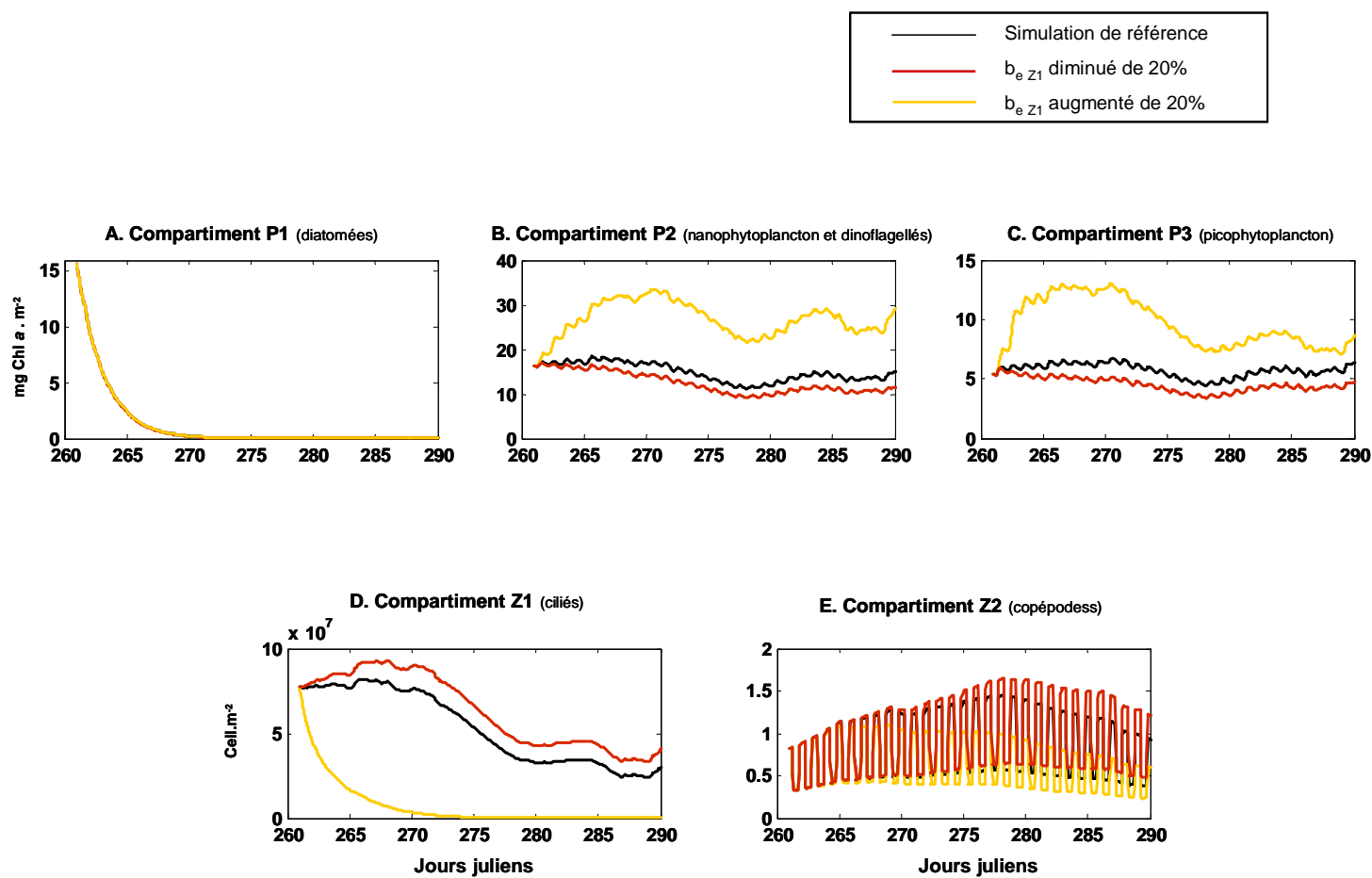


Fig 6.8 : Variation de la biomasse, intégrées sur 0-200m, des compartiments P1, P2, P3, Z1 et Z2 lorsque l'on fait varier le facteur de réaction à la température pour l'excrétion des ciliés ($b_{e\ Z1}$) de plus ou moins 20%.

dans les même proportions tout au long de la campagne. Les paramètres i_{max} et k ont donc un effet similaire sur les différentes variables du modèle.

Facteur de réaction à la température pour l'excrétion (b_e) :

Nous avons vu dans le tableau 6.2, que la simulation est extrêmement sensible à la valeur de ce paramètre puisqu'une variation de plus ou moins 20% de la valeur de b_e provoque une modification jusqu'à -91 % de la biomasse de Z1. La sensibilité du modèle à ce paramètre était tellement grande que nous avons tracé l'évolution temporelle des biomasses intégrées de toutes les autres variables lorsque b_e varie de plus ou moins 20% (Fig 6.8). Les résultats montrent une modification totale de la dynamique de l'écosystème. Dans la formulation du taux d'excrétion, ce paramètre représente l'augmentation exponentielle de l'excrétion (q) avec la température :

$$q = a_e . b_e^T$$

En physiologie, pour représenter l'effet de la température on calcule le Q_{10} , qui représente l'augmentation de la vitesse d'un processus pour une augmentation de 10°C. Dans notre cas, le Q_{10} pour l'excrétion se calcule de la façon suivante :

$$Q_{10} = b_e^{10}$$

En fait, nous avons augmenté et diminué b_e de 20% afin de respecter la même procédure pour tous les paramètres mais ce choix était mauvais car il faisait varier le Q_{10} entre 0,14 et 8,32, ce qui est en dehors des valeurs physiologiques de Q_{10} pour le zooplancton (Nival et al., 1974). Pour tester la sensibilité des paramètres de l'excrétion, il est donc préférable de calculer le Q_{10} et d'appliquer la variation $\pm 20\%$ sur le Q_{10} et non pas directement sur le paramètre b_e .

Nous avons effectué une autre analyse de sensibilité en faisant varier cette fois le Q_{10} de plus ou moins 20% au lieu du b_e . Les résultats de cette analyse (tableau 6.3) ont montré que, cette fois, la simulation était peu sensible à une variation de 20% de ce paramètre.

Tableau 6.3 : Critères de sensibilité pour le Q_{10} utilisé dans la formulation de l'excrétion des ciliés.

		P1	P2	P3	Z1	Z2
Q_{10}	-20%	1.3914	-4.8749	-6.2403	7.2353	2.7333
	20%	-1.4521	5.4061	6.7119	-8.0859	-2.569

6.2.5. Sensibilité du modèle aux paramètres relatifs au changement d'expression de la mortalité

Tableau 6.4 : Critères de sensibilité des coefficients relatifs à l'expression de la mortalité. En rouge : variations supérieures à $\pm 10\%$.

		P1	P2	P3	Z1	Z2
$m_{min} P1$	-20%	125.0610	-0.1089	-0.0478	-0.0687	3.538
	20%	-65.5448	0.0826	0.0362	0.0541	-2.4014
$m_{min} P2$	-20%	-0.8187	7.6134	-4.7878	3.3337	1.0713
	20%	0.7814	-7.0516	5.0032	-3.0026	-0.9923
$m_{min} P3$	-20%	-0.3265	-1.9317	9.4003	1.3088	-0.6014
	20%	0.2917	1.8476	-8.4255	-1.1411	0.5288
$m_{min} Z1$	-20%	0.5438	-2.3726	-2.1436	4.9594	-0.6144
	20%	-0.5341	2.4107	2.1621	-4.922	0.6096
$m_{min} Z2$	-20%	-0.0174	-0.0034	0.0008	-0.003	6.0227
	20%	0.0164	0.0032	-0.0007	0.0029	-5.5436
$m_{max} P1$	-20%	4.3076	-0.0057	-0.0115	-0.0118	0.0297
	20%	-1.4119	0.0047	0.0083	0.009	-0.0287
$m_{max} P2$	-20%	-0.2201	3.2988	-5.5294	0.7556	-0.1253
	20%	0.1923	-3.0619	5.41	-0.6583	0.1145
$m_{max} P3$	-20%	-0.1411	-3.0793	8.8803	0.414	-0.0886
	20%	0.1064	2.7882	-7.6162	-0.2993	0.0752
$m_{max} Z1$	-20%	0.3044	-1.4196	-1.3799	4.7827	-0.2072
	20%	-0.2695	1.2692	1.2084	-3.9562	0.185
$m_{max} Z2$	-20%	-2.8432	-2.8036	1.8433	-3.5233	6.4953
	20%	2.9746	1.8934	-2.1075	6.1802	-6.1426
$c1_P$	-20%	0.442	1.4268	-7.3976	-1.431	0.2913
	20%	-0.2438	-0.9829	4.7194	0.779	-0.166
$c1_Z$	-20%	-0.8573	4.0427	3.6346	-9.63	0.5838
	20%	0.5325	-2.4259	-2.3809	6.7017	-0.3845
$c2_P$	-20%	-0.2781	-1.2115	5.6219	0.8904	-0.188
	20%	0.3066	1.1	-5.4521	-0.9618	0.207
$c2_Z$	-20%	0.4691	-2.1296	-2.1181	6.1086	-0.3159
	20%	-0.553	2.5933	2.4337	-6.6527	0.3951

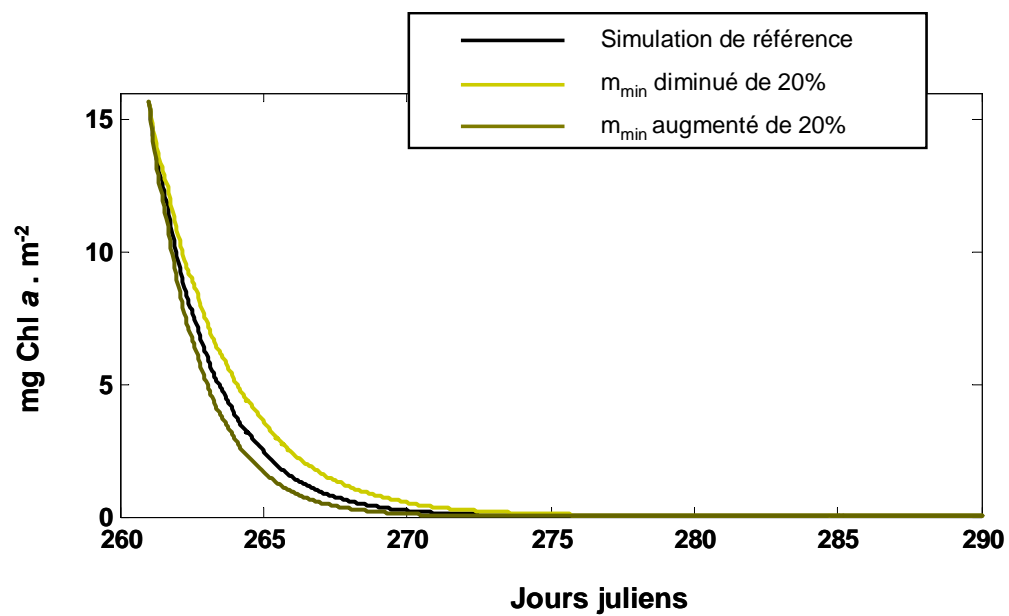
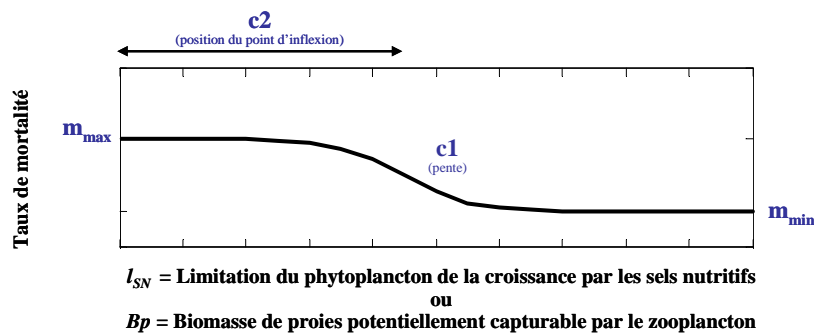


Fig 6.9 : Variation de la biomasse, intégrée sur 0-200m, du compartiment P1 lorsque l'on fait varier le taux de mortalité minimal ($m_{\min P1}$) de plus ou moins 20%.

Pour rappel, voici les formules des taux de mortalité présentés dans le chapitre 2 :

Mortalité du phytoplancton X	$m_X = \frac{m_{\max X} - m_{\min X}}{1 + e^{c_{1X} \cdot (I_{SNX} - c_{2X})}} + m_{\min X}$
Mortalité du zooplancton X	$m_X = \frac{m_{\max X} - m_{\min X}}{1 + e^{c_{1X} \cdot (b_X - c_{2X})}} + m_{\min X}$

Voici la signification des différents coefficients dans les expressions de la mortalité :



L'analyse de sensibilité pour les paramètres relatifs au changement d'expression de la mortalité montre que seul $m_{\min P1}$, le taux de mortalité minimum des diatomées, était un paramètre auquel la simulation était sensible (tableau 6.4). En effet, une variation de $\pm 20\%$ de sa valeur engendre une augmentation de 125 % ou une diminution de 65 % de la biomasse totale de diatomées. Tous les autres paramètres sont peu sensibles.

Le critère de sensibilité à ce coefficient ($m_{\min P1}$) présentant des valeurs extrêmement élevées, nous avons cherché à savoir pourquoi. Nous avons donc tracé l'évolution temporelle de la biomasse intégrée du compartiment P1 avec les paramètres de référence et les paramètres modifiés (Fig 6.9). En fait, une augmentation ou une diminution de 20% de $m_{\min P1}$ ne modifie que légèrement l'allure de la courbe de biomasse intégrée des diatomées (différence maximale observée : $1 \text{ mg Chla} \cdot \text{m}^{-2}$). En fait, comme les diatomées disparaissent rapidement, leur quantité intégrée dans le temps et dans l'espace sur l'ensemble de la campagne est faible par rapport aux autres compartiments qui sont présents jusqu'à la fin de la campagne. Ainsi, une petite variation sur la biomasse intégrée en début de campagne apparaîtra comme un fort pourcentage de variation si l'on considère la biomasse intégrée sur l'ensemble de la campagne.

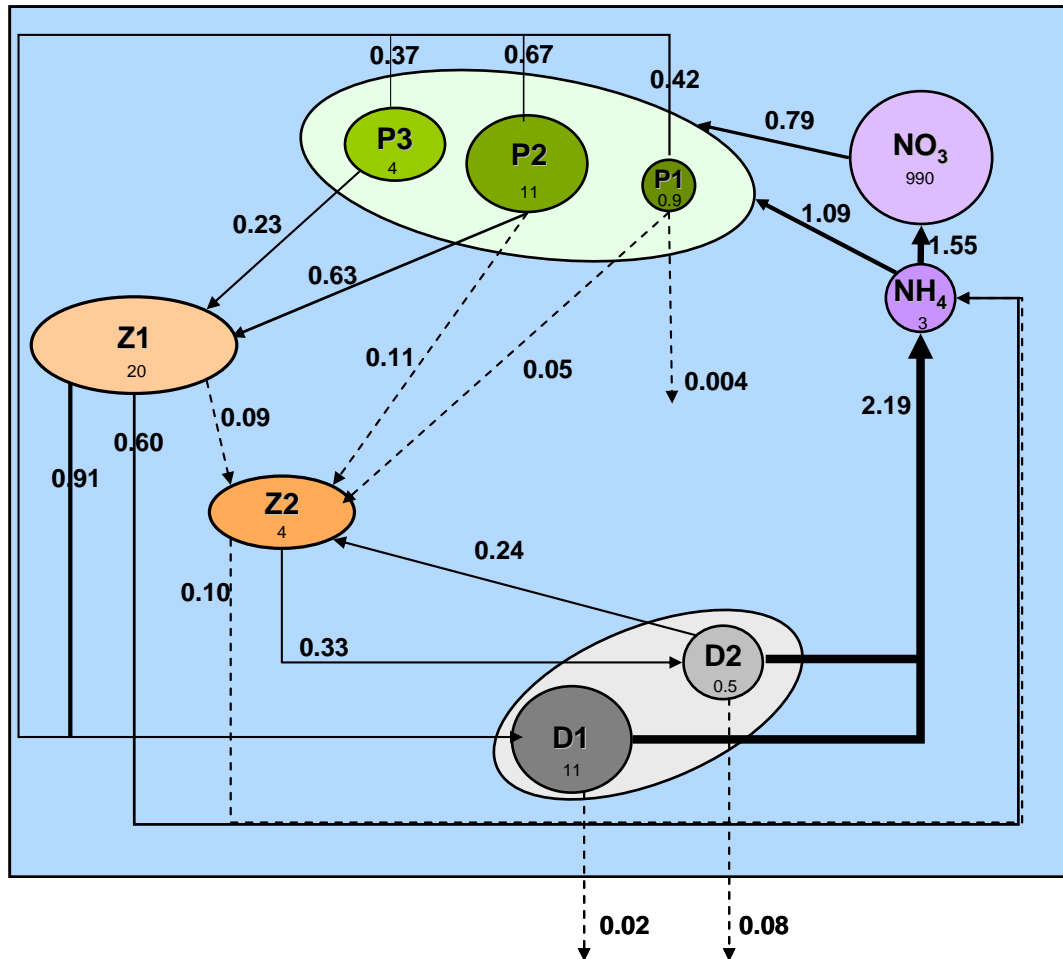


Fig 6.10 : Représentation schématique des flux d'azote moyens entre les différentes variables du réseau trophique simulé avec le modèle IDA. Les valeurs sont intégrées sur 0-200m. Les concentrations sont en mmol N.m^{-2} et les flux en $\text{mmol N.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$.

6.3 Etude des flux de matière dans l'écosystème

Pour décrire le fonctionnement de l'écosystème au cours du mois de campagne, nous avons représenté la valeur moyenne des flux de matière entre les différentes variables (Fig 6.10). Dans le but d'évaluer la stabilité des échanges entre les variables pendant cette période, nous avons aussi comparé les flux en début de campagne (flux moyens des trois premiers jours) avec ceux de la fin de campagne (flux moyens des trois derniers jours) (Fig 6.11 et 6.12). Nous avons choisi le modèle IDA qui représente le mieux l'écosystème observé pour faire cette analyse.

6.3.1. Flux moyens sur l'ensemble de la campagne

Sur l'image moyenne de la circulation de la matière, on constate que le flux moyen représentant l'assimilation des nitrates par le phytoplancton est inférieur à celui de l'ammonium ($0,79$ contre $1,09 \text{ mmolN.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$), indiquant que la production primaire est plus de la production de régénération que de la production nouvelle (Fig 6.10).

On constate aussi que les ciliés ingèrent plus de phytoplancton que les copépodes (ingestion de phytoplancton P2 et P3 par les ciliés : $0,86 \text{ mmolN.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$; ingestion de phytoplancton P1 et P2 par les copépodes : $0,16 \text{ mmolN.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$). Ces valeurs mettent en évidence le rôle important des ciliés dans l'écosystème que nous étudions.

Les copépodes ingèrent autant de détritus que de phytoplancton et de ciliés réunis ($0,24$ et $0,25 \text{ mmol N.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$). En effet, les copépodes sont capables de se nourrir d'agrégats organiques et de leurs propres pelotes fécales. Selon Turner (2002), la majorité des pelotes fécales du microzooplancton et du mesozoplancton sont recyclées dans la couche de surface par coprophagie et fragmentation. En effet, la ressource en cellules phytoplanctoniques est souvent insuffisante pour compenser les pertes par excrétion et mortalité.

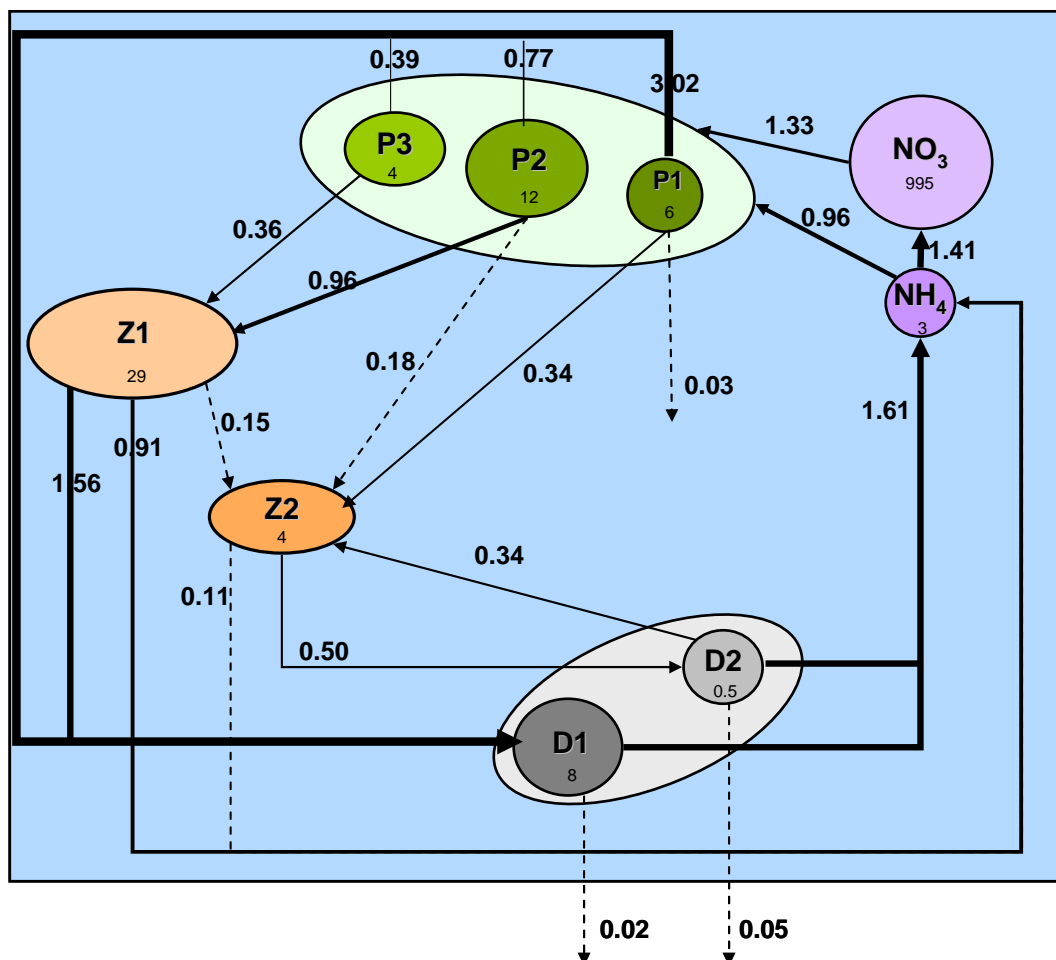


Fig 6.11 : Représentation schématique des flux d'azote au début de la campagne entre les différentes variables du réseau trophique simulé avec le modèle IDA. Les valeurs sont intégrées sur 0-200m. Les concentrations sont en mmol N.m⁻² et les flux en mmol N .m⁻².j⁻¹.

Les flux engendrés par l'excrétion, la mortalité et les pelotes fécales sont plus importants chez les ciliés que chez les copépodes. Ces flux alimentent directement ou indirectement le compartiment d'ammonium et sont donc à la base de la production de régénération. Il faut rappeler que la reminéralisation est ici conçue comme un mécanisme simple qui suppose que l'activité bactéries n'est pas limitée par le phosphore et est proportionnelle à la masse de détritus disponible.

La biomasse des petits détritus est vingt deux fois plus élevée que celle des grands détritus et pourtant ils exportent quatre fois moins d'azote en profondeur. En fait, ceci est dû à la différence de vitesse de sédimentation entre les petits détritus ($1,5 \text{ m.j}^{-1}$) et les grands (70 m.j^{-1}). Les petits détritus qui comportent implicitement ici la matière organique dissoute, sont en grande partie reminéralisés alors que les grands détritus participent plus à l'export en profondeur. La forte concentration en petits détritus explique d'ailleurs le flux important de reminéralisation qui alimente le compartiment « ammonium » ($2,19 \text{ mmol N.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$).

En faisant la somme de la sédimentation des diatomées, des petits détritus et des grands détritus, nous obtenons un flux d'exportation moyen de $0,104 \text{ mmol N.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$.

6.3.2. Comparaison des flux au début et à la fin de la campagne

Au début de la campagne (mi-septembre) :

Au début de la campagne, la présence du maximum profond de diatomées (P1) influence beaucoup la structure du réseau trophique (Fig 6.11). L'assimilation des nitrates par le phytoplancton est supérieure à celle de l'ammonium, indiquant une contribution plus forte de la production nouvelle par rapport à la production de régénération. En fait, ce sont les diatomées qui assimilent préférentiellement les nitrates. Comme elles sont en concentration importante au début de la campagne, elles sont responsables de l'augmentation de ce flux.

La mortalité importante des diatomées induit un flux vers les détritus (D1) de $3,02 \text{ mmol N.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, ce qui représente le flux le plus important du réseau trophique simulé.

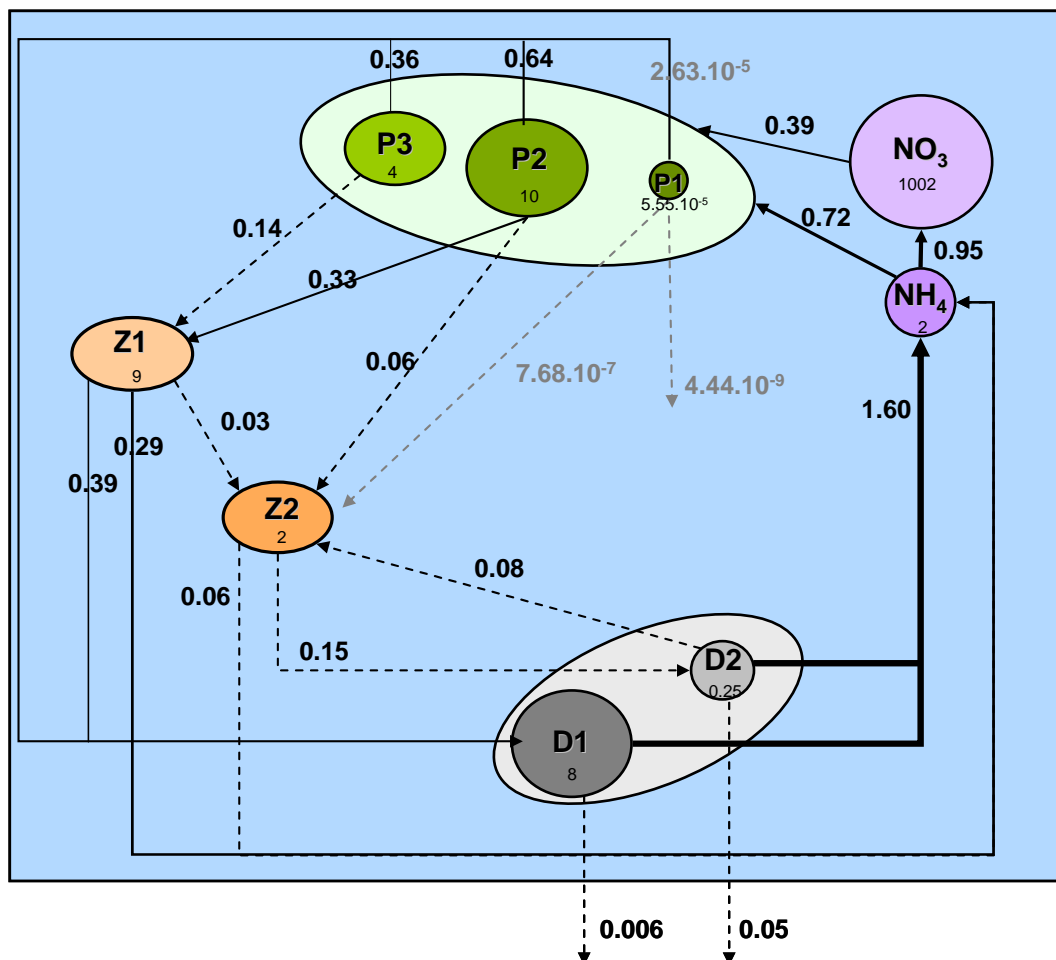


Fig 6.12 : Représentation schématique des flux d'azote entre les différentes variables du réseau trophique simulé avec le modèle IDA à la fin de la campagne. Les valeurs sont intégrées sur 0-200m. Les concentrations sont en $\text{mmol N} \cdot \text{m}^{-2}$ et les flux en $\text{mmol N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$.

L'ingestion des diatomées par les copépodes (Z2) à cette époque est très supérieure à la moyenne sur un mois ($0,34 \text{ mmol N.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ au lieu de $0,05$). Au début de la campagne, les copépodes ingèrent deux fois moins de détritus que de phytoplancton et de ciliés.

Tous les autres flux entre variables sont du même ordre de grandeur que ceux moyennés sur l'ensemble de la campagne.

Le flux total exporté en profondeur, de $0,10 \text{ mmol N.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, est légèrement inférieur au flux moyen. Par contre, la contribution des diatomées par sédimentation à ce flux est dix fois plus élevée et celle des grands détritus légèrement plus faible par rapport aux flux moyennés sur l'ensemble de la campagne.

En fin de campagne (mi octobre) :

En fin de campagne (Fig 6.12), la situation trophique est très différente. Le pool de nitrates dans la couche 0-200m est plus important qu'au début de la campagne. La comparaison de l'assimilation des nitrates et de l'ammonium nous indique que la production de régénération domine. La concentration de diatomées est pratiquement nulle. Par contre, les compartiments P2 et P3 conservent la même biomasse.

Les concentrations en ciliés (Z1) et en copépodes (Z2) ont diminué, entraînant ainsi une diminution de tous les flux de broutage. Cependant, le broutage du nanophytoplancton (P2) par les ciliés reste le plus important. Comme dans l'image moyenne, les copépodes ingèrent autant de détritus que de phytoplancton et de ciliés réunis.

Les autres flux entre variables sont légèrement inférieurs à ceux observés en début de campagne, mais restent du même ordre de grandeur.

La concentration en gros détritus (D2) est deux fois moins forte qu'en début de campagne. La sédimentation des diatomées est presque nulle. De ce fait, le flux exporté est deux fois moins fort ($0,056 \text{ mmolN.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) que dans l'image moyenne de la campagne.

6.4 Analyse des mécanismes physiques et biologiques dans chacun des modèles

Nous cherchions à connaître l'effet des deux méthodes d'assimilation de données sur les différents processus biologiques modélisés. Nous avons donc décomposé les équations différentielles de chaque variable afin de représenter l'évolution temporelle de chaque processus biologique dans chacun des trois modèles : modèle de base, modèle « relaxation » et modèle IDA.

6.4.1. Effet de la structure physique des modèles sur les mécanismes biologiques du phytoplancton

Les processus biologiques qui agissent sur l'évolution temporelle de la biomasse du phytoplancton sont : la croissance, la mortalité et le broutage (Fig 6.13). Nous avons moyenné ces termes sur 24h afin de ne pas représenter les variations diurnes.

Croissance

Pour le compartiment P1 (diatomées), la croissance est quasiment la même dans le modèle de base que dans le modèle relaxation alors qu'elle décroît plus rapidement dans le modèle IDA. Ce phénomène s'explique par le fait que dans le modèle IDA, les diatomées « sédimentent » plus rapidement que dans les autres modèles car à la profondeur où elles se développent, la vitesse verticale introduite dans le modèle est négative. En descendant plus vite en profondeur, elles sont plus vite limitées par la lumière et leur croissance diminue donc plus rapidement.

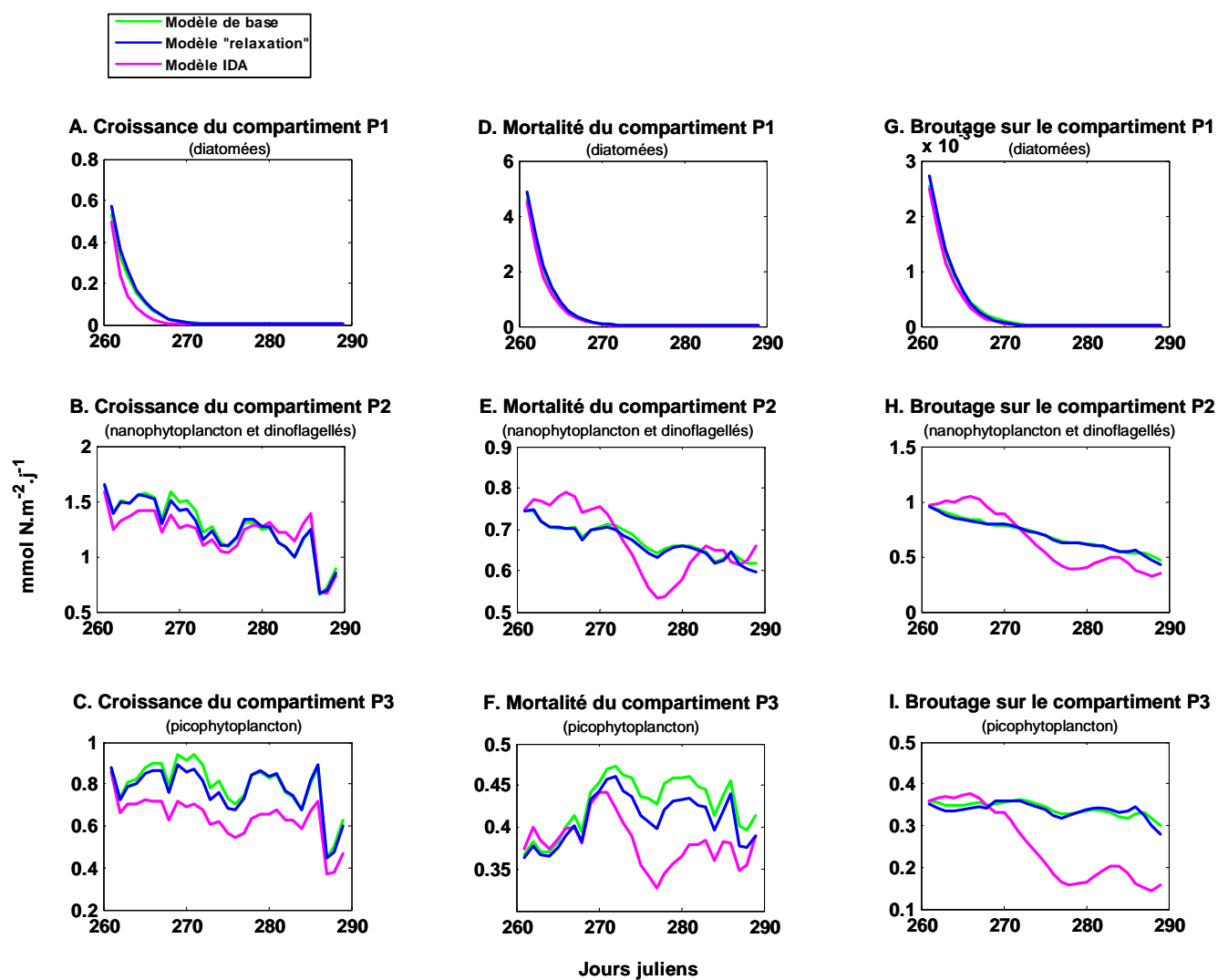


Fig 6.13 : Evolution temporelle des différents processus biologiques du phytoplancton dans les différents modèles : modèle de base (vert), modèle « relaxation » (bleu) et modèle IDA (rose). Les valeurs sont moyennées sur 24h afin de ne pas représenter les variations diurnes.

Pour le compartiment P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés) et P3 (picophytoplancton), la tendance générale de la croissance tout au long du mois est une diminution. A l'époque de l'année où a eu lieu la campagne, l'énergie lumineuse décroît progressivement, la croissance du phytoplancton est donc de plus en plus limitée par la lumière. Dans le modèle de base et le modèle « relaxation », l'évolution temporelle des taux de croissance est vraiment semblable. Par contre, avec le modèle IDA, la croissance est globalement moins importante. On peut aussi noter une forte diminution du taux de croissance pour tous les modèles le jour 287. Ce jour là, le temps a été couvert toute la journée et l'énergie lumineuse très faible. Tous les modèles réagissent très rapidement à ce phénomène qui n'a duré que 24h.

Mortalité

Pour P1, la mortalité a la même allure dans tous les modèles et il a une valeur très forte car la mortalité des diatomées a volontairement été choisie très forte afin de reproduire le fait que les diatomées étaient sénescents.

Pour P2, l'évolution temporelle de la mortalité a la même allure dans le modèle de base et le modèle « relaxation ». Dans le modèle IDA, elle est supérieure au début de la campagne, puis elle est inférieure. Dans les différents modèles, la mortalité du phytoplancton est fonction de la quantité de sels nutritifs disponibles. Dans le modèle IDA, la profondeur où se trouve P2 varie plus que dans les autres modèles, ce qui explique ces variations plus importantes de la mortalité.

Pour P3, l'évolution temporelle de la mortalité est similaire dans les trois modèles au début de la campagne, puis elle est elle aussi inférieure avec les modèle IDA.

Broutage

Le broutage sur le compartiment P1 diminue très rapidement car la biomasse de diatomées disparaît aussi très rapidement.

Sur les compartiments P2 et P3, le broutage a la même évolution temporelle avec le modèle de base et le modèle « relaxation ». Avec le modèle IDA, le broutage sur ces compartiments est supérieur aux autres modèles en début de campagne, puis il est inférieur. En fait, ces deux compartiments sont tous deux broutés par les ciliés. Or, pendant la seconde partie de la campagne, la biomasse en ciliés simulée avec le modèle IDA est inférieure à celle simulée avec les deux autres modèles. La pression de broutage est donc moins importante.

6.4.2. Effet de la structure physique des modèles sur les mécanismes biologiques du zooplancton

Les processus biologiques qui agissent sur l'évolution temporelle de la biomasse des deux compartiments zooplanctoniques sont : l'ingestion, la mortalité et l'excrétion (Fig 6.14). Pour les ciliés, il faut aussi rajouter le broutage par les copépodes. Comme pour le phytoplancton, nous avons moyenné tous les termes sur 24h afin de ne pas représenter les variations diurnes.

Ingestion

Pour le compartiment Z1 (ciliés), la tendance générale de l'ingestion diminue tout au long du mois de campagne. Elle a la même allure avec le modèle de base et le modèle « relaxation ». En revanche, elle varie plus avec le modèle IDA : elle est supérieure à sa valeur dans les autres modèles jusqu'au jour 270, puis elle est inférieure.

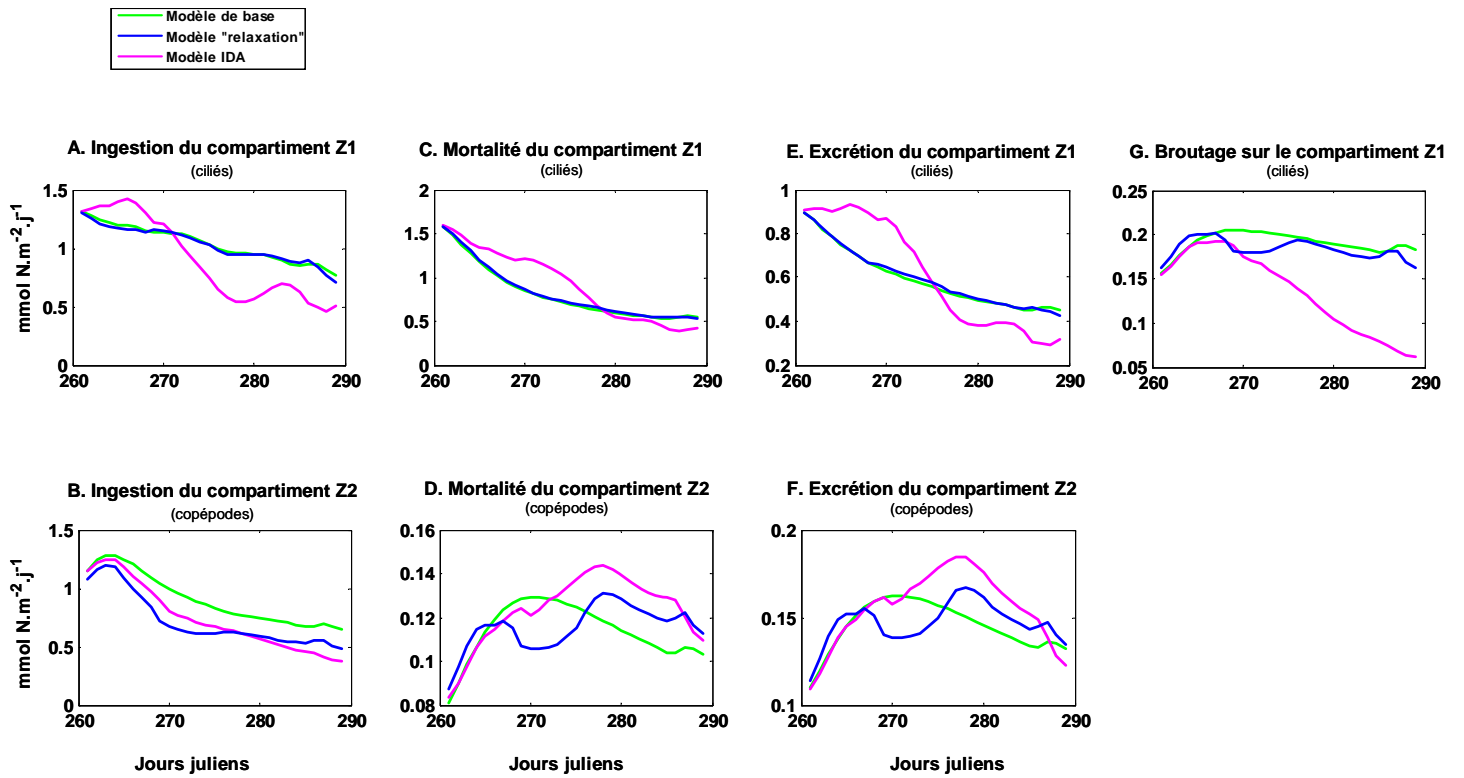


Fig 6.14 : Evolution temporelle des différents processus biologiques du zooplancton dans les différents modèles : modèle de base (vert), modèle « relaxation » (bleu) et modèle IDA (rose). Les valeurs sont moyennées sur 24h afin de ne pas représenter les variations diurnes.

Pour le compartiment Z2 (copépodes), l'ingestion a la même allure avec les trois modèles : elle augmente jusqu'au jour 263 puis diminue jusqu'à la fin de la campagne. Elle est très légèrement supérieure avec le modèle de base qu'avec les deux autres modèles. En effet, les copépodes ont légèrement plus de nourriture disponible (diatomées, nanophytoplancton, dinoflagellés, ciliés et détritus) avec le modèle de base qu'avec les autres modèles.

Mortalité

Pour Z1, la mortalité a la même évolution avec le modèle de base et le modèle « relaxation » : elle diminue rapidement jusqu'au jour 270, puis la diminution est plus lente. Avec le modèle IDA, la mortalité est largement supérieure jusqu'au jour 277, puis elle est quasiment égale à ce qu'elle était avec les deux autres modèles. Dans les trois modèles, la mortalité est fonction de la quantité de nourriture disponible. Les ciliés ingèrent les compartiments P2 et P3. Pendant la première partie de la campagne, dans le modèle IDA, la biomasse en P2 et P3 est légèrement inférieure à celle simulée dans les autres modèles ; ce qui explique une mortalité plus forte des ciliés sur cette période.

Pour Z2, la mortalité a la même allure dans les trois modèles au début de la campagne. Par contre, pendant la seconde partie de la campagne, la mortalité des copépodes est supérieure avec le modèle IDA qu'avec les deux autres modèles, indiquant une limitation plus importante par la nourriture disponible.

Excrétion

L'excrétion du compartiment Z1 diminue tout au long de la campagne avec les trois modèles. Avec le modèle IDA, elle reste plus forte que dans les autres modèles jusqu'au jour 275, puis elle devient plus faible. Pendant la première partie de la campagne, la biomasse de ciliés est plus importante avec le modèle IDA qu'avec les deux autres modèles, la quantité d'azote excrétée est donc plus importante. Pendant la seconde partie de la campagne, c'est le contraire, le modèle IDA simule une concentration en ciliés plus faible que les autres modèles, ainsi, la quantité d'azote excrétée est plus faible.

L'excrétion du compartiment Z2 augmente au début de la campagne dans les trois modèles. Elle atteint son maximum au jour 270 avec le modèle de base et au jour 278 avec les deux autres modèles. Ensuite, l'excrétion re-diminue. En fait, pour chacun des modèles, le maximum d'excrétion est atteint au moment du maximum de biomasse de copépodes.

Broutage des ciliés par les copépodes

Le broutage des ciliés par les copépodes est quasiment constant avec le modèle de base et avec le modèle « relaxation ». En revanche, avec le modèle IDA, il diminue à partir du jour 270 ; c'est le moment à partir duquel la biomasse de ciliés commence à diminuer dans le modèle IDA.

6.4.3. Bilan des termes physiques et biologiques dans les deux modèles avec assimilation de données

L'analyse précédente a montré que les termes ajoutés dans la partie physique du modèle lors de l'assimilation de données (soit par relaxation, soit par la méthode IDA) avaient une influence sur l'évolution temporelle des processus biologiques de toutes les variables. Nous avons donc voulu savoir quelle était la contribution relative des termes physiques et biologiques dans chacun des modèles assimilés. Pour cela, nous avons fait le bilan des termes physiques et biologiques dans les modèles assimilés (Fig 6.15).

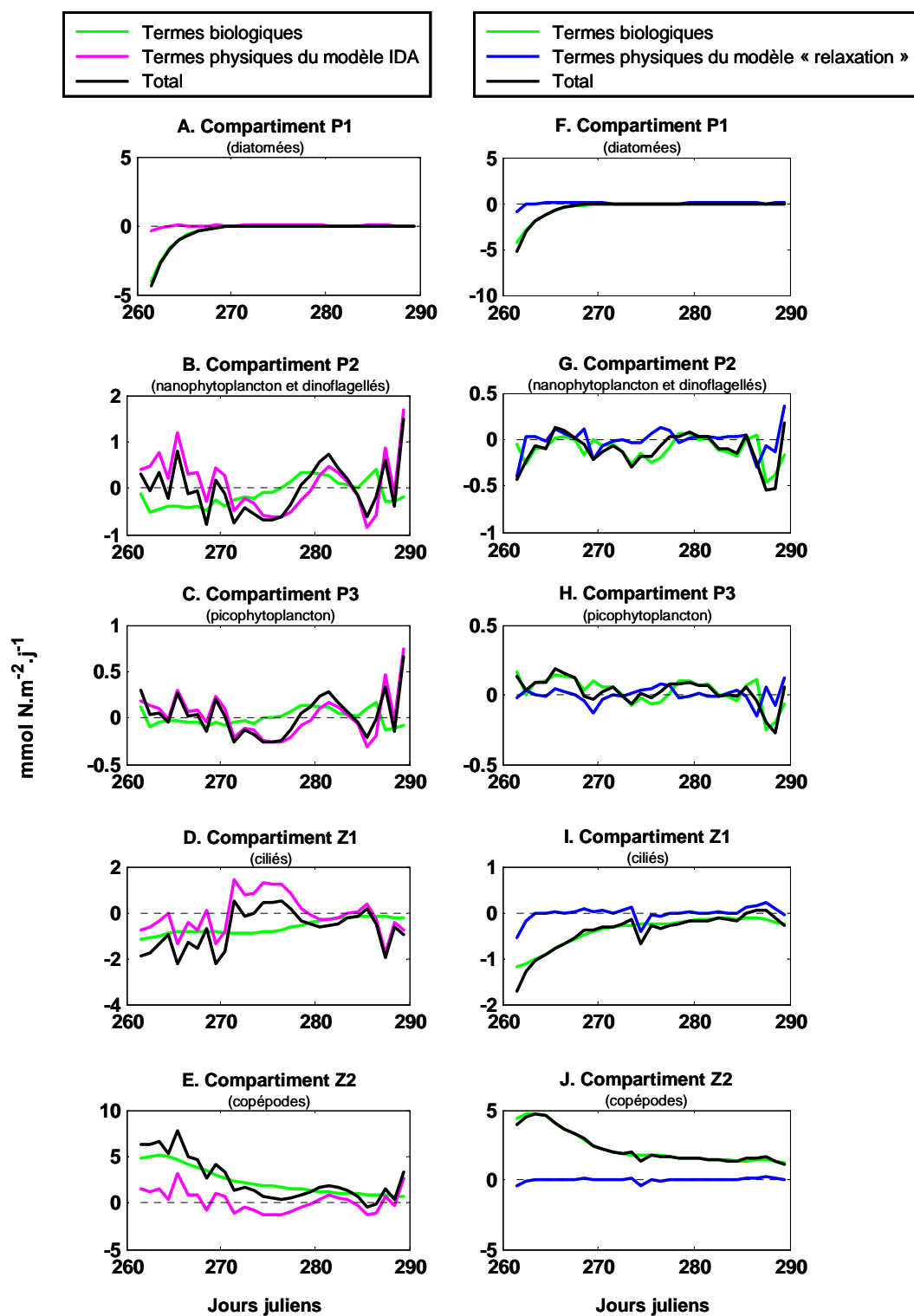


Fig 6.15 : Evolution temporelle des bilans des termes physiques et biologiques pour chaque variable biologique pour le modèle IDA (A à E) et pour le modèle « relaxation » (F à J). Les bilans sont moyennés sur 24h afin de ne pas représenter les variations diurnes.

Bilan des termes physiques et biologiques avec le modèle IDA

Pour le compartiment P1 (diatomées), le bilan total des termes est quasiment superposé au bilan des termes biologiques, indiquant que l'évolution temporelle des diatomées dans ce modèle ne dépend quasiment que de la biologie. En fait, ce compartiment est un peu particulier car nous avons utilisé un taux de mortalité exceptionnellement fort ($0,5 \text{ j}^{-1}$) afin de rendre compte de l'état physiologique des diatomées observées (phase sénescence). Il est donc normal que l'évolution des diatomées dépende plus des termes biologiques que des termes physiques. Pour les compartiments P2 (nanophytoplancton et dinoflagellés) et P3 (picophytoplancton), le bilan total suit quasiment le bilan des termes physiques, indiquant que l'évolution de ces variables dépend essentiellement de la physique dans le modèle IDA. Pour Z1 (ciliés), les termes physiques et biologiques contribuent à part égale au bilan total. Pour Z2 (copépodes), le bilan total suit quasiment le bilan des termes biologiques, indiquant que pour les copépodes, les processus biologiques dominent.

Bilan des termes physiques et biologiques avec le modèle « relaxation »

Avec le modèle « relaxation », le bilan total, pour chaque variable, suit le bilan des termes biologiques, indiquant qu'avec ce modèle, les termes physiques sont moins influents qu'avec le modèle IDA.

Conclusion

Les contributions relatives des termes physiques et biologiques sont différentes dans les modèles « relaxation » et IDA. Dans le premier, la biologie l'emporte sur la physique. Dans le second, excepté pour les diatomées qui ont une évolution particulière, on remarque que la physique a une influence prépondérante sur les deux autres classes de phytoplancton, mais qu'elle est de moins en moins importante au fur et à mesure que l'on monte dans la chaîne trophique.

Conclusions - Perspectives

Conclusions - Perspectives

L'objectif de cette étude de modélisation était de construire un outil qui aide l'interprétation de la dynamique de l'écosystème pélagique de la mer Ligure, observé, à courte échelle de temps, pendant la campagne pluridisciplinaire DYNAPROC 2. Nous disposions d'une rare série de mesures à haute fréquence pour la transition saisonnière entre l'oligotrophie estivale et la mésotrophie automnale observée. Nous avons donc développé un modèle dont l'échelle de temps était adaptée à l'échelle des observations, c'est à dire allant du jour à quelques mois. Nous avons utilisé comme forçage, les mesures à haute fréquence d'éclairement et de météorologie (une donnée par heure). De plus, nous avons simulé les processus biologiques qui varient à l'échelle de la journée : croissance du phytoplancton en fonction du cycle jour/nuit et migration verticale nycthémérale du zooplancton.

La première originalité de cette étude est donc de simuler l'écosystème au large de la mer Ligure pendant la transition saisonnière été-automne avec un modèle dont l'ajustement est contraint par des observations à courte échelle de temps.

La série de mesures de la campagne DYNAPROC 2 ayant été effectuée en un point fixe, nous avons utilisé un modèle unidimensionnel sur la verticale. Cette stratégie d'observation s'appuie sur l'hypothèse d'une relative homogénéité de l'eau du centre la mer Ligure et de son contraste avec l'eau côtière. Afin de simuler l'évolution temporelle du réseau trophique pélagique, il était aussi nécessaire de prendre en compte l'environnement hydrologique dans lequel vivent les organismes. Nous avons donc utilisé un modèle couplé physique-biologie.

Nous avons choisi d'utiliser le modèle physique de Gaspar et al. (1990) car ce modèle unidimensionnel de la couche de mélange a montré sa validité dans de nombreuses études de modélisation (Antoine et Morel, 1995 ; Levy et al., 1998a ; Mémery et al., 2002 ; Faugeras et al., 2003, 2004). De plus, Chifflet et al. (2001) l'avaient déjà utilisé dans la même zone géographique pour la première campagne DYNAPROC et y avaient inclus l'advection verticale par pompage d'Ekman. Pendant DYNAPROC 2, deux intrusions d'eau dessalée ont traversé la zone de mesure.

Ces masses d'eau ont une origine côtière (Andersen et al., 2008) et se sont retrouvées dans la zone centrale de la mer Ligure en traversant le front par un phénomène d'instabilité barocline. Ces intrusions révèlent de l'advection horizontale pendant la campagne. Ce phénomène a modifié la profondeur des isopycnes, l'épaisseur de la couche entre deux isolignes de densité devenant plus importante dans les intrusions d'eau dessalée qu'en dehors. Le modèle de base ne pouvant pas reproduire ce phénomène, nous avons utilisé deux techniques d'assimilation de données pour en tenir compte: la méthode de "relaxation" et la méthode IDA. La première est une méthode classique, alors que la seconde est originale. Elle permet de tenir compte des observations du champ de densité pour traduire, dans le modèle, le phénomène sous forme d'un flux vertical. Les résultats ont montré que cette nouvelle méthode d'assimilation de données permettait d'améliorer les simulations de base. Afin de vérifier ses performances, cette nouvelle méthode a été comparée à la méthode d'assimilation de données utilisée de façon satisfaisante pour DYNAPROC 1 (Chifflet et al., 2001).

L'assimilation du champ de densité par la méthode IDA que nous avons mise au point, permet de représenter de façon satisfaisante les variations en profondeur de la plupart des variables chimiques et biologiques.

Nous avons comparé les différents modèles à l'aide du diagramme de Taylor (Taylor et al., 2001). Cette méthode présente l'avantage de combiner trois méthodes statistiques de comparaison modèle/mesures : l'erreur quadratique, le coefficient de corrélation et l'écart type. De nombreuses études de modélisation du climat l'utilisent, mais dans le domaine de l'océanographie. Seulement quelques études de la modélisation des écosystèmes marins utilisant le diagramme de Taylor ont été publiées.

Le diagramme de Taylor nous a permis de comparer l'ajustement des différentes variables d'état du modèle aux observations, ainsi que de mettre en évidence les performances relatives des trois modèles. Nous avons constaté que le modèle IDA était le plus performant.

Le modèle biologique que nous avons utilisé est basé sur celui de Chifflet et al. (2001) auquel nous avons dû rajouter deux variables d'état supplémentaires (le phosphate et les ciliés). Cette structure qui découle de la description simplifiée de l'écosystème pélagique par des variables globales tient compte de celles qui sont apparues comme les plus importantes dans la série d'observations. Nous avons introduit dans le modèle, un mécanisme simple pour représenter la migration verticale nyctémérale du zooplancton. Certains auteurs avaient déjà introduit ce phénomène dans leur modèle, mais de façon différente. Par exemple Tian et al. (2004) avaient choisi de représenter le déplacement vertical des organismes zooplanctoniques au prix d'une augmentation de la complexité des équations. Devey (2004) avait au contraire utilisé une méthode trop simple pour en tenir compte. En effet, elle imposait une variation du taux maximal d'ingestion du zooplancton. Notre approche, qui consiste à faire varier la biomasse zooplanctonique en fonction de l'heure, se situe donc entre ces deux extrêmes.

La représentation de la migration zooplanctonique dans la couche 0-200m par augmentation périodique de la biomasse permet de prendre en compte l'augmentation périodique de tous les mécanismes liés au zooplancton (broutage, excrétion, égestion et mortalité), tout en restant très simple.

Nous avons pris soin, d'une part, de tenir compte des observations de terrain qui ont guidé l'ajustement du modèle aux données et, d'autre part, de faire une étude de sensibilité afin d'identifier les mécanismes et les coefficients auxquels le modèle est le plus sensible. Arhonditsis et Brett (2004) ont analysé 153 modèles de 1990 à 2002 et ont calculé que seulement 27,5 % d'entre eux avaient effectué une analyse de sensibilité. De plus, nous avons utilisé le diagramme de Taylor afin de quantifier statistiquement l'écart entre les différents modèles et les observations. Toujours selon Arhonditsis et Brett (2004), seulement 30,1 % des études quantifient statistiquement l'ajustement entre le modèle et les mesures.

L'analyse des flux d'azote au sein du réseau trophique simulé a permis de mettre en évidence les variables clés (à l'échelle de notre étude) ainsi que les flux principaux pendant la transition été-automne, au large de la mer Ligure. La plupart des modèles simulent l'évolution de l'écosystème sur une ou plusieurs années et sont utilisés finalement pour déterminer les flux moyens sur l'année (Fasham et al., 1990 ; Dadou et al., 2001 ; Lancelot et al., 2005) ou sur une saison (Koné, 2006). Dans notre étude, nous avons mis en évidence l'importance de la production de régénération à cette époque de l'année, ainsi que le rôle central joué par le microzooplancton, aussi bien au niveau du broutage que de l'excrétion. Par ailleurs, nous avons aussi pu constater qu'un bloom de diatomées se produisant en été pouvait totalement changer l'importance relative des différents flux au sein du réseau trophique. En effet, la présence de diatomées favorise la production nouvelle, ainsi que les copépodes alors que la production de régénération ainsi que les ciliés sont favorisés lorsque le nano- et le picophytoplancton dominant. La mission DYNAPROC 2 a débuté trop tard pour étudier complètement ce phénomène.

Notre étude de modélisation nous a permis de déterminer l'évolution des flux journaliers pendant la transition été-automne dans la zone centrale de la mer Ligure.

L'étude de la contribution relative des termes physiques et biologiques à l'évolution de système pélagique a montré que dans le modèle "relaxation", les termes biologiques étaient prépondérants. Chifflet et al. (2001) avaient trouvé les mêmes résultats avec cette méthode d'assimilation de données. Par contre, avec le modèle IDA, les termes physiques dominent sur l'évolution des compartiments P2 et P3. Comme nous avons vu que celui-ci présentait de meilleures performances que le modèle "relaxation", nous pouvons donc penser qu'il reflète mieux les contributions réelles de la physique et de la biologie sur le système étudié.

L'importance relative, à cette époque de l'année, des mécanismes physiques et biologiques a été mise en évidence pour chacune des variables d'état grâce au modèle.

L'analyse des anomalies entre le modèle IDA et les mesures a permis de faire ressortir les points faibles de notre analyse. En effet, les principales différences entre le modèle et les mesures peuvent être regroupées en trois catégories :

- (1) Les anomalies qui semblent trouver leur justification dans les limites liées à la partie physique du modèle, même après l'assimilation de données. Dans cette catégorie, nous pouvons classer toutes les anomalies de la profondeur des gradients simulés (thermocline, pycnocline, nitracline et phosphacline).
- (2) Les anomalies qui se situent au niveau de la première intrusion d'eau dessalée (aucune anomalie importante n'ayant été relevée lors de la seconde intrusion). Cette catégorie d'anomalies ne doit pas être considérée comme des erreurs du modèle, mais plutôt comme un moyen de caractériser les propriétés de la masse d'eau dessalée. En effet, les résultats du chapitre 6.1 ont montré que cette masse d'eau était plus riche en phytoplancton que la masse d'eau environnante (augmentation de 0,2 à 0,4 $\mu\text{g.Chla.L}^{-1}$ pour le nanophytoplancton et les dinoflagellés et de 0,1 à 0,2 $\mu\text{g.Chla.L}^{-1}$ pour le picophytoplancton). De plus, elle contenait aussi plus de copépodes (entre 1 et 2,5 g.m^{-2} supplémentaire la nuit et entre 0,5 et 1 g.m^{-2} le jour).

Les anomalies entre le modèle IDA et les mesures nous ont donc permis de caractériser les propriétés de la masse d'eau dessalée.

- (3) Les anomalies qui semblent être liées à une représentation trop simple du réseau trophique. Cette catégorie ne contient en fait que la différence observée entre le modèle et les mesures de ciliés pendant la seconde partie de la campagne. Comme nous l'avons expliqué dans le chapitre 4, nous pensons qu'un autre système, dans lequel le réseau microbien est dominant, a pu se développer dans la couche de surface isolée de la couche profonde par la pycnocline. Nous pouvons faire l'hypothèse que les ciliés se sont fortement développés en surface en se nourrissant d'une catégorie d'organismes qui n'est pas représentée dans le modèle.

S'il n'est pas souhaitable de concevoir d'emblée un modèle comportant un grand nombre de variables, sans avoir un ensemble important de données auquel confronter le modèle, il est possible d'améliorer, d'optimiser le modèle après avoir suivi notre démarche. En effet, la réduction pas à pas des divergences entre simulations et observations que nous avons faite, permet d'identifier les périodes ou les lieux pour lesquels il est nécessaire de faire

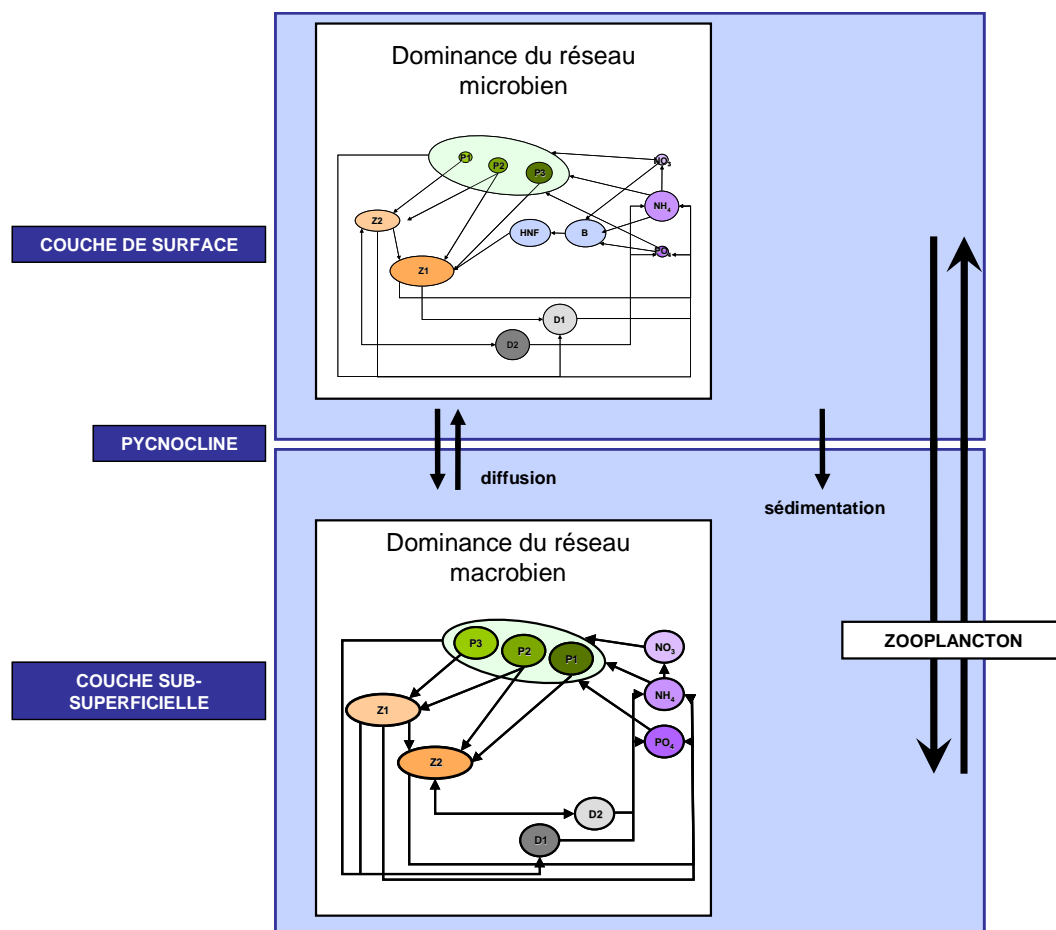


Fig 7.1 : Proposition de nouveau schéma conceptuel par couplage d'un modèle où le réseau trophique microbien domine en surface et modèle où le réseau trophique macrobien domine sous la pycnocline.

apparaître de nouvelles propriétés. En conséquence, cette approche permet de compléter la description des fonctions de base, physiologiques ou hydrodynamiques ou d'ajouter de nouvelles variables apportant les propriétés qui font défaut.

Le fort développement de ciliés entre 0 et 30m pendant la seconde partie de la campagne nous laisse penser qu'un système particulier s'est développé en surface. Ce système pourrait être basé sur les organismes de petite taille tels que les nanoflagellés hétérotrophes et les ciliés (boucle microbienne). Pour tester cette hypothèse, nous proposons de coupler deux modèles : un modèle de réseau trophique microbien pour la couche de surface, comme par exemple celui de Tanaka et al., (2005) et un modèle de réseau trophique macrobien pour la couche sub-superficielle (Fig 7.1). Les deux couches sont isolées l'une de l'autre par la pycnocline, mais quelques échanges se font tout de même par des processus physiques (advection, diffusion et sédimentation), ainsi que par la migration verticale du zooplancton. En effet, les données du BIONESS ont montré que pendant DYNAPROC 2, certains organismes migrants pouvaient monter jusqu'à la surface la nuit au lieu de s'arrêter au niveau du maximum de Chlorophylle *a*.

A l'échelle annuelle, les modèles 1D classiques, sans assimilation de données, simulent correctement la dynamique de l'écosystème au large de la mer Ligure (Lacroix et Nival, 1998 ; Mémery et al., 2002 ; Raick et al., 2005). Que ce soit pour DYNAPROC 1 ou pour DYNAPROC 2, le modèle 1D sans assimilation de données s'est montré incapable de simuler les variations observées. Le point commun de ces deux campagnes réside dans les prélèvements à courte échelle de temps. Cela laisse donc penser qu'à l'échelle où nous travaillons, il semble impossible qu'un modèle 1D présente de bons résultats sans passer par l'assimilation de données. En effet, une acquisition mensuelle de données aurait masqué la plupart des phénomènes observés pendant DYNAPROC 1 (effet du vent et du pompage d'Ekman) et DYNAPROC 2 (intrusions d'eau dessalées). Afin de vérifier cela, de nouvelles données à courte échelle de temps sont nécessaires.

Nous avons montré que la méthode d'assimilation de données que nous avons développée (méthode IDA) présentait de meilleurs résultats que les autres modèles sur l'écosystème étudié. Il serait donc très intéressant de pouvoir tester cette méthode à un autre

jeu de données. En effet, pour qu'une méthode soit adoptée, il faut qu'elle soit généralisable. En fait, la méthode IDA pourrait s'appliquer à chaque fois que les modèles 1D ne peuvent pas représenter correctement le champ de densité mesuré à cause de phénomènes 3D qui se déroulent à plus grande échelle.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Albérola, C., Millot, C., Font, J.: On the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern current during the PRIMO-0 experiment in the Western Mediterranean Sea, *Oceanol. Acta*, 18, 2, 163-192, 1995.
- Allen, J. I., Holt, J. T., Blackford, J., Proctor, R.: Error quantification of a high-resolution coupled hydrodynamic-ecosystem coastal-ocean model: Part 2. Chlorophyll-a, nutrients and SPM, *J. mar. Systems*, 68, 381-404, 2007.
- Andersen, V., Nival, P., Harris, R.P.: Modelling of a planktonic ecosystem in an enclosed water column, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 67, 407-430, 1987.
- Andersen, V., Nival, P.: A pelagic ecosystem model simulating production and sedimentation of biogenic particles: role of salps and copepods, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44, 37-50, 1988.
- Andersen, V., Nival, P.: Modelling of phytoplankton population dynamics in an enclosed water column, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 69, 625-646, 1989.
- Andersen, V., Rassoulzadegan, F.: Modèle vertical de l'écosystème pélagique marin. Réseau microbien et sédimentation des particules biogéniques, *J. Rech. Océanogr.*, 16, 1-2, 16-22, 1991.
- Andersen, V., Prieur, L.: One-month study in the open NW Mediterranean Sea (DYNAPROC experiment, May 1995): overview of the hydrobiogeochemical structures and effects of wind events, *Deep-Sea Res. I*, 47, 397-422, 2000.
- Andersen, V., Nival, P., Caparroy, P. and Gubanova, A.: Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 1 - Abundance and specific composition, *J. Plankton Res.*, 23, 3, 227-242, 2001a.
- Andersen, V., Gubanova, A., Nival, P. and Ruellet, T.: Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 2 - Vertical distributions and migrations, *J. Plankton Res.*, 23, 3, 243-261, 2001b.
- Andersen, V., Prieur, L., and Goutx, M.: Hydrology, biology and biogeochemistry during autumn transition period (Sept. 14–Oct. 17), at a central point in the Ligurian sea, NW Mediterranean: overview of the DYNAPROC2 (DYNAMics of the rapid PROCesses) study, *Biogeosciences Discuss.*, to be submitted, 2008.
- Anderson, T. R. Plankton functional type modelling: running before we can walk? *J. Plankton Res.*, 27, 1073-1081, 2005.

- Anderson, T. R.: Confronting complexity: reply to Le Quéré and Flynn, *J. Plankton Res.*, 28, 9, 877-878, 2006.
- Antoine, D., Morel, A.: Modelling the seasonal course of the upper ocean pCO₂ (I) Development of a one-dimensional model, *Tellus*, 47B, 103-121, 1995.
- Arhonditsis, G. B., Brett, M. T.: Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modelling, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 271, 13-26, 2004.
- Astraldi, M., Bianchi, C. N., Gasparini, G. P., Morri, C.: Climatic fluctuations, current variability and marine species distribution: a case study in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean), *Oceanol. Acta*, 18, 2, 139-149, 1995.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., Thingstad, F.: The ecological role of water-column microbes in the sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10, 257-263, 1983.
- Baird, M. E., Suthers, I. M.: A size-resolved pelagic ecosystem model, *Ecol. Modelling*, 203, 185-203, 2007.
- Beaugrand, G., Reid, P. C.: Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate, *Global Change Biology*, 9, 801-817, 2003.
- Bégovic, M., Copin-Montégut, C.: Processes controlling annual variations in the partial pressure of CO₂ in surface waters of the central northwestern Mediterranean Sea (Dyfed site), *Deep-Sea Res. II*, 49, 2031-2047, 2002.
- Béthoux, J.P., Prieur, L.: Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale, *Pétroles et Techniques*, 299, 25-34, 1983.
- Bonnet, S., Richardson, A., Harris, R. P., Hirst, A., Beaugrand, G., Edwards, M., Ceballos, S., Diekman, R., Lopez-Urrutia, A., Valdes, L., Carlotti, F., Molinero, J. C., Weikert, H., Greve, W., Lucic, D., Albaina, A., Daly Yahia, N., Fonda Umani, S., Miranda, A., dos Santos, A., Cook, K., Robinson, S., Fernandez de Puellas, L. L.: An overview of *Calanus helgolandicus* ecology in European waters, *Progress in Oceanography*, 65, 1-53, 2005.
- Boucher, J., Ibañez, F., Prieur, L.: Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea Front, *J. Marine Res.*, 45, 133-173, 1987.
- Bougeault, P., Lacarrère, P.: Parameterization of orography-induced turbulence in a meso-beta scale model, *Monthly Weather Rev.*, 117, 1872-1890, 1989.
- Bouman, H. A., Platt, T., Sathyendranath, S., Li, W. K. W., Stuart, V., Fuentes-Yaco, C., Maass, H., Horne, E. P. W., Ulloa, O., Lutz, V., Kyewalyanga M.: Temperature as indicator of optical properties and community structure of marine phytoplankton: Implications for remote sensing, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 258, 19– 30, 2003.

- Carlotti, F., Wolf, K. U.: A lagrangian ensemble model of *Calanus finmarchicus* coupled with a 1D ecosystem model, *Fish. Oceanogr.*, 7, 3/4, 191-204, 1998.
- Chai, F., Dugdale, R. C., Peng, T. H., Wilkerson, F. P., Barber R. T.: One dimensional ecosystem model of the equatorial Pacific upwelling system, part I: Model development and silicon and nitrogen cycle, *Deep Sea Res. II*, 49, 2713– 2745, 2002.
- Chifflet, M.: Interprétation par modélisation des processus physiques et biologiques observés à courte échelle de temps sur la colonne d'eau. Application à la mer Ligure en mai 1995 (campagne DYNAPROC), *Thèse de doctorat*, Université de la Méditerranée (Aix-Marseille II), 109p, 2000.
- Chifflet, M., Andersen, V., Prieur, L. and Dekeyser, I.: One-dimensional model of short-term dynamics of the pelagic ecosystem in the NW Mediterranean Sea: effects of wind events, *J. mar. Systems*, 30, 89-114, 2001.
- Claustre, H.: The strophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures, *Limnol. Oceanogr.*, 39, 5, 1206-1210, 1994.
- Crispi, G., Pacciaroni, M., Viezzoli, D.: Simulating biomass assimilation in a Mediterranean ecosystem model using SOFA: setup and identical twin experiments, *Ocean Sci.*, 2, 123-136, 2006.
- Cuny, P., Marty, J. C., Chiavérini, J., Vescovali, I., Raphel, D., Rontani, J. F.: One-year seasonal survey of the chlorophyll photodegradation process in the northwestern Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res. II*, 49, 1987-2005, 2002.
- Cushman-Roisin, B.: Introduction to geophysical fluid dynamics. *Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.*, (ed.), 320p.
- Dadou, I., Lamy, F., Rabouille, C., Ruiz-Pino, D., Andersen, V., Bianchi, M., Garçon, V.: An integrated biological pump model from the euphotic zone to the sediment: a 1-D application in the Northeast tropical Atlantic, *Deep-Sea Res. II*, 48, 2345-2381, 2001.
- Dickey, T.D.: Emerging ocean observations for interdisciplinary data assimilation systems, *J. mar. Systems*, 40-41, 5-48, 2003.
- Delecluse, P., Madec, G., Imbard, M., Lévy, M.: OPA version 7 Ocean general circulation model, *Internal Report, LODYC*, University Paris 6, France, 1993.
- Denman, K.L.: Modelling planktonic ecosystems: parameterizing complexity, *Progress in Oceanography*, 57, 429-452, 2003.
- Devey, C.: Modélisation de l'écosystème pélagique marin. Application à différents régimes trophiques observés à méso-échelle, *Thèse de doctorat*, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), 87p, 2004.
- Dugdale, R. C., Wilkerson, F. P., Minas H. J.: The role of a silicate pump in driving new production, *Deep Sea Res. I*, 42, 697– 719, 1995.

- Dupuis, H., Taylor, P.K., Weill, A., Katsaros, K.: The inertial dissipation method applied to derive turbulent fluxes over the ocean during the SOFIA/ASTEX and SEMAPHORE experiments with low to moderate wind speeds, *Jour. Geophysical Res.*, 102 (C9), 21, 115-129, 1997.
- Falkowski, P. G., Barber, R. T., Smetacek V.: Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production, *Science*, 281, 200–206, 1998.
- Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W., McKelvie, S. M.: A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. mar. Res.*, 48, 591-639, 1990.
- Fasham, M. J. R.: Variations in the seasonal cycle of biological production in subarctic oceans: A model sensitivity analysis, *Deep-Sea Res. I*, 42, 7, 1111-1149, 1995.
- Fasham, M. J. R., Flynn, K. J., Pondaven, P., Anderson, T. R., Boyd, P. W.: Development of a robust marine ecosystem model to predict the role of iron in biogeochemical cycles: A comparison of results for iron-replete and iron-limited areas, and the SOIREE iron-enrichment experiment, *Deep-Sea Res. I*, 53, 333-366, 2006.
- Faugeras, B., Lévy, M., Mémery, L., Verron, J., Blum, J., Charpentier, I.: Can biogeochemical fluxes be recovered from nitrate and chlorophyll data? A case study assimilating data in the Northwestern Mediterranean Sea at the JGOFS-DYFAMED station, *J. mar. Systems*, 40-41, 99-125, 2003.
- Faugeras, B., Bernard, O., Sciandra, A., Lévy, M.: A mechanistic modelling and data assimilation approach to estimate the carbon/chlorophyll and carbon/nitrogen ratios in a coupled hydrodynamical-biological model, *Nonlinear Proc. Geoph.*, 11, 515-533, 2004.
- Fenchel, T., 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size, *Oecologia*, 14, 317–326.
- Flynn, K. J.: Reply to horizons Article ‘Plankton functional type modelling: running before we can walk’ Anderson (2005): II. Putting trophic functionality into plankton functional types, *J. Plankton Res.*, 28, 9, 873-875, 2006.
- Franks, P. J. S.: NPZ Models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics, and Application, *Journal of Oceanography*, 58, 379-387, 2002.
- Frost, B. W.: Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods *Neocalanus* spp., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39, 49-68, 1987.
- Gaspar, P., Grégoris, Y. and Lefevre, J. M.: A simple eddy kinetic energy model for simulations of the oceanic vertical mixing: Tests at station Papa and long-term upper ocean study site. *J. Geophys. Res.*, 95, 16, 179-193, 1990.
- Gill, A. E.: Atmosphere-ocean dynamics. *Academic Press (ed.)*, London, 1982.

- Gin, K. Y. H., Guo, J., Cheong, H. F.: A size-based ecosystem model for pelagic waters. *Ecol. Model.*, 112, 53–72, 1998.
- Gregg, W. W., Ginaux, P., Schopf, P. S., Casey, N. W.: Phytoplankton and iron: validation of a global three-dimensional ocean biogeochemical model, *Deep-Sea Res. II*, 50, 3143–3169, 2003.
- Haury, L. R., McGowan, J. A., Wiebe, P. H.: Patterns and processes in time-space scales of plankton distributions. In, Spatial pattern in plankton communities, Steele, J. H., *Plenum Press (ed.)*, New York, 277–327, 1978.
- Haury, L. R., Yamazaki, H., Itsweire, E. C.: Effects of turbulent shear flow on zooplankton distribution, *Deep-Sea Res.*, 37, 447–461, 1990.
- Hood, R. R., Laws, E. A., Armstrong, R. A., Bates, N. R., Brown, C. W., Carlson, C. A., Chai, F., Doney, S. C., Falkowski, P. G., Feely, R. A., Friedrichs, M. A. M., Landry, M. R., Moore, J. K., Nelson, D. M., Richardson, T. L., Salihoglu, B., Schartau, M., Toole, D. A., Wiggert, J. D.: Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects, *Deep-Sea Res. II*, 53, 459–512, 2006.
- Ibañez, F.: Optimisation de la représentation des séries chronologiques planctoniques multivariées. *Rapp. comm. int. Mer Médit.*, 28, 113–115, 1983.
- Ibañez, F., Etienne, M.: Le filtrage des séries chronologiques par l'analyse en composantes principales de processus (ACPP). *J. Rech. Océanogr.*, 3–4, 66–72, 1992.
- Jacques, G., Tréguer, P.: Ecosystèmes pélagiques marins, *Masson et Cie (ed.)*, 1986.
- Jerlov, N.: Marine Optics., *Elsevier Oceanography Series 14 (ed.)*, 1976.
- Karleskind, P., Mémery, L., Lévy, M.: A 1-year mesoscale altimetry-assimilating simulation of the biogeochemistry in the north-eastern atlantic ocean, *Geophysical Research Abstracts*, 8, 07660, 2006.
- Kjørboe, T.: Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Adv. Mar. Biol.*, 29, 1–72, 1993.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Fréon, P., Demarcq, H.: Modeling the primary and secondary productions of the southern Benguela upwelling system: A comparative study through two biogeochemical models, *Global Biogeochemical cycles*, 19, GB4021, 2005.
- Koné, V.: Modélisation de la production primaire et secondaire de l'écosystème du Benguela sud. Influence des conditions trophiques sur le recrutement des larves d'anchois. *Thèse de doctorat*, Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), 194p, 2006.

- Lacroix, G., Nival, P.: Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea_NW Mediterranean Sea/with a 1D hydrodynamicbiological model, *J. mar. Systems*, 16, 23-50, 1998.
- Lancelot, C., Spitz, Y., Gypens, N., Ruddick, K., Becquevort, S., Rousseau, V., Lacroix, G., Billen, G.: Modelling diatom and *Phaeocystis* blooms and nutrient cycles in the Southern Bight of the North Sea: the MIRO model, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 289, 63-78, 2005.
- Lasternas, S., Tunin-Ley, A., Ibañez, F., Andersen, V., Pizay, M.D., Lemée, R.: Daily vertical abundance and diversity of microphytoplankton in NW Mediterranean Sea during the summer to autumn transition (DYNAPROC II cruise; Sep–Oct 2004), *Biogeosciences Discuss.*, submitted, 2008.
- Legendre, L., Rivkin, R. B.: Integrating functional diversity, food web processes, and biogeochemical carbon fluxes into a conceptual approach for modelling the upper ocean in a high-CO₂ world, *J. Geophys. Res.*, 110, C09S17, 2005.
- Le Quéré, C., Harrison, S. P., Colin Prentice, I., Buitenhuis, E., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim Da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J., Wolf-Gladrow D.: Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Global Change Biology*, 11, 2016-2040, 2005.
- Le Quéré, C.: Reply to horizons Article ‘Plankton functional type modelling: running before we can walk’ Anderson (2005): I. Abrupt changes in marine ecosystems?, *J. Plankton Res.*, 28, 9, 871-872, 2006.
- Levins, R.: The strategy of model building in population biology, *Amer. Scient.*, 54, 421-31, 1966.
- Lévy, M., Mémer, L., André, J. M.: Simulation of primary production and export fluxes in the Northwestern Mediterranean Sea, *J. mar. Res.*, 56, 197-238, 1998a.
- Lévy, M., Mémer, L., Madec, G.: The onset of a bloom after deep winter convection in the northwestern Mediterranean sea: mesoscale process study with a primitive equation model, *J. mar. Systems*, 16, 7-21, 1998b.
- Lévy, M., Mémer, L., Madec, G.: The onset of the Spring Bloom in the MEDOC area: mesoscale spatial variability, *Deep-Sea Res. I*, 46, 1137-1160, 1999.
- Lévy, M., Mémer, L., Madec, G.: Combined effects of mesoscale processes and atmospheric high-frequency variability on the spring bloom in the MEDOC area, *Deep-Sea Res. I*, 47, 27-53, 2000.
- Lévy, M., Klein, P., Treguier, A.M.: Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime, *J. mar. Res.*, 59, 535-565, 2001.

- Liu, K.K., Chen, Y.J., Tseng, C.M., Lin, I.I., Liu, H.B., Snidvongs, A.: The significance of phytoplankton photo-adaptation and benthic–pelagic coupling to primary production in the South China Sea: Observations and numerical investigations, *Deep-Sea Res. II*, 54, 1546-1574, 2007.
- Licandro, P., Conversi, A., Ibañez, F., Jossi, J.: Time series analysis of interrupted long-term data set (1961-1991) of zooplankton abundance in Gulf of Maine (northern Atlantic, USA), *Oceanol. Acta*, 24, 5, 453-466, 2001.
- Longhurst, A.R.: Role of the marine biosphere in the global carbon cycle. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 1057-1526, 1991.
- Loyer, S., Lazure, P., Gentien, P., Ménesguen, A. : Modelling of *Gymnodinium mikimotoi* blooms along the French Atlantic coast: geographical and vertical distributions, *Hydroécol. Appl.*, 13, 1, 57-76, 2001.
- Madec, G., Chartier, M., Crepon, M.: The effect of thermohaline forcing variability on deep water formation in the Northwestern Mediterranean Sea: a high-resolution three-dimensional numerical study, *Dyn. Atmos. Oceans*, 15, 301– 332, 1991.
- Maréchal, D.: A soil-based approach to rainfall-runoff modelling in ungauged catchments for England and Wales. *Thèse de doctorat*, Cranfield University, 157p., 2004.
- Mauchline, J.: The biology of calanoid copepods, *Advances in Marine Biology (ed.)*, 1998.
- Marine Zooplankton Colloquium 1: Future marine zooplankton research - a perspective. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55, 197-206, 1989.
- Marra, J., Bidigare, R. R., Dickey, T. D.: Nutrients and mixing, chlorophyll and phytoplankton growth. *Deep-Sea Res.*, 37, 127-143, 1990.
- Marty, J. C., Chiavérini, J., Pizay, M. D., Avril, B.: Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the Western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991-1999). *Deep-Sea Res. II*, 49, 1965-1985, 2002.
- Marty, J. C., Garcia, N., Raimbault, P.: Phytoplankton dynamics and primary production under late summer conditions in the NW Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res. I*, 55, 1131-1149, 2008.
- May, R. M.: Qualitative stability in Model Ecosystems, *Ecology*, 54, 3, 638-641, 1973.
- Mellor, G. L., Yamada, T.: Hierarchy of turbulence closure models for planetary boundary layers, *Jour. of Atmos. Sciences*, 31, 1791-1806, 1974.
- Mémery, L., Lévy, M., Vérant, S., Merlivat, L.: The relevant time scales in estimating the air-sea CO₂ exchange in a mid-latitude region, *Deep-Sea Res. II*, 49, 2067-2092, 2002.

- Molinéro, J.C., Ibañez, F., Souissi, S., Chifflet, M., Nival, P. : Phenological changes in the Northwestern Mediterranean copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* linked to climate forcing, *Oecologia*, 145, 640-649, 2005.
- Moloney, C. L., Field, J. G.: The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows, *J. Plankton Res.*, 13, 1003–1038, 1991.
- Moore, J. K., Doney, S. C., Glover, D. M., Fung, I. Y.: Iron cycling and nutrient-limitation patterns in surface waters of the World Ocean, *Deep-Sea Res. II*, 49, 463-507, 2002.
- Mousseau, L., Lefevre, D., Andersen, V., Narcy, F., and Nival, P.: Role of the zooplankton community composition on the mineralisation and the vertical flux of organic matter at a fixed station in the Ligurian Sea, *Biogeosciences Discuss.*, submitted, 2008.
- Nash, J. E., Sutcliffe, J. V.: River flow forecasting through conceptual models. Part I - a discussion of principles. *J. Hydrol.*, 10, 3, 282–290, 1970.
- Nival, P., Malara, G., Charra, R., Palazzoli, I., Nival, S. Etude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (Crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 15, 231-260, 1974.
- Nihoul, J. C. J., Djenidi, S. Perspective in three-dimensional modelling of the marine system. In: Nihoul, J.C.J, Jamart, B. Eds., *Three-Dimensional Models of Marine and Estuarine Dynamics*, Elsevier, Amsterdam, 1–34, 1987.
- O'Neill, R. V., DeAngelis, D. L., Pastor, J. J., Jackson, B. J. and Post, W. M.: Multiple nutrient limitations in ecological models, *Ecological Modelling*, 46, 147-163, 1989.
- OSPAR Commission: OSPAR Integrated Report 2003 on the Eutrophication Status of the OSPAR Maritime Area Based Upon the First Application of the Comprehensive Procedure, 59 p., 2003.
- Pace, M. L., Glasser J. E., Pomeroy, L. R.: A simulation analysis of continental shelf food webs, *Mar. Biol.*, 82, 47-63, 1984.
- Paulson, C.A., Simpson, J.J., Irradiance measurements in the upper ocean, *J. of Physical Oceanography*, 7, 952-956, 1977.
- Pawlowski, L.: Modélisation de l'incorporation du carbone photosynthétique en environnement marin piloté par ordinateur, *Thèse de doctorat*, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 175 p, 2004.
- Perry, R. I., Smith, J.: Identifying Habitat Associations of Marine Fishes Using Survey Data: An Application to the Northwest Atlantic, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 589–602, 1994.
- Peters, R. H.: The Ecological Implications of Body Size, *Cambridge University Press (ed.)*, 1983.

- Platt, T., Gallegos, C. L., Harrison, W. G.: Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. mar. Res.*, 38, 686-701, 1980.
- Platt, T., Harrison, W. G., Lewis, M. R., Li, W. K. W., Sathyendranath, S., Smith, R. E., Vézina, A.F.: Biological production of the oceans : the case for a consensus, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52, 77-88, 1989.
- Pomeroy, L. R.: The ocean's food web, a changing paradigm, *BioSci.*, 24, 499-504, 1974.
- Radach, G., Moll, A.: Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system. Part II: model validation and data needs. *Oceanog. Mar. Biol.* 44, 1–60 (An Annual Review), 2006.
- Raick, C., Delhez, E. J. M., Soetaert, K., Grégoire, M.: Study of the seasonal cycle of the biogeochemical processes in the Ligurian Sea using a 1D interdisciplinary model. *J. mar. Systems*, 55, 177-203, 2005.
- Raick, C., Soetaert, K., Grégoire, M.: Model complexity and performance: How far can we simplify, *Progress in Oceanography*, 70, 27-57, 2006.
- Raick, C., Alvera-Azcarate, A., Barth, A., Brankart, J. M., Soetaert, K., Grégoire, M.: Application of a SEEK filter to a 1D biogeochemical model of the Ligurian Sea: Twin experiments and real in-situ data assimilation, *J. mar. Systems*, 65, 561-583, 2007.
- Raimbault P., Garcia, N., Gouze E., Sandroni V. : Nutrient availability, carbon fixation, assimilation and regeneration of nitrogen in the northwestern Mediterranean Sea, Implication for estimating new and export production. *Biogeosciences Discuss*, to be submitted, 2008.
- Raybaud, V., Nival, P., Mousseau, L., Gubanov, A., Altukhov, D., Khvorov, S., Ibañez, F., Andersen, V.: Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity, *Biogeosciences Discuss*, 5, 2237-2278, 2008a.
- Raybaud, V., Tunin-Ley, A., Ritchie, M.E., Dolan, J.: Similar patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea. Soumis à *Biogeosciences Discuss*, 2008b.
- Riley, G. A.: Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. *J. Mar. Res.*, 6, 54-73, 1946.
- Rivière, P., Pondaven, P.: Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region, *J. mar. Systems*, 60, 345-364, 2006.
- Salihoglu, B., Garçon, V., Oschlies, A., Lomas, M. W.: Influence of nutrient utilization and remineralization stoichiometry on phytoplankton species and carbon export: A modelling study at BATS, *Deep-Sea Res. I*, 55, 73-107, 2008.

- Sameoto, D. D., Jaroszynski, L. O., Fraser, W. B.: Bioness, a new design in multiple net zooplankton samplers, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 722–724, 1980.
- Sardou, J., Etienne, M., Andersen, V.: Seasonal abundance and vertical distributions of macroplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea, *Oceanol. Acta*, 19, 645–656, 1996.
- Sarmiento, J. L., Slater, R. D., Fasham, M. J. R., Ducklow, H.W., Toggweiler, J.R., Evans, G.T.: A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the North Atlantic euphotic zone. *Global Biogeochem. Cycles*, 7, 417–450, 1993.
- Scherrer, B.: Biostatistiques, *Gaëtan Morin (ed.)*, 1984.
- Six, K. D., Maier-Reimer, E.: Effects of plankton dynamics on seasonal carbon fluxes in an Ocean General Circulation Model, *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 4, 559–584, 1996.
- Steele, J. H.: Plant production in the northern North Sea. *Rapp. Cons. Explor. Mer.*, 144, 79–84, 1958.
- Steele, J. H.: Incorporating the Microbial Loop in a Simple Plankton Model, *Proceedings: Biological Sciences*, 265, 1407, 1771–1777, 1998.
- Stemmann, L., Gorsky, G., Marty, J.C., Picheral, M., Miquel, J.C.: Four-year study of large-particle vertical distribution (0–1000m) in the NW Mediterranean in relation to hydrology, phytoplankton, and vertical flux, *Deep-Sea Res. II*, 49, 2143–2162, 2002.
- Tanaka, T., Rassoulzadegan, F., Thingstad, T.F.: Analyzing the trophic link between the mesopelagic microbial loop and zooplankton from observed depth profiles of bacteria and protozoa, *Biogeosciences*, 2, 9–13, 2005.
- Tassin, B.: Modélisation hydrodynamique, thermique et biogéochimique du lac Léman. *Thèse de doctorat*, Ecole Nationale des Ponts et Chaussées, Paris, 1986.
- Taylor, A. H., Joint, I.: A steady-state analysis of the 'microbial loop' in stratified systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59, 1–17, 1990.
- Taylor, K. E.: Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram, *J. Geophys. Res.*, 106, 7183–7192, 2001.
- Taylor, K. E.: Taylor diagram primer, 2005.
http://www-pcmdi.llnl.gov/about/staff/Taylor/CV/Taylor_diagram_primer.pdf
- Tian, R. C., Deibel, D., Rivkin, R. B., Vézina, A. F.: Biogenic carbon and nitrogen export in a deep-convection region: simulations in the Labrador Sea, *Deep-Sea Res. I*, 51, 413–437, 2004.

- Thingstad, T. F., Havskum, H., Li Zweifel, U., Berdalet, E., Montserrat Sala, M., Peters, F., Alcaraz, M., Scharek, R., Perez, M., Jacquet, S., Anita Fonnes Flatén, G., Dolan, J. R., Marrasé, C., Rassoulzadegan, F., Hagstrøm, A., Vaulot, D.: Ability of a “minimum” microbial food web model to reproduce response patterns observed in mesocosms manipulated with N and P, glucose, and Si, *J. mar. Systems*, 64, 15-34, 2007.
- Touratier, F., Field, J. G., Moloney, C. L.: Simulated carbon and nitrogen flows of the planktonic food web during an upwelling relaxation period in St Helena Bay (southern Benguela ecosystem), *Progress in Oceanography*, 58, 1-41, 2003.
- Tranier, J., Bertrand, P., Van Buchem, F., Granjeon, D.: Stratigraphic modelling of organic matter distribution and preservation in marine environment, from shelf to deep-sea basin, *Geophysical Research Abstracts*, 7, 03448, 2005.
- Tunin-Ley, A., Labat, J.P., Gasparini, S., Mousseau, L., Lemée, R.: Annual cycle and diversity of species and intraspecific taxa of *Ceratium* (Dinophyceae) in the Ligurian Sea, Northwest Mediterranean, *J. Phycol.*, 43, 1149-1163, 2007.
- Turner, J. T.: Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms, *Aquat. Microb. Ecol.*, 27, 57–102, 2002.
- Tréguer, P., LeCorre, P.: Manuel d’analyses des sels nutritifs dans l’eau de mer (Utilisation de l’Autoanalyser II), 2ème ed. *Laboratoire de Chimie Marine*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 1975.
- Tusseau, M.H., Lancelot, C., Martin, J.M. and Tassin, B.: 1-D coupled physical-biological model of the northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res. II*, 44, 851-880, 1997.
- Vanhoutte-Brunier, A., Fernand, L., Ménesguen, A., Lyons, S., Gohin, F., Cugier, P.: Modelling the *Karenia mikimotoi* bloom that occurred in the western English Channel during summer 2003, *Ecol. Modelling*, 210, 4, 351-376, 2008.
- Wroblewski, J.S., A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. mar. Res.*, 35, 357-394, 1977.

ANNEXES

Annexe 1 : Justification du taux de mortalité élevé des diatomées dans le modèle ($0,48 \text{ j}^{-1}$).

Annexe 2 : Simulations de l'écosystème pendant le mois qui suit la campagne DYNAPROC 2.

Annexe 3 : Raybaud, V., Nival, P., Mousseau, L., Gubanova, A., Altukhov, D., Khvorov, S., Ibañez, F., Andersen, V.: Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity, *Biogeosciences*, en revision.

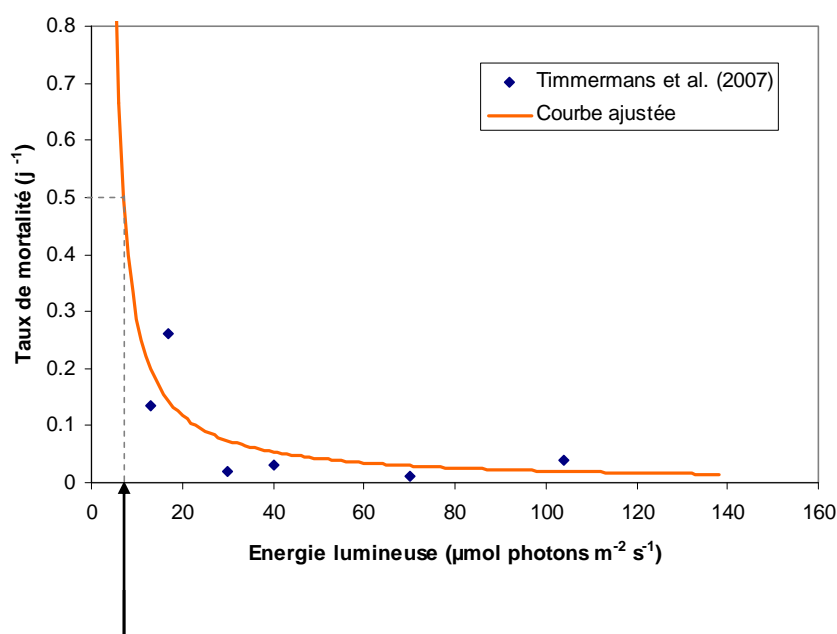
Annexe 4 : Raybaud, V., Tunin-Ley, A., Ritchie, M. E., Dolan, J. R.: Similar patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea, *Biogeosciences discussions*, soumis.

Annexe 5 : Raybaud, V., Nival, P.: The choice of compartments in ecosystem models: the state of the art, en preparation.

ANNEXE 1

Justification du taux de mortalité élevé des diatomées dans le modèle ($0,48 \text{ j}^{-1}$)

Taux de mortalité de *Thalassiosira antarctica* en fonction de l'énergie lumineuse (Timmermans et al., 2007)



Energie lumineuse reçue par les diatomées en début de campagne

Timmermans et al. (2007) ont étudié la variation du taux de mortalité des diatomées en fonction de l'énergie lumineuse reçue. Nous avons ajusté une courbe à leurs données expérimentales afin de déterminer le taux de mortalité des diatomées observées à 70-80m de profondeur au début de la campagne. D'après la courbe ajustée, nous obtenons un taux de mortalité de $0,48 \text{ j}^{-1}$.

Référence :

Timmermans, K. R., Veldhuis, M. J. W., Brussaard, C. P. D.: Cell death in three marine diatom species in response to different irradiance levels, silicate, or iron concentrations, *Aquatic Microbial Ecology*, 46, 253-261, 2007.

ANNEXE 2

Simulations de l'écosystème pendant le mois qui suit la campagne DYNAPROC 2

Nous avons simulé l'évolution de l'écosystème pélagique dans la zone centrale de la mer ligure pendant un mois après la fin de la campagne DYNAPROC 2. Le but de cette thèse n'était pas de construire un modèle prédictif, mais plutôt un modèle explicatif afin de comprendre les variations de l'écosystème observées pendant la campagne. Cependant, nous avons cherché à savoir comment l'écosystème pouvait évoluer pendant le mois qui a suivi la campagne DYNAPROC 2 (mi octobre à mi-novembre 2004) compte tenu des variations des conditions météorologiques de cette période.

Construction du modèle du mois qui suit la campagne DYNAPROC 2

Forçages atmosphériques utilisés :

- données météorologiques : bouée Météo-France, qui se trouve à proximité de la zone d'étude
- données d'éclairement de surface : bouée BOUSSOLE, qui se trouve elle aussi à proximité

Modèle utilisé :

Nous ne disposions pas de mesures hydrologiques à haute fréquence permettant d'utiliser le modèle IDA. Nous avons donc été obligés d'utiliser le modèle de base. Bien que nous ayons vu dans cette thèse que ce modèle ne reproduisait pas très bien les variations de profondeur des différentes variables au moment des intrusions d'eau dessalée, il peut tout de même être utilisé pour simuler l'évolution de l'écosystème dans ses grandes lignes.

Nous avons utilisé les mêmes coefficients à l'exception du taux de mortalité des diatomées. Nous avons appliqué la valeur utilisée par Chifflet et al. (2001) : $m_{min} = 0,08 \text{ j}^{-1}$;

$m_{max} = 0,13 \text{ j}^{-1}$, à la place du taux élevé que nous avons utilisé pour DYNAPROC 2 traduisant l'état physiologique des cellules.

Conditions initiales :

Les moyennes des trois derniers profils de la campagne ont été calculées pour chaque variable d'état, puis nous avons utilisé comme conditions initiales définitives les valeurs des différentes variables après une simulation sur 24h.

Résultats du modèle du mois qui suit la campagne DYNAPROC 2

La figure 1 montre que plusieurs dépressions atmosphériques se sont succédées après la campagne DYNAPROC 2. La température de l'air est restée assez stable jusqu'au jour 312, où elle a commencé à diminuer. A partir de ce jour là, quatre coups de vents (>30 nœuds) se sont succédés.

L'éclairement de surface diminue progressivement tout au long du mois qui suit la campagne (Fig 2). Il n'est plus que de 500 W.m^{-2} au maximum mi novembre. A partir du jour 312, de forts coups de vent provoquent une forte augmentation du flux de chaleur latente et du flux de chaleur sensible. De ce fait, le flux net de chaleur moyen devient négatif. C'est le réel début de la déstratification automnale.

La figure 3 montre que la température de la couche de mélange diminue progressivement tout au long du mois et la thermocline s'approfondit. Il nous a été possible de comparer la température de surface (SST, Sea Surface Temperature) simulée avec celle qui a été mesurée par la bouée Météo-France. C'est le seul paramètre pour lequel nous avons pu comparer le modèle avec des mesures. Du jour 291 au jour 296 puis du jour 298 à 301, la SST simulée est inférieure à la SST mesurée d'environ 1°C . Nous pensons que cela pourrait être le signe que deux autres intrusions d'eau dessalée ont traversé la zone de mesure juste après la fin de la campagne. En effet, à partir du jour 301, la SST est très bien simulée par le modèle de base.

La figure 4 montre qu'à la fin de la période simulée, la couche de surface a été enrichie en nitrates et en phosphates. En effet, à partir du jour 312, le flux net de chaleur est devenu négatif et de forts coups de vents ont eu lieu. La combinaison de ces deux phénomènes a permis une déstratification et un enrichissement de la couche de surface en sels nutritifs profonds.

La figure 5 montre que le maximum profond de chlorophylle (40 à 60m) tend à diminuer. Par contre, l'enrichissement en sels nutritifs en fin de période permet au compartiment P2 (nanophytoplancton) et P3 (picophytoplancton) de se développer en surface en fin de période.

Le microzooplancton (Fig 6) a lui tendance à diminuer en fin de période car il est brouté par le mésozooplancton qui peut alors se développer en surface à partir du jour 314, suite à l'augmentation de sa nourriture dans cette couche.

Conclusion

Cette simulation de l'écosystème pélagique pendant le mois qui suit la campagne DYNAPROC 2 montre que contrairement à ce que l'on pouvait penser en regardant les données de la campagne, la déstratification automnale n'a pas commencé cinq jours avant la fin de la campagne, mais plutôt à la fin du mois qui a suivi (mi-novembre). Il s'agissait d'un épisode de mélange de courte durée qui ne s'est pas amplifié les jours suivants. En effet, tant que le flux net de chaleur ne devient pas négatif, la déstratification ne peut pas commencer.

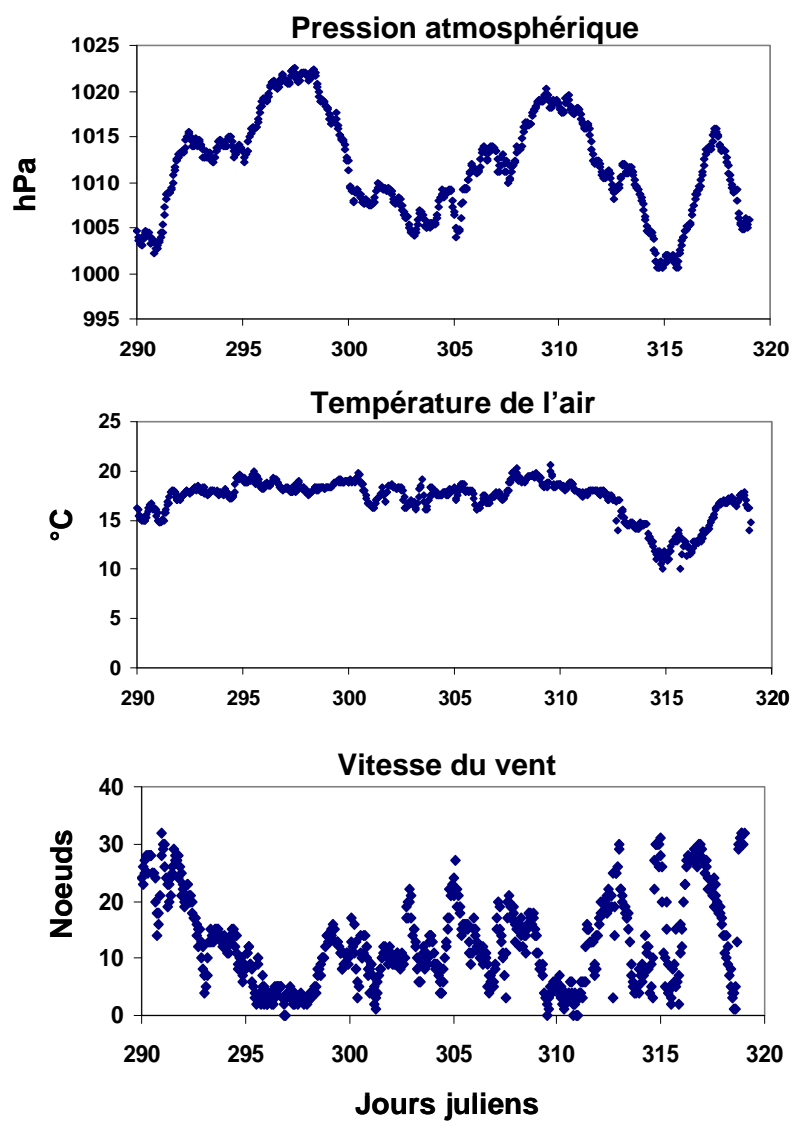


Fig 1 : Pression atmosphérique, température de l'air et vitesse du vent relevés par la bouée Météo-France pendant le mois qui suit DYNAPROC 2.

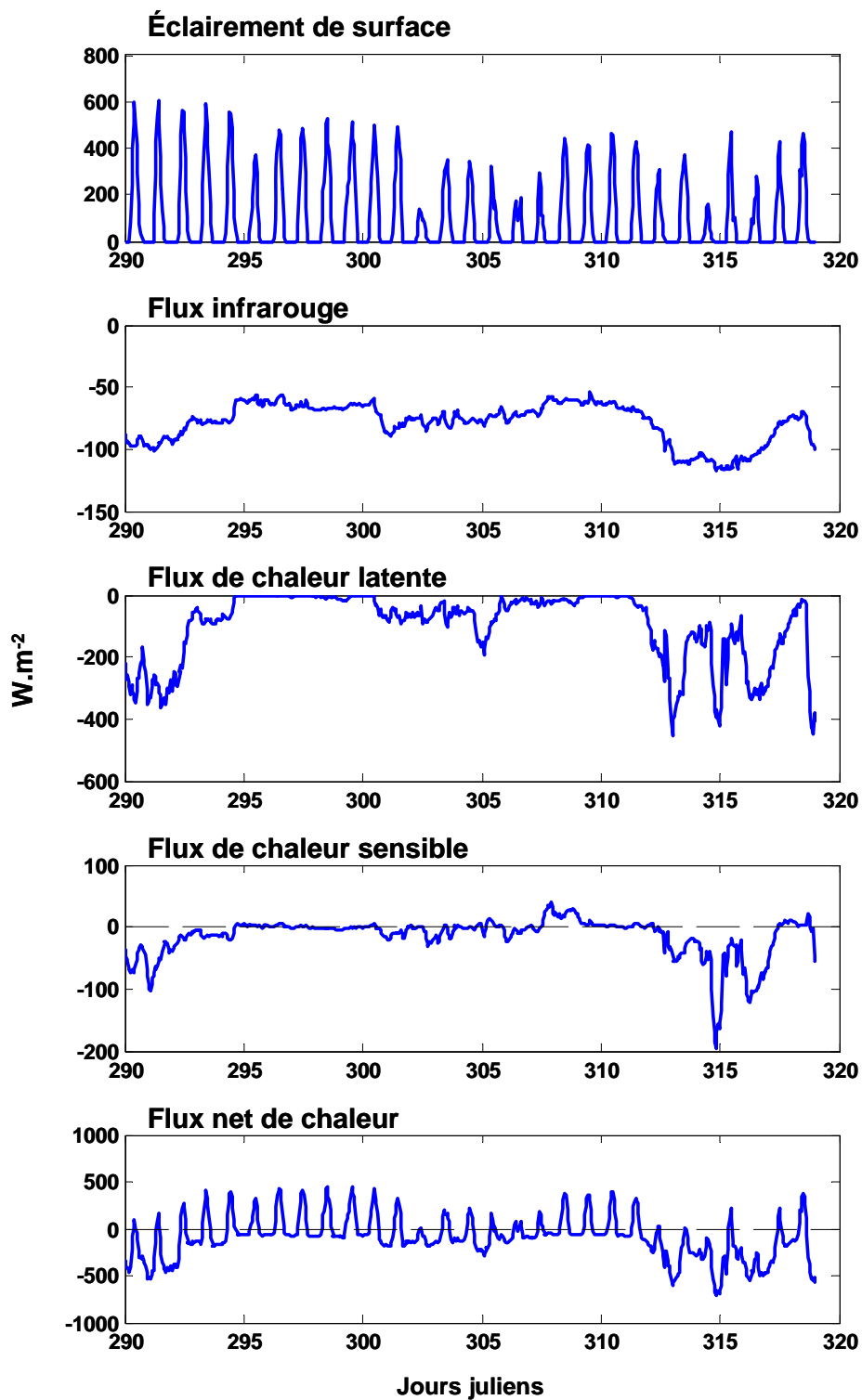


Fig 2 : Flux solaire et flux non solaires (flux infrarouge, de chaleur sensible et de chaleur latente) pendant le mois qui suit DYNAPROC 2.

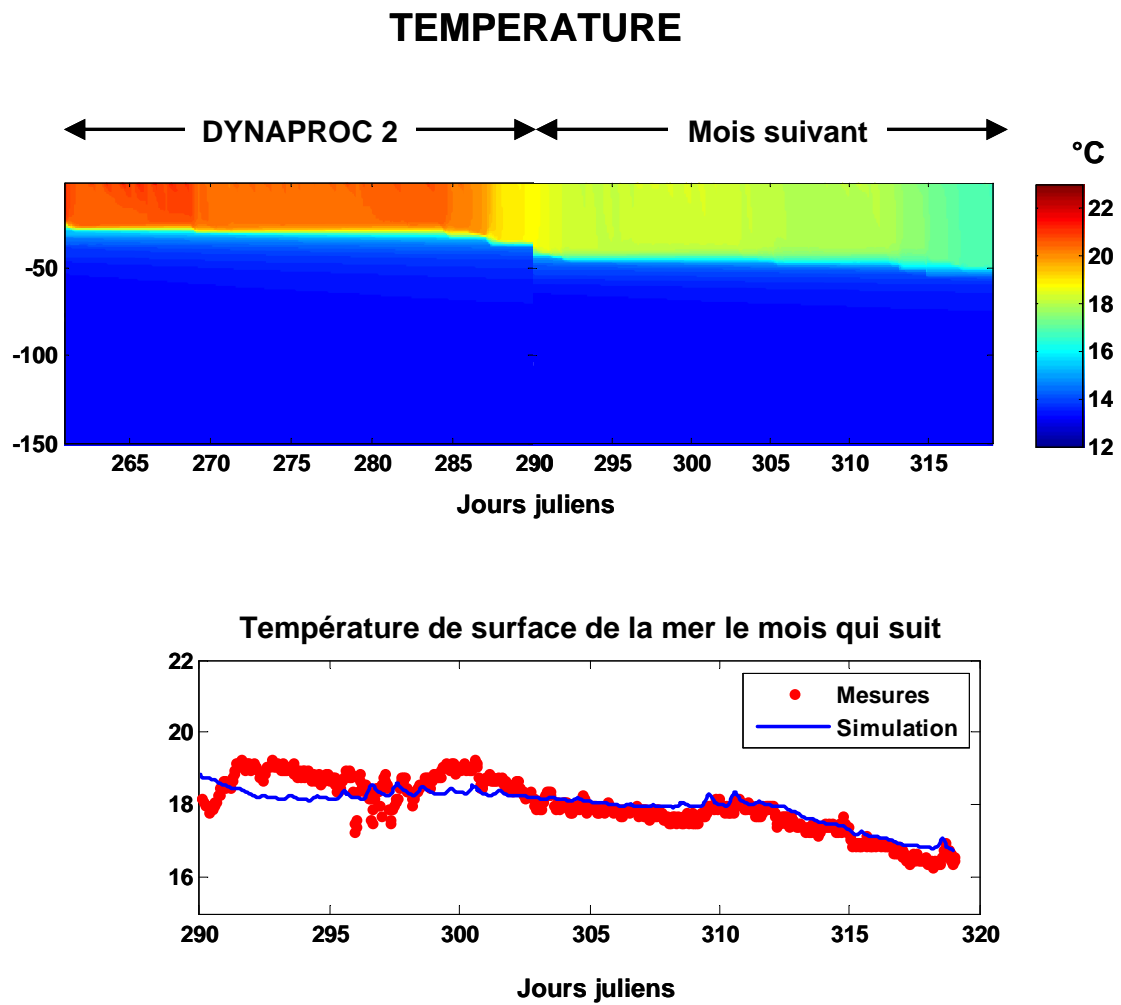


Fig 3 : Température simulée pendant le mois qui suit la campagne DYNAPROC 2.

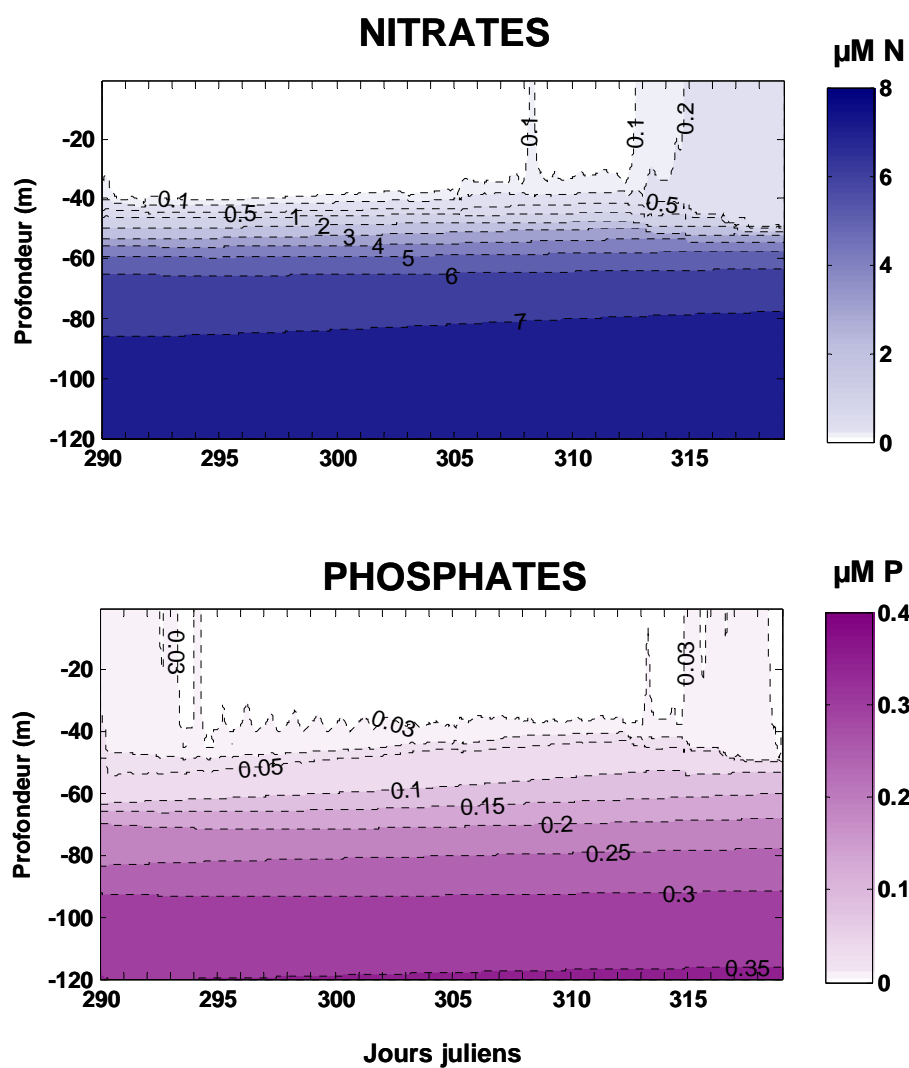


Fig 4 : Evolution spatio-temporelle des nitrates et des phosphates simulés pendant le mois qui suit la campagne DYNAPROC 2.

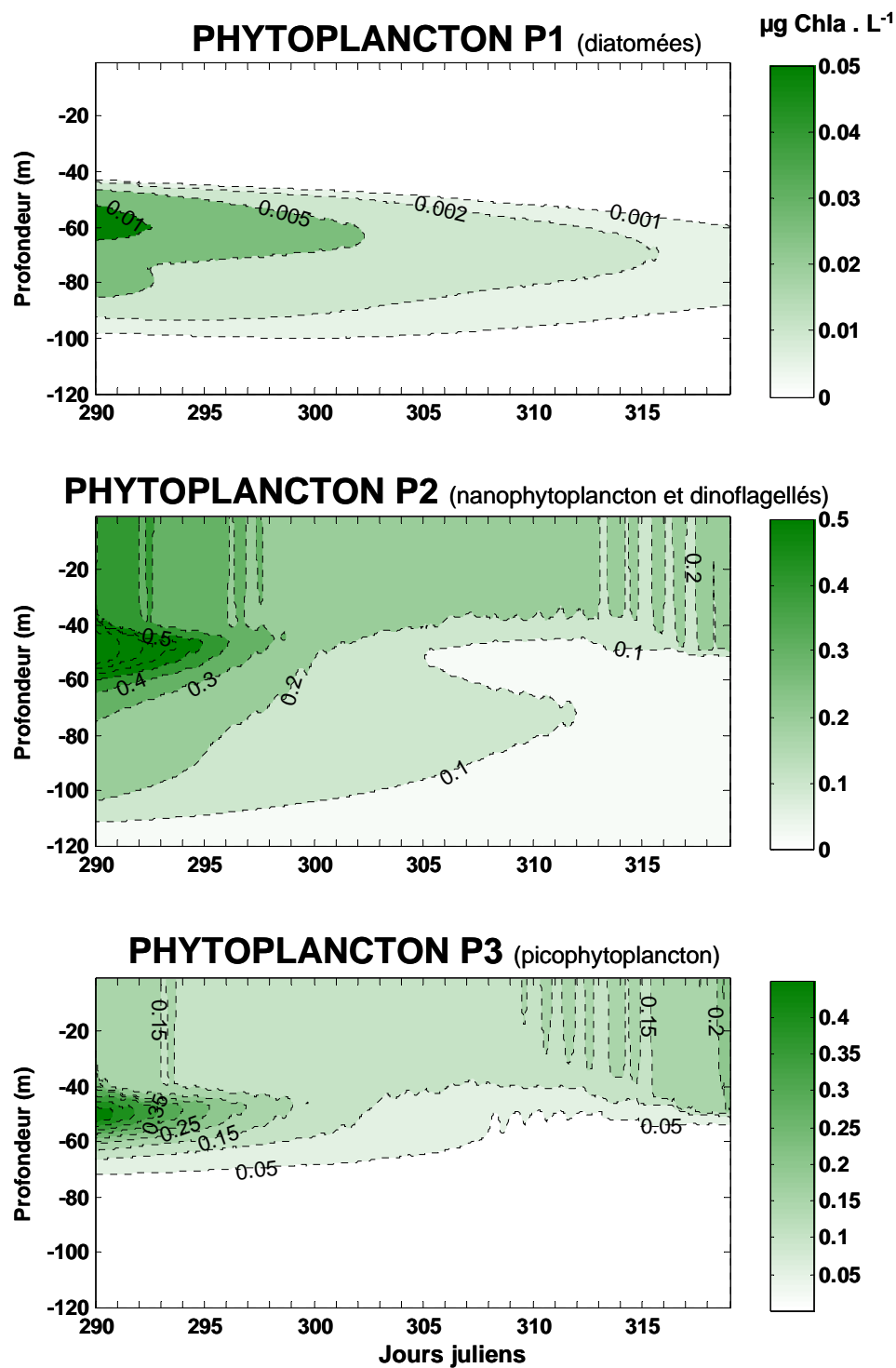


Fig 5 : Evolution spatio-temporelle des trois compartiments de phytoplancton simulés pendant le mois qui suit la campagne DYNAPROC 2.

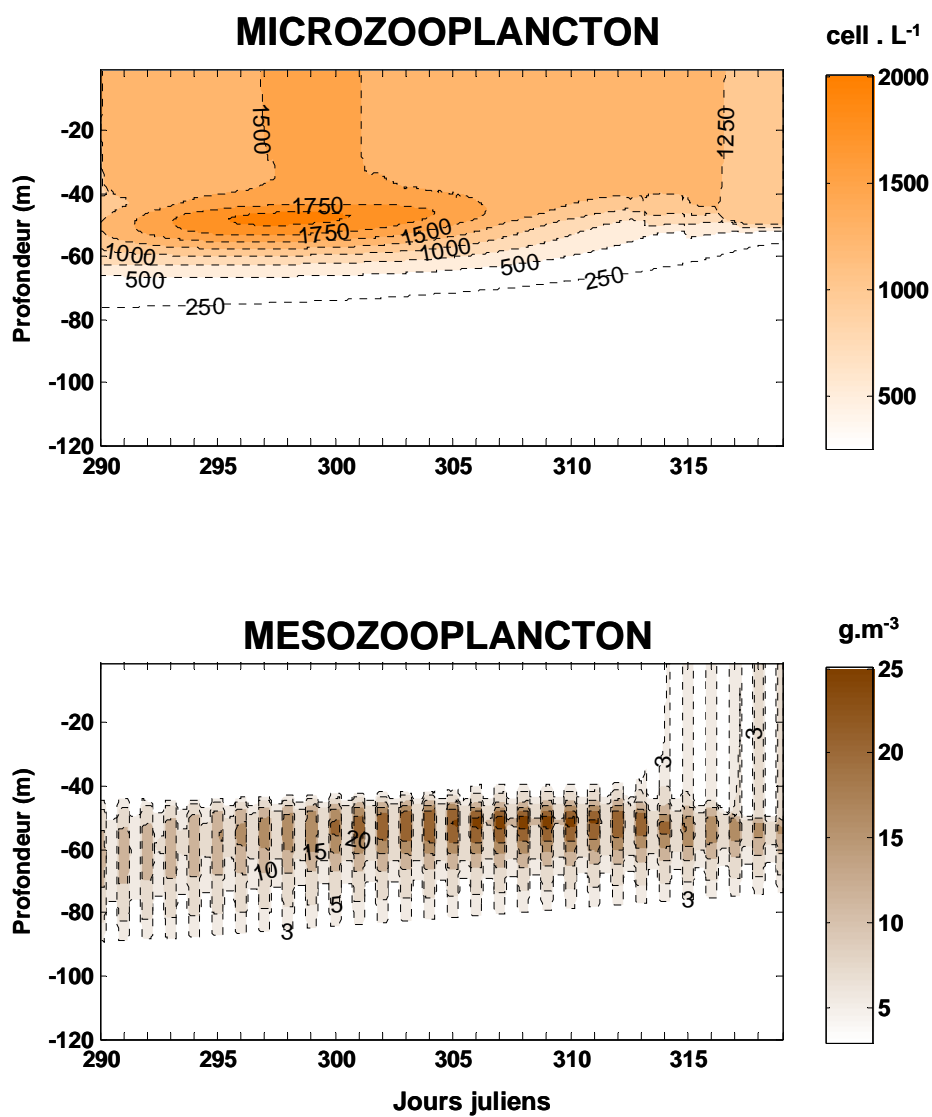


Fig 6 : Evolution spatio-temporelle des deux compartiments de zooplancton simulés pendant le mois qui suit la campagne DYNAPROC 2.

ANNEXE 3

Raybaud, V., Nival, P., Mousseau, L., Gubanova, A., Altukhov, D., Khvorov, S., Ibañez, F., Andersen, V.: Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity.

(Article accepté le 01/12/2008 pour publication dans *Biogeosciences*)

1
2
3 **Short term changes in zooplankton community during the**
4 **summer-autumn transition in the open NW Mediterranean**
5 **Sea: species composition, abundance and diversity**
6
7

8 **V. Raybaud**^{1,2}, **P. Nival**^{1,2}, **L. Mousseau**^{1,2}, **A. Gubanova**³, **D. Altukhov**³,
9 **S. Khvorov**³, **F. Ibañez**^{1,2} and **V. Andersen**^{1,2}
10
11

12 [1]{UPMC Université Paris 06, UMR 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche,
13 06230 Villefranche-sur-Mer, France}
14

15 [2]{CNRS, UMR 7093, LOV, 06230 Villefranche-sur-Mer, France}
16

17 [3]{Plankton Department, Institute of Biology of the Southern Seas (IBSS), Nakhimov av-2,
18 Sevastopol, 99011 Crimea, Ukraine}
19
20
21

22 **Correspondence to:** V. Raybaud (raybaud@obs-vlfr.fr)
23
24
25

26 **Keywords:** Zooplankton, DYNAPROC 2, Ligurian Sea, Summer-autumn transition, Species
27 diversity
28

Abstract

Short term changes in zooplankton community were investigated at a fixed station in offshore waters of the Ligurian Sea (DYNAPROC 2 cruise, September-October 2004). Mesozooplankton were sampled with vertical WP-II hauls (200 μm mesh-size) and large mesozooplankton, macrozooplankton and micronekton with a BIONESS multinet sampler (500 μm mesh-size). Temporal variations of total biomass, species composition and abundance of major taxa were studied. Intrusions of low salinity water masses were observed two times during the cruise. The first one, which was the most intense, was associated with changes in zooplankton community composition. Among copepods, the abundance of *Calocalanus*, *Euchaeta*, *Heterorhabdus*, *Mesocalanus*, *Nannocalanus*, *Neocalanus*, *Pleuromamma* and also calanoid copepodites increased markedly. Among non-copepod taxa, only small ostracods abundance increased. After this low salinity event, abundance of all taxa nearly returned to their initial values. The influence of salinity on each zooplankton taxon was confirmed by a statistical analysis (Perry's method). The Shannon diversity index, Pielou evenness and species richness were used to describe temporal variations of large copepod (>500 μm) diversity. The Shannon index and Pielou evenness decreased at the beginning of the low salinity water intrusions, but not species richness. We suggest that low salinity water masses contained its own zooplankton community and passed through the sampling area, thus causing a replacement of the zooplankton population.

1 Introduction

2
3 Zooplankton play a key role in the pelagic food-web: they control carbon production
4 through predation on phytoplankton, its export to depth by sinking of carcasses (Turner,
5 2002), faecal pellets (Fowler and Knauer, 1986) and vertical migrations (Longhurst, 1989; Al-
6 Mutairi and Landry, 2001). Zooplankton community structure is highly diverse in terms of
7 the size of organisms, their diets, their feeding modes and their behaviour. Each organism has
8 a different effect on the flux of matter. Hence, the structural and functional diversity of
9 zooplankton may be an important factor in carbon transport.

10 The abundance and specific composition of zooplankton are well documented in the
11 NW Mediterranean Sea, but the overwhelming majority of previous studies was based on
12 monthly sampling or large scale cruises and did not address short-term changes (Vives, 1963;
13 Hure and Scotto di Carlo, 1968; Franqueville, 1971; Sardou et al., 1996). Only two studies
14 addressed zooplankton dynamics at short time scales in the open Ligurian Sea (Andersen et
15 al. 2001a and 2001b). Short term variations are more documented for phytoplankton than for
16 zooplankton (Jouenne et al., 2007; Pannard et al., 2008).

17 The multidisciplinary cruise DYNAPROC 2 (DYNAmics of the rapid PROCesses in
18 the water column) was devoted to the study of carbon production and export to depth by
19 zooplankton organisms and physical processes during the summer-autumn transition. Monthly
20 data acquired since 1991 at DYFAMED station, showed that summer-autumn shift generally
21 occurred between mid-September to mid-October (Marty and Chiaverini, 2002). During the
22 cruise, the sampling was performed at high frequency to study short term changes of the food-
23 web in response to physical processes. The oceanographic cruise provided the opportunity to
24 examine short term changes in abundance, specific composition and diversity of zooplankton
25 community during summer-autumn transition in the open Ligurian Sea.

26 It is now well established that seasonal and annual variation of zooplankton structure
27 is coupled to hydrodynamic processes. The purpose of this paper is to test the hypothesis that
28 short-time scale changes in zooplankton abundance and diversity during the summer-autumn
29 transition is also related to environmental features and dynamics encountered.

Material and method

2.1 Study area

The DYNAPROC 2 cruise was conducted in the central part of the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) over a four-week period during the summer-autumn transition (14 September – 17 October 2004). This period of time was selected to study the transition from stratified and oligotrophic summer conditions, to mixed and mesotrophic autumnal conditions. Sampling was performed at a single Time Series Station (TSS) in the central part of the Ligurian Sea, where horizontal advection is assumed to be negligible. The positioning of the TSS (28 miles offshore, 43°25 N, 8°00 E; 2350m depth) was decided on the basis of a transect from coast to offshore waters. During the transect, CTD casts were performed to determine the position of the hydrodynamic front and the central waters of the Ligurian Sea. No biological samplings were performed during the transect. The objective was to locate the TSS offshore of the front. The same method was already used during DYNAPROC 1, in May 1995 (Andersen and Prieur, 2000). In addition, hydrographic parameters were measured three times at 16 stations located around the TSS (Fig. 1).

2.2 Environmental data acquisition

Wind speed was measured onboard with a meteorological station (sampling every 30 s and smoothing with a moving average with a 1 hour window). Between the two legs, during port call, wind speed data are taken from records by Meteo-France buoy located near the TSS, at the DYFAMED site (43°25N, 7°52E). CTD profiles (SBE 25) were performed with a time interval of about 3 hours (255 profiles, temperature, salinity, pressure, fluorescence, O₂, irradiance). Water sampling was done with a 12 bottles rosette to obtain samples for profiles of nutrients, chlorophyll, and others chemical parameters. *In situ* fluorescence was calibrated with chlorophyll *a* concentration measured on rosette samples by HPLC. Using the method developed by Andersen and Prieur (2000), fluorescence (F, arbitrary units) was converted to chlorophyll concentration (Chl, µg.L⁻¹) with the following relationships:

$$\text{Leg 1: Chl} = 2.0740 * (F - 0.00785) \quad (n=453, r=0.97) \quad (1)$$

$$\text{Leg 2: Chl} = 1.7807 * (F - 0.00785) \quad (n=466, r=0.96) \quad (2)$$

Zooplankton sampling procedure

2.3.1 Zooplankton sampling

Short-term changes in the zooplankton community were investigated with two types of nets: (i) a multiple opening and closing net with 500 μm mesh nets, BIONESS (Sameoto et al., 1980); the sampled community corresponds therefore to large-sized copepods, macroplankton and micronekton; (ii) a WP-II net (200 μm mesh size), the sampled community corresponding to mesozooplankton (copepods mainly). The BIONESS was obliquely hauled over the 250-0m water column (9 different strata) in the vicinity of the time-series station. WP-II sampling was performed with 200-0m vertical tows at the time series station with a triple WP-II net: two samples were used for biomass analysis (Mousseau et al., 2008)¹, the third one was formalin preserved for counting and taxonomic identification. All zooplankton samples were obtained solely at the TSS. During day, 18 samples with WP-II and 18 with BIONESS net were performed; during night, 17 samples with WP-II and 20 with BIONESS.

2.3.2 Preservation, counting and taxonomic identification

Samples were preserved with 5% borax-buffered formalin-seawater before counting and identification. For copepod taxonomy, reference was made to the species inventory for Mediterranean Sea from Razouls and Durand (1991) and the web site of Razouls et al.: <http://copepodes.obs-banyuls.fr>. Largest animals were picked up individually from samples, measured and counted. Each sample was diluted to the volume of 50, 60 or 40 ml, depending on visually determined total zooplankton abundance. After that, 1 ml sub-sample was taken with a calibrated Stempel-pipette in two replicates. In the sub-sample all organisms less than 1.5mm were counted. Animals with a size larger than 1.5mm and rare animals were counted in 1/2, 1/4 or 1/8 of a sample. The largest animals were counted in the whole sample.

Species identification was not possible for all copepods, taxonomic determination is presented here at genus level. When the species could be recognized with absolute certainty,

¹ Mousseau, L., Lefevre, D., Andersen, V., Narcy, F. and Nival, P.: Role of the zooplankton community composition on the mineralisation and the vertical flux of organic matter at a fixed station in the Ligurian Sea, Biogeosciences Discuss., to be submitted, 2008.

the name of the species is specified. Non-copepod taxa were counted at a taxonomic level of family or order.

Preserved WP-II samples were not available for the first part of leg 1 (17 – 22 September). Frozen samples, initially collected for biomass analysis were used for taxonomic identification. To defrost the samples, they were put in a beaker filled with room temperature water. As some organisms were damaged by the freezing, the taxonomic identification was less accurate. WP-II data from 17 – 22 September are also presented in this paper but these data are drawn in grey in the graphs (Fig 4 to 7).

Data analysis

2.4.1 Abundance of zooplankton

Raw data (from BIONESS and WP-II sampling), in numbers of individuals per net, were standardized to number of individuals per square meter, depending on the section of the water column sampled (200-0m for WP-II; 250-0m for BIONESS). Abundance data from the BIONESS depth stratified hauls were integrated through the 0-250m water column. In this study, we have separated copepods from the rest of zooplankton. For copepods, we only present the temporal abundance variation of main copepod genera, (*i.e.* genera whose abundance represents more than 1% of total copepod abundance). For the other organisms, we present temporal abundance variation of main non-copepod taxa, (*i.e.* taxa whose abundance represents more than 1% of total non-copepods abundance). However, a list of total individuals identified (copepods and other taxa) is presented in appendix A.

2.4.2 Diversity indices

The computation of species diversity indices requires a taxonomic identification at species level. In WP-II samples, only 42 % of total number of organisms could be determined at this level, making the calculation of species diversity indices impossible. The WP-II net (200 µm mesh size) caught a large number of juveniles (ratio adult to juveniles: 0.6). Identification to species level of juveniles copepods is very difficult (often not possible), which explains that only 42% of total number of organisms sampled with WP-II have been determined to species level. In contrast, the BIONESS net (500 µm mesh size) samples mainly larger organisms (adults or CV copepodits). So, 99% of copepods could be identified

1 to species level with the BIONESS net. Consequently, species diversity indices were only
2 calculated using copepod data obtained with this net.

3 Three different indices were computed: Shannon index (Shannon, 1948), Pielou
4 evenness (Pielou, 1966), species richness. The comparison of these three indices indicates
5 whether or not diversity variations are due to a change of the number of species, or a
6 modification in the relative contributions of taxa, or a combined effect of these two
7 parameters.

8 Shannon diversity index (H') was computed from formula (3) where s is the number of
9 species and p_i is the relative frequency of the species i .

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \cdot \ln(p_i) \quad (3)$$

12 Pielou evenness (J) was computed by dividing H' by $\ln(s)$, as shown in formula (4):

$$J = H' / \ln(s) \quad (4)$$

15 Species richness is defined as the number of species.

17 2.4.3 Statistical methods

19 *Day-night differences*

20 Wilcoxon-Mann-Whitney test ($p \leq 0.05$) for non-paired samples was used on
21 zooplankton abundance and diversity data to see if there was a significant difference between
22 night and day. If Z value was higher than the critical value 1.64, so, the samples were not
23 significantly different at $p=0.05$; if Z value was higher than 2.33 the samples were not
24 significantly different $p=0.01$.

26 *Relationship between zooplankton abundance and environmental parameters*

27 Perry's method was used to investigate relationships between zooplankton abundance
28 and environmental parameters (Perry and Smith, 1994). This method allows identification of
29 associations between each zooplankton group and an environmental factor (in this study, the
30 integrated water column salinity). The range of salinity values is divided into several classes
31 of equal size, with the number of classes adjusted such that no empty class exists. Frequencies
32 of observations in each class are estimated and the cumulative distribution of frequencies is
33 computed. The sum of zooplankton abundance from all samples in each salinity class is

computed, and this distribution is also cumulated. The cumulative distribution of abundance of each zooplankton group, $g(t)$, was plotted against the cumulative distribution of salinity, $f(t)$. If these two distributions are almost similar, there is no significant dependence of this zooplankton group on the environmental parameter, whereas the greater their difference, the stronger is the association. A Monte Carlo randomization test was set after 10 000 permutations in order to test the significance of association between $g(t)$ and $f(t)$. This method is explained in detail in Perry and Smith, 1994.

Relationship between zooplankton diversity and salinity

The method of cumulative sum of deviations from the mean, called “Cumsum” (Ibañez et al., 1993) is used for (i) detecting changes which occurred in the average level of a series, (ii) determining the date when changes appear, (iii) and estimating the average value of homogenous intervals. This method allows the division of a temporal series with slope reversals in the cumsum curve. In the present study, this method was used (i) to determine relationships between large copepod diversity and water column salinity during the cruise, (ii) to divide the temporal series of zooplankton diversity and salinity.

The temporal variations of salinity and zooplankton diversity indices (day and night) are considered as three distinct chronological series. For each series $x(i)$ of p values, the variable Sp , which is the cumulated sum of deviations from the mean k , is computed as shown in formula (5):

$$Sp = \sum_{i=1}^p (x_i - k) \quad (5)$$

When x_i is equal to the mean k over a period of time, the Sp curve is horizontal. When x_i remains greater than k , Sp curve shows a positive slope and inversely. So, the moment when the series changes relative to the mean can be detected by slope reversals.

RESULTS

Meteorological and environmental conditions

Temporal variations of wind speed (Fig 2-a) was characterised by several strong wind events (>25 knots). During the first part of the cruise, two from NE occurred (17 and 25 September 2004). At the end of the cruise there was a succession of three gusts of wind from opposite directions: SW, NE and SW.

1 The time-depth distribution of temperature (Fig 2-b) shows a highly stratified water
2 column from the beginning of the cruise to 10 October. The thermocline was strongly marked,
3 with a mixed-layer temperature higher than 20°C (22°C during weak wind periods). This
4 thermocline was located at approximately 25m depth throughout the cruise, except at the end
5 of the cruise (11-16 October 2004), where it deepened to 40m depth during the period of
6 successive strong wind events. The deepening of the thermocline was accompanied by a
7 strong cooling of the mixed layer water (due to heat flux decrease) and suggests the beginning
8 of an autumnal de-stratification.

9 The time-depth distribution of salinity (Fig 2-c) shows the occurrence of two
10 intrusions of Low Salinity Water (LSW) during the cruise. This water likely had a coastal
11 origin and crossed the Ligurian front along isopycnals by a barocline instability (Andersen et
12 al., 2008)². The first intrusion (LSW-1), which occurred from 21 to 30 September, was very
13 important as well as by its size as by its intensity. LSW-1 was located between 15m and 75m
14 depth. The lower value recorded was less than 38.05, whereas average salinity at this depth
15 lies between 38.30 and 38.40 outside the intrusion. The second intrusion (LSW-2), which
16 occurred from 9 to 12 October, was weaker and restricted to the layer 20-40m. A salinity less
17 than 38.30 was recorded during two days, and minimum salinity was not lower than 38.20.

18 The time-depth distribution of chlorophyll *a* (Fig 2-d) shows a vertical bimodal
19 distribution during the beginning of the cruise. The deeper peak (80m depth) was mainly
20 composed of senescent diatoms, which quickly sedimented. The physiological state
21 (senescent) of the diatoms was inferred from the aspect of diatom cells under the microscope
22 (Lasternas et al., 2008)³. The upper peak, which was located at about 50m depth, was mainly
23 composed of nanophytoplankton. The 50 m peak persisted until the end of the cruise but the
24 maximum concentration occurred at the beginning of the cruise (19 – 22 September). The
25 decline coincided with the arrival of LSW-1.

² Andersen, V., Goutx, M., Prieur, L. and Dolan, J. R.: Short-scale temporal variability of physical, biological and biogeochemical processes in the NW Mediterranean Sea: an introduction, *Biogeosciences Discuss.*, to be submitted, 2008.

³ Lasternas, S., Tunin-Ley, A., Ibañez, F., Andersen, V., Pizay, M.-D. and Lemée, R.: Daily vertical abundance and diversity of microphytoplankton in NW Mediterranean Sea during the summer to autumn transition.(DYNAPROC II cruise; Sep-Oct 2004), *Biogeosciences Discuss.*, to be submitted, 2008.

Zooplankton abundance

3.2.1 Total zooplankton biomass

A detailed analysis of temporal changes in total zooplankton biomass is provided by Mousseau et al. (2008)¹. Briefly, total zooplankton dry weight integrated over the 200-0m water column varied between 0.15 g.m⁻² and 3.79 g.m⁻² (Fig 3). As expected, night data were generally higher than day data, except for one datum (night between 18 and 19 September). This general pattern was caused by migratory organisms which are located in deep layers during day and move to the surface layer during night. In spite of a strong variability in the data, it is noticeable that average zooplankton biomass appeared higher during LSW-1.

3.2.2 Abundance of major zooplankton taxa

The abundance of total copepods (adults and copepodits) sampled with WP-II varied between 10000 and 45000 ind.m⁻² (Fig 4a). It reached a maximum during LSW-1, after which it nearly returned to initial values. In contrast, there were no detectable effects of LSW-2 on total copepod abundance. Copepodits, which represent more than 48% of total copepod numbers, showed the same pattern as total copepods, with a maximum of 22000 ind.m⁻² during LSW-1 (Fig 4b). When considering abundance of adults averaged over the sampling period, the genus *Clausocalanus* ranked first, followed by *Oithona*, *Pleuromamma*, *Calocalanus* and *Neocalanus*. The sum of these five genera represented nearly 90% of the abundance of adults. *Clausocalanus* spp. was mainly *C. pergens* (43%). Its abundance did not vary a lot during the cruise but one maximum was recorded during the night between 27 and 28 September (Fig 4c). *Oithona* spp. (61% *O. similis*) appeared to fluctuate randomly during the study period (Fig 4d). *Pleuromamma* spp. (96% *P. abdominalis* and 4% *P. gracilis*) had a maximum around 7 October (Fig 4e). *Neocalanus* spp. (exclusively *N. gracilis*) and *Calocalanus* spp. show a maximum of abundance during LSW-1 (Fig 4f -g).

Among the non-copepod taxa sampled in WP-II, the most abundant were the appendicularians, followed by pteropods, ostracods, hyperiids, chaetognaths and euphausiids (Fig 5a-f). For most of these taxa, abundance fluctuated randomly without any strong relationship with either LSI-1 or 2 (Fig 5a-f). The most striking feature was the occurrence of short term abundance peaks (each time constituted with only one point): Appendicularians (night between 28 and 29 September), Pteropods (15 October), Ostracods (night between 28

and 29 September), Hyperiid (night between 19 and 20 September), Chaetognaths (25 September). These short term variations could have been related to horizontal patchiness.

Most of the small copepods and copepodites collected with WP-II net in the size range 200-500 μm did not appear in the BIONESS samples. Total abundance of large copepods sampled with this net, fluctuated around 500 ind. m^{-2} (Fig 6a) but showed a strong increase on 21 September at the beginning of LSI-1 (until 3000 ind. m^{-2}). Afterwards, concentrations declined until the end of LSW-1 to return nearly to the initial values. As with WP-II samples, there was no increase of total large copepods during LSW-2. The abundance increase during LSW-1 was observed for most of the principal copepod genera, especially the dominant one: *Neocalanus* (Fig 6b). This genus consisted of a single species, *N. gracilis* (as is WP-II samples) and represented more than 50% of total copepod numbers sampled with BIONESS net. It ranked first by average abundance, followed by *Nannocalanus* (exclusively *N. minor*), *Pleuromamma* (32% *P. abdominalis* and 68% *P. gracilis*), *Euchaeta*, *Scolecithricella*, *Heterorhabdus* and *Mesocalanus* (exclusively *M. tenuicornis*). The abundance of all these taxa clearly increased with LSW-1, except for *Euchaeta* and *Scolecithricella*, for which abundance increases were less evident (Fig 6c-h).

Among non-copepod taxa sampled with BIONESS net, the most abundant were euphausiids (50 % *Nematoscelis megalops*, 28 % *Meganyctiphanes norvegica* and 14 % *Stylocheiron longicorne*), followed by chaetognaths, hyperiids, ostracods and pteropods (Fig 7a-e). As in WP-II samples, there was no clear effect of LSW-1 or 2 on these taxa. Their abundances fluctuated randomly, mostly dominated by day-night variations.

3.2.3 Day-night variations in zooplankton abundance

Vertical samples integrating zooplankton organisms over the upper layer (0-200m) hide any migration into this depth range, so variations between day and night will reveal only taxa which are migrating out of this superficial layer during day. Among all organisms sampled with WP-II, only hyperiids and euphausiids showed a significant difference between night and day abundances (Table 1). Among large-sized organisms (BIONESS samples), the difference between day and night abundance was statistically significant for euphausiids, pteropods and hyperiids and also for the copepod genera *Euchaeta*, *Pleuromamma* and *Scolecithricella*. These organisms crossed the low salinity layer during night, confronted with a 0.2 salinity decrease and did not modify their behavior.

1 Pteropods and the copepods *Pleuromamma* are known for their strong migratory
2 behavior (Andersen, 2001b) and we found a significant day-night abundance variations only
3 in BIONESS samples. This could be the consequence of two facts: first, the large proportion
4 of juveniles in WP-II sampled, which do not migrate out of the 0-200m layer, and second the
5 patchiness inducing large variability in successive samples.

7 3.2.4 Relationship between zooplankton abundance and salinity

8 The results of Perry's test used to examine the relationship between salinity and
9 abundance of the different groups, are presented in table 2 and figure 8 and 9. For the groups
10 whose day-night abundance was not significantly different, Perry's test was made by merging
11 night and day data. In contrast, day and night data were tested separately for the others. Here,
12 salinity is used as an indicator of different water masses. A significant influence of salinity on
13 zooplankton abundance does not mean that these organisms actively favour different
14 salinities. It rather indicates that the distribution of zooplankton is related to different water
15 masses.

16 Most of the copepods from WP-II samples were significantly influenced by salinity
17 (Table 2): total copepods, copepodits, *Calocalanus* and *Neocalanus*. These organisms were
18 mainly sampled during low salinity periods (Fig 8a). About 40% of total copepods,
19 copepodits and *Neocalanus* were sampled in the two first salinity classes and 50% of
20 *Calocalanus*.

21 As with WP-II, most copepods sampled with BIONESS were significantly influenced
22 by salinity (Table 2): total copepods, *Euchaeta* (day), *Heterorhabdus*, *Mesocalanus*,
23 *Nannocalanus*, *Neocalanus* and *Pleuromamma* (day and night). 45 to 80% of these groups
24 were sampled in the two first salinity classes (Fig 9a-c).

25 The non-copepod taxa sampled with WP-II and BIONESS nets seemed less influenced
26 by salinity. Only the small ostracods (<200 μ m, WP-II samples) showed a significant
27 relationship with salinity (Table 2). 50% of these organisms were sampled during the two first
28 salinity classes (Fig 8b).

Diversity of large copepods

3.3.1 Day-night variations of diversity

The results of Wilcoxon-Mann-Whitney test (Table 3) showed that night values of Shannon diversity index and Pielou evenness were significantly higher than day values. However, day and night species richness were not significantly different. In other terms, during the night, Shannon index and Pielou evenness values were higher but the number of species did not change. This could have been due to the migratory taxa (*Euchaeta spp.*, *Pleuromamma spp.* and *Scolecithricella spp.*) whose abundance were low in 0-250m layer during day, and are increased considerably at night.

3.3.2 Temporal variations of large copepods diversity

The values of the Shannon diversity index strongly varied during the time of sampling between 1.10 and 3.00 (Figure 10). Lowest values were recorded during LSW-1, during day as well as during night. We can thus suggest that there was an impact of the LSW-1 on the copepod community structure, but this perturbation had a short duration time. The Pielou evenness varied between 0.24 and 0.64 and paralleled the Shannon diversity index. Decreases in Shannon index and Pielou evenness during LSW-1 were due to marked increases in the abundance of *N. gracilis* and *N. minor* which dominated the copepod community. The species richness (i.e. number of species) fluctuated in the range 18 to 30, with a strong random variations from day to day. It did not decrease at the beginning of LSI-1 which confirms that shifts in diversity indices reflected changes in relative abundances of taxa within a stable community.

3.3.3 Relationship between large copepods diversity and salinity

Figure 11, shows the cumulated sum of deviations from the mean (Cumsum) for salinity and night and day Shannon index. All three variables showed the same pattern: slope reversals occur at the same time, which suggests that diversity changes are related to changes in salinity. Figure 11 also suggests that the sampling period can be divided in four sequences:

- Part 1 (17 – 20 September): slopes are positives, which mean that successive values are above the mean as well as for salinity than for Shannon index.

- Part 2 (20 – 30 September): negative slopes, which indicate values under the mean for salinity and diversity. This is the LSW-1 period.
- Part 3 (4 – 9 October): slopes become positives again, which indicates the end of LSW-1. Copepods community is returning to its undisturbed state.
- Part 4 (9 – 16 October): slopes are close to zero. There is no effect of LSW-2. Copepods community structure comes back to its initial values; salinity and diversity are stable.

DISCUSSION

Comparison with previous studies

Although NW Mediterranean zooplankton has been the object of many studies, we have chosen to limit the comparison with the DYNAPROC 1 cruise because it is the only study with the same sampling strategy. The other studies which dealt with zooplankton in the Ligurian Sea did not have the same sampling strategy and the same temporal and spatial scales than DYNAPROC 2. For example, Pinca and Dallot (1995) explored the geographical distribution of zooplankton in the Ligurian Sea in spring but they presented the abundance (in ind.m⁻³) in the whole collection, including coastal, frontal and offshore stations. Sardou et al. (1996) studied the seasonal variations in abundance of macroplankton in the NW Mediterranean Sea but they used a 1cm mesh-size net; Gasser et al. (1998) studied zooplankton on a coastal-offshore transect in the Ligurian Sea but they focused their study on the vertical distribution and did not consider short time-scale variations. Mcgehee et al. (2004) studied several physical and biological parameters in the whole Ligurian Sea (37 stations) but zooplankton were counted at only 3 stations and they did not consider temporal variations of zooplankton abundance. Consequently, the study of Andersen et al. (2001a and b) which presents short-term variation of zooplankton abundance in the central part of the Ligurian Sea during one month (DYNAPROC 1 cruise), appears the only study with which a reasonable comparison is possible.

Their study took place in May 1995 (DYNAPROC 1 cruise), which permits comparison of zooplankton community dynamics at the same place during two different seasonal transitions: late spring-summer and summer-autumn. We will present here the similarities and the differences between the two zooplankton communities observed.

In the study of Andersen et al. (2001a), total copepod abundance sampled with WP-II fluctuated between 15000 and 50000 ind.m². During DYNAPROC 2, the range of values is very similar: 10000-45000 ind.m². The comparison of major taxa sampled during DYNAPROC 1 (late spring-summer) and DYNAPROC 2 (summer-autumn) reveals that the two periods shared a great number of taxa: *Clausocalanus*, *Euchaeta*, *Heterorhabdus*, *Neocalanus*, *Oithona* and *Pleuromamma*. The comparison of the abundance of major copepods taxa during DYNAPROC 1 and DYNAPROC 2 (Table 4) is possible only with WP-II net because the layers sampled were the same during the two cruises (200-0m), which is not the case with BIONESS net (980-0m for DYNAPROC 1 and 250-0m in this study). The genera *Clausocalanus* and *Oithona* were three time less abundant during DYNAPROC 2. However, abundance of *Neocalanus* and *Pleuromamma* were of the same order of magnitude. Andersen et al (2001a) reported the presence of *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus* and *Monacilla typica* among the major species during DYNAPROC 1 with a relative abundance respectively of 28.5%, 1.3% and 4.5%. Although these three taxa were found during DYNAPROC 2, their abundance was very low (0.25 % *C. helgolandicus*, 0.20 % *C. typicus* and 0.03 % *M. typica*). *C. helgolandicus* overwinters at 400-800m depth at the period of the year studied (Bonnet et al., 2005) and *M. typica* is a deep-living species (Andersen et al., 2001a), which could explain their low abundance in the 0-250m layer. *C. typicus* is a spring species whose abundance decreases during summer (Mazzocchi et al., 2007), and it becomes rare in autumn.

Mesocalanus is the only genus which appears among the major taxa found during DYNAPROC 2 but not during DYNAPROC 1. The abundance of this species is low outside LSW-1 (<10 ind.m⁻²) but it increased during the low salinity event. Without the increase during LSW-1, *Mesocalanus* would not have been among the major taxa in DYNAPROC 2 cruise. During DYNAPROC 2 cruise, all individuals from the genus *Mesocalanus* belong to the species *tenuicornis*. *M. tenuicornis* is an oceanic species which was collected in all temperate and subtropical waters (Beaugrand et al., 2002; Keister et al., 2003; Morgan et al., 2003; Mackas et al., 2005). In the Ligurian Sea, Pinca and Dallot (1995) suggested that the central zone is favourable environment for the development of the large copepods species like *M. tenuicornis*. However, Mcgehee et al. (2004), who studied the spatial distribution of copepods in the Ligurian Sea, shows that (i) this species is not totally absent from the coastal zone, (ii) in two stations of the central part of the Ligurian Sea, this species is absent in one station and present in large numbers in the other. Meanders in the frontal structure might explain the differences in the spatial position of the maximum of abundance for some

1 copepod species (Boucher et al., 1987). For DYNAPROC 2 cruise, we suggest that *M.*
2 *tenuicornis* found favourable conditions in the low salinity water mass and were displaced
3 with the water displacement.

5 **Impact of LSW on zooplankton community**

6 The sampling site of DYNAPROC 2 cruise was located near the permanent
7 DYFAMED time-series station. For many years, this offshore site was thought to be protected
8 from coastal inputs by the presence of the Ligurian current flowing along the coast (Béthoux
9 and Prieur, 1983; Sournia et al., 1990; Marty and Chiaverini, 2002). Recently, Stewart et al.
10 (2007) formulated the possibility of lateral processes at DYFAMED site (transport of particles
11 along isopycnals or intrusion of shelf waters to the site) to explain the disparity in their
12 sediment traps data. The DYNAPROC 2 cruise data brings some arguments in favour of the
13 shelf water intrusion hypothesis. These observations are the first ones which show clearly the
14 dynamics of such intrusion in the central part of the Ligurian Sea.

15 The results of our study showed that the arrival of LSW-1 in the sampling area was
16 associated with changes in the copepod community. We suggest that LSW-1 contained its
17 own zooplankton community and passed through the sampling area, thus causing a
18 community replacement. There were no taxonomic changes but rather only an abundance
19 increase of some groups and a decrease in the diversity, in terms of evenness, of large
20 copepods. The LSW-1 did not bring any new group of zooplankton: all taxonomic groups
21 found during LSW-1 were also sampled outside the intrusion. The zooplankton community
22 was not the only trophic level affected by LSW intrusions during the cruise. A significant
23 positive effect on total bacterial abundance and production was shown (Mével et al., 2008)⁴.
24 Changes in phytoplankton community were revealed (Lasternas et al., 2008)³ and these
25 authors also noted the presence of a coastal species *Scrippsiella* sp. during LSW intrusions.
26 Similar patterns of community organization of *Ceratium*, tintinnids and mesozooplankton
27 during the cruise were showed in a recent study (Raybaud et al., 2008)⁵.

⁴ Mével, G., Vernet, M. and Ghiglione, J.F.: Seasonal to hour variation scales in abundance and production of total and particle-attached bacteria from the open NW Mediterranean Sea (0-1000 m), Biogeosciences Discuss., 5, 1899-1932, 2008.

⁵ Raybaud, V., Tunin-Ley, A., Ritchie, M.E. and Dolan, J.: Similar patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the Mediterranean Sea, Biogeosciences Discuss. submitted, 2008.

The changes in zooplankton community during DYNAPROC 2 are summarised in Fig 12. The temporal segmentation of the cruise was obtained from the cumsum on salinity (part 3.3.3). Among the taxa which were significantly associated with salinity, the increase of abundance did not occurred exactly at the same time for all groups. The different lags in the timing of the variations of several copepod taxa suggest different characteristics at the beginning, in the middle and at the end of LSW-1. *Nannocalanus* and large *Neocalanus* strongly increased in abundance at the beginning of LSW-1 but their abundance decreased quickly after this event. *Euchaeta* also increased at the beginning of LSW-1 but its abundance stayed high throughout the intrusion. *Mesocalanus* increased at the middle of the intrusion but decreased immediately. The abundance increase of undetermined copepodits, *Heterorhabdus*, small *Neocalanus* and *Pleuromamma* occurred at the end of LSW-1 and had a short duration. A decrease in measures of the diversity of large copepods diversity (Shannon index and Pielou evenness) was visible only at the beginning of LSW-1.

Although we observed an increase in copepod abundance during LSW-1, the increase is unlikely to represent a preference for low salinity waters. Rather, zooplankton is strongly influenced by currents and hydrodynamic. Salinity is, in fact, a marker which indicates the arrival of different water masses containing different populations. The increase of zooplankton abundance during LSW-1 cannot be explained by reproduction for two reasons. First, the increase occurred too fast and second, high abundance did not last a long time as the zooplankton community returned to its initial structure a few days after LSW-1, before the end of the cruise.

Kelly-Gerreyn et al. (2006) studied low salinity water intrusions in the western English Channel but their study had a physical orientation. They investigated the origin, the transport and the occurrence of such intrusions but did not address biological aspects.

The offshore transport of coastal species has been extensively studied in upwelling systems. Some copepods species have a life cycle linked to transport water from the coast to offshore, such as *Calanoides carinatus* (Peterson, 1999). For such a system, there must be a match between the upwelling time scale and the life cycle of copepods time scale. In our study, the time and space-scale is much smaller than in an upwelling system. We observed a coastal water 'lens' with a thickness not exceeding 50m, which crossed the sampling area in only 9 days, which is shorter than the lifetime of large copepods. The time and space-scale are so different that we cannot compare our study to an upwelling system. Moreover, LSW intrusions appear as a short-time scale perturbation; thereafter, the ecosystem returns to its initial characteristics.

CONCLUSION

DYNAPROC 2 cruise was initially devoted to study, at short time scales, how ecosystems switch from summer oligotrophy to autumnal mesotrophy in the Ligurian Sea, and notably the effect of wind forcing on mixing. Monthly data acquired since 1991 at DYFAMED station, showed that summer-autumn shift generally occurred between mid-September to mid-October (Marty and Chiaverini, 2002). In 2004 (the year of DYNAPROC 2 cruise), the seasonal shift occurred late and the destratification due to wind started only five days before the end of the cruise, which is too short to study its effect on zooplankton community. However, a marked phenomenon was recorded during the cruise: the intrusion of coastal LSW two times in the sampling area, which was thought to be protected from coastal water by Ligurian current flow. Although the authors of a recent study (Stewart et al., 2007) proposed the existence of such coastal intrusions existence at the DYFAMED station, they have never been observed before DYNAPROC 2. The cruise lasted only one month but two coastal water intrusions were observed, which suggest that the central part is not as isolated as thought by Béthoux and Prieur (1983).

Our study documents a marked effect of coastal LSW intrusion on the offshore zooplankton community of the Ligurian Sea, and therefore its potential effect on the vertical flux of matter. Zooplankton greatly contributes to the flux of to deep layers through faecal pellets and daily migration (Conte et al., 2001). J.C. Miquel studied particle flux with sediment trap during DYNAPROC 2 cruise (*pers. comm.*, DYNAPROC 2 workshop, 5-6th of July 2005). At 200m depth the total mass flux showed important changes during LSW-1, when zooplankton abundance increased. From day 262 to 268, the average total mass flux was $30 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$. However, after the low salinity event, the average total mass flux was about half the preceding value (fluctuated around $15 \text{ mg.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$). These high values of mass flux during LSW-1 could be caused by the different water masses but their timing corresponds with the increase of zooplankton abundance in the 0-200m layer.

Consequently, it seems necessary to multiply high frequency studies or automatic measurements in this area in the aim (i) to determine the frequency occurrence of LSW intrusions in the central part of the Ligurian Sea, (ii) and to confirm their influence on the ecosystem.

APPENDIX A

2

3 **Table A1:** List of copepod species sampled with WP-II net (200 μm mesh-size) during
 4 DYNAPROC 2 cruise. Parts 1 to 4 are the time sequences defined in paragraph 3.3.3. *N* is the
 5 number of samples. Abundances are expressed in number of individuals per meter square
 6 integrating through the layer 0-200m: average (min;max).

7

Copepods WP-II (ind.m ⁻²)	Part 1		Part 2		Part 3		Part 4	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
	<i>N=4</i>	<i>N=2</i>	<i>N=5</i>	<i>N=7</i>	<i>N=5</i>	<i>N=4</i>	<i>N=4</i>	<i>N=4</i>
<i>Acartia danae</i>	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0.6 (0;4.5)	3.6 (0;18.2)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Acartia negligens</i>	20.5 (0;63.6)	4.5 (0;9.1)	34.5 (0;54.5)	26 (0;72.7)	0 (0;0)	14.8 (0;36.4)	9.1 (0;36.4)	0 (0;0)
<i>Acartia spp.</i>	20.5 (0;45.5)	9.1 (0;18.2)	20 (0;72.7)	13 (0;36.4)	0 (0;0)	6.8 (0;18.2)	11.4 (0;36.4)	0 (0;0)
<i>Aetideus armatus</i>	0 (0;0)	2.3 (0;4.5)	0 (0;0)	2.6 (0;9.1)	3.6 (0;18.2)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	2.3 (0;9.1)
<i>Aetideus giesbrechti</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	5.2 (0;36.4)	1.8 (0;9.1)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Aetideus spp.</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0.9 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
Calanoid copepodits	8221.6 (6477.3;9681.8)	8306.8 (8295.5;8318.2)	14172.7 (9886.4;22909.1)	13059.7 (6818.2;20000)	8841.8 (7240.9;10227.3)	8180.7 (5568.2;11272.7)	5160.2 (3181.8;6636.4)	5670.5 (4636.4;7363.6)
<i>Calocalanus spp.</i>	812.5 (545.5;1250)	218.2 (27.3;409.1)	970 (145.5;1772.7)	917.5 (300;2954.5)	604.5 (127.3;1250)	328.4 (168.2;545.5)	203.4 (72.7;340.9)	169.3 (27.3;422.7)
<i>Centropages spp.</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	4.5 (0;13.6)	0 (0;0)	0.9 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Centropages typicus</i>	28.4 (9.1;36.4)	56.8 (50;63.6)	32.7 (0;59.1)	79.2 (0;309.1)	16.4 (0;22.7)	20.5 (0;36.4)	25 (9.1;36.4)	18.2 (0;36.4)
<i>Centropages violaceus</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.9 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Chiridius poppei</i>	0 (0;0)	13.6 (0;27.3)	0 (0;0)	24 (0;45.5)	8.2 (0;22.7)	23.9 (13.6;36.4)	0 (0;0)	63.6 (27.3;109.1)
<i>Clausocalanus spp.</i>	1546.6 (813.6;2363.7)	3900 (2950;4850)	4372.6 (813.6;9286.3)	4877.6 (1931.8;11681.8)	5458.1 (2004.6;14181.7)	4471.9 (2800;5477.2)	1547.8 (1013.7;2227.3)	2577 (1063.7;3927.2)
<i>Clytemnestra rostrata</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	19.5 (0;136.4)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Clytemnestra spp.</i>	70.5 (54.5;90.9)	54.5 (54.5;54.5)	80 (0;200)	61.1 (0;21802)	72.7 (18.2;145.5)	69.3 (22.7;90.9)	43.2 (0;81.8)	47.7 (9.1;109.1)
<i>Copepoda nauplii</i>	170.5 (0;681.8)	954.5 (0;1909.1)	29.1 (0;109.1)	140.9 (0;454.5)	37.3 (0;113.6)	22.7 (0;54.5)	60.2 (0;113.6)	109.1 (54.5;136.4)
<i>Corycaeidae gen. spp.</i>	2.3 (0;9.1)	6.8 (0;13.6)	5.5 (0;27.3)	63.7 (0;272.7)	0 (0;0)	0 (0;0)	6.8 (0;27.3)	0 (0;0)
<i>Corycaeus furcifer</i>	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	2.7 (0;9.1)	3.9 (0;13.6)	7.3 (0;27.3)	3.4 (0;9.1)	2.3 (0;9.1)	0 (0;0)
<i>Corycaeus spp.</i>	2.3 (0;9.1)	9.1 (0;18.2)	208.2 (0;540.9)	29.2 (0;59.1)	46.4 (0;100)	43.2 (0;127.3)	28.4 (0;90.9)	20.5 (0;45.5)
<i>Corycaeus typicus</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.9 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Ctenocalanus vanus</i>	4.5 (0;18.2)	0 (0;0)	52.7 (9.1;127.3)	76.6 (18.2;227.3)	88.2 (4.5;163.6)	190.9 (90.9;290.9)	34.1 (18.2;45.5)	27.3 (0;72.7)
<i>Eucalanus spp.</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)
<i>Euchaeta acuta</i>	71.6 (31.8;145.5)	140.9 (127.3;154.5)	70.9 (22.7;122.7)	198 (0;604.6)	56.4 (4.5;113.6)	137.5 (95.4;209.1)	92 (36.4;136.4)	217.1 (145.5;268.1)
<i>Euchaeta norvegica</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Euchirella messinensis</i>	0 (0;0)	9.1 (0;18.2)	0 (0;0)	2.6 (0;13.6)	3.6 (0;13.6)	3.4 (0;4.5)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)
<i>Euchirella spp.</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0.6 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)

<i>Farranula</i> spp.	0 (0;0)	0 (0;0)	1.8 (0;9.1)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Haloptilus acutifrons</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Haloptilus longicornis</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	2.7 (0;13.6)	19.5 (0;90.9)	4.5 (0;18.2)	4.5 (0;18.2)	2.3 (0;9.1)	0 (0;0)
<i>Haloptilus</i> spp.	0 (0;0)	0 (0;0)	28.2 (0;140.9)	0.6 (0;4.5)	7.3 (0;36.4)	0 (0;0)	5.7 (0;18.2)	4.5 (0;18.2)
<i>Harpacticoida</i>	34.1 (0;136.4)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Heterorhabdus</i> spp.	10.23 (4.55;18.18)	20.45 (18.18;22.73)	222.73 (0;1027.27)	40.91 (9.09;109.09)	340.91 (59.09;577.27)	131.82 (77.27;213.64)	229.55 (36.36;463.64)	196.59 (50;336.36)
<i>Lucicutia flavicornis</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0.6 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Lucicutia gemina</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.9 (0;13.6)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Lucicutia</i> spp.	0 (0;0)	9.1 (0;18.2)	0 (0;0)	5.8 (0;40.9)	3.6 (0;18.2)	5.7 (0;18.2)	2.3 (0;9.1)	2.3 (0;9.1)
<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	13.6 (4.5;36.4)	9.1 (0;18.2)	45.5 (0;195.5)	69.5 (9.1;227.3)	1.8 (0;4.5)	5.7 (0;13.6)	2.3 (0;9.1)	3.4 (0;9.1)
<i>Microcalanus pusilus</i>	0 (0;0)	9.1 (0;18.2)	3.6 (0;18.2)	35.1 (0;227.3)	15.5 (0;54.5)	22.7 (0;54.5)	13.6 (0;36.4)	0 (0;0)
<i>Microsetella rosea</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	19.5 (0;136.4)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Microsetella</i> spp.	36.4 (18.2;54.5)	9.1 (9.1;9.1)	14.5 (0;36.4)	46.1 (0;90.9)	11.8 (0;18.2)	5.7 (0;13.6)	36.4 (0;54.5)	36.4 (0;54.5)
<i>Mimocalanus cultifer</i>	2.3 (0;9.1)	4.5 (0;9.1)	0 (0;0)	2.6 (0;13.6)	3.6 (0;18.2)	29.5 (0;100)	0 (0;0)	14.8 (4.5;27.3)
<i>Miracia efferata</i>	5.7 (0;18.2)	0 (0;0)	3.6 (0;13.6)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	5.7 (0;9.1)	0 (0;0)
<i>Miracia minor</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.9 (0;4.5)	3.9 (0;18.2)	0 (0;0)	2.3 (0;9.1)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Mormonilla minor</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	46.4 (0;200)	0 (0;0)	30.9 (9.1;54.5)	72.7 (36.4;113.6)	52.3 (0;90.9)	77.3 (0;181.8)
<i>Nannocalanus minor</i>	70.5 (22.7;95.5)	93.2 (31.8;154.5)	150 (9.1;259.1)	100.6 (9.1;236.4)	8.2 (0;18.2)	20.5 (9.1;36.4)	11.4 (0;27.3)	14.8 (4.5;18.2)
<i>Neocalanus gracilis</i>	252.3 (118.2;354.5)	115.9 (100;131.8)	850.9 (263.6;1413.6)	687 (450;1127.3)	500.9 (318.2;631.8)	450 (290.9;600)	569.3 (459.1;659.1)	865.9 (740.9;1054.5)
<i>Oithona similis</i>	2288.6 (1772.7;3636.4)	829.5 (409.1;1250)	2010.9 (1363.6;3954.5)	2289 (909.1;5227.3)	2809.1 (1590.9;3750)	1488.6 (1090.9;2386.4)	2340.9 (1181.8;3068.2)	1971.6 (409.1;3090.9)
<i>Oithona</i> spp.	719.32 (9.1;1363.6)	279.55 (250;309.1)	2183.64 (204.5;4954.5)	1703.25 (300;4518.2)	1892.73 (981.8;3813.6)	1212.50 (554.6;1768.2)	992.05 (200;1490.9)	722.73 (609.1;890.9)
<i>Oncaea mediterranea</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.9 (0;4.5)	1.3 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Oncaea</i> spp.	4.5 (0;18.2)	0 (0;0)	74.5 (0;236.4)	46.1 (0;113.6)	34.5 (0;136.4)	15.9 (0;27.3)	36.4 (0;90.9)	0 (0;0)
<i>Paracalanus nanus</i>	11.4 (0;36.4)	0 (0;0)	0 (0;0)	7.8 (0;36.4)	0 (0;0)	0 (0;0)	4.5 (0;18.2)	0 (0;0)
<i>Paracalanus</i> spp.	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	3.6 (0;18.2)	5.7 (0;18.2)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Pareuchaeta spinosa</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.3 (0;9.1)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Paroithona parvula</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	13 (0;72.7)	7.3 (0;18.2)	1.1 (0;4.5)	4.5 (0;18.2)	27.3 (0;90.9)
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	1.1 (0;4.5)	31.8 (27.3;36.4)	21.8 (0;90.9)	68.2 (4.5;113.6)	30.9 (0;100)	46.6 (4.5;86.4)	4.5 (0;18.2)	45.5 (18.2;63.6)
<i>Pleuromamma gracilis</i>	1.1 (0;4.5)	56.8 (40.9;72.7)	648.2 (0;1845.5)	714.3 (22.7;1913.6)	1758.2 (595.5;2495.5)	1568.2 (350;3322.7)	647.7 (218.2;1354.5)	725 (386.4;1086.4)
<i>Ratania flava</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	1.8 (0;9.1)	7.8 (0;27.3)	6.4 (0;18.2)	3.4 (0;4.5)	0 (0;0)	3.4 (0;9.1)
<i>Scaphocalanus curtus</i>	4.5 (0;18.2)	13.6 (9.1;18.2)	14.5 (0;36.4)	61 (0;136.4)	40 (18.2;109.1)	59.1 (54.5;72.7)	6.8 (0;18.2)	54.5 (0;72.7)
<i>Scolecithricella</i> spp.	4.55 (0;9.09)	38.64 (27.27;50)	10 (0;22.73)	143.51 (40.91;245.45)	42.73 (9.09;109.09)	130.68 (86.36;209.09)	15.91 (0;45.45)	88.64 (45.45;163.64)
<i>Scolecithrix bradyi</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0.6 (0;4.5)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Scolecithrix danae</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)
<i>Spinocalanus</i> spp.	0 (0;0)	13.6 (9.1;18.2)	0 (0;0)	7.8 (0;36.4)	4.5 (0;18.2)	4.5 (0;18.2)	4.5 (0;18.2)	9.1 (0;36.4)
<i>Vettoria granulosa</i>	50 (18.2;118.2)	50 (27.3;72.7)	105.5 (27.3;272.7)	48.1 (9.1;81.8)	14.5 (0;27.3)	18.2 (9.1;27.3)	43.2 (27.3;72.7)	40.9 (27.3;54.5)

1

2

Table A2: List of non-copepod taxa sampled with WP-II net (200 μm mesh-size) during DYNAPROC 2 cruise. Parts 1 to 4 are the time sequences defined in paragraph 3.3.3. *N* is the number of samples. Abundances are expressed in number of individuals per meter square integrating through the layer 0-200m: average (min;max).

Non-copepod WP-II (ind.m ⁻²)	Part 1		Part 2		Part 3		Part 4	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
	<i>N</i> =4	<i>N</i> =2	<i>N</i> =5	<i>N</i> =7	<i>N</i> =5	<i>N</i> =4	<i>N</i> =4	<i>N</i> =4
Appendicularians	0 (0;0)	0 (0;0)	479.1 (0;1827.3)	805.2 (0;3954.5)	519.1 (0;1022.7)	520.5 (18.2;1159.1)	380.7 (0;636.4)	272.7 (0;1000)
Chaetognaths	4.5 (0;9.1)	0 (0;0)	43.6 (4.5;181.8)	15.6 (4.5;31.8)	14.5 (0;36.4)	6.8 (0;18.2)	21.6 (13.6;31.8)	11.4 (0;31.8)
Doliolids	0 (0;0)	0 (0;0)	0.9 (0;4.5)	3.2 (0;22.7)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)
Euphausiids	8 (0;18.2)	11.4 (4.5;18.2)	10.9 (9.1;13.6)	21.4 (13.6;27.3)	6.4 (0;18.2)	11.4 (4.5;22.7)	8 (4.5;9.1)	36.4 (13.6;63.6)
Fishes	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)	2.7 (0;13.6)	4.5 (0;27.3)	5.5 (0;9.1)	5.7 (0;13.6)	3.4 (0;4.5)	0 (0;0)
Hydromedusae	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	7.8 (0;27.3)	1.8 (0;9.1)	5.7 (0;13.6)	10.2 (0;36.4)	1.1 (0;4.5)
Hyperiid	8 (0;22.7)	136.4 (68.2;204.5)	1.8 (0;4.5)	26 (0;50)	8.2 (0;40.9)	21.6 (0;40.9)	2.3 (0;9.1)	25 (9.1;40.9)
Isopods	5.7 (0;13.6)	2.3 (0;4.5)	17.3 (9.1;27.3)	11.7 (0;36.4)	5.5 (0;13.6)	9.1 (0;13.6)	1.1 (0;4.5)	9.1 (9.1;9.1)
Mysidacea	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)
Ostracods	1.1 (0;4.5)	4.5 (0;9.1)	61.8 (9.1;145.5)	184.4 (18.2;818.2)	90 (22.7;245.5)	30.7 (0;68.2)	29.5 (0;72.7)	31.8 (18.2;45.5)
Pteropods	2.3 (0;9.1)	38.6 (18.2;59.1)	60 (0;236.4)	50 (0;168.2)	172.7 (63.6;300)	128.4 (45.5;186.4)	187.5 (72.7;377.3)	150 (50;250)
Salps	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	1.1 (0;4.5)	0 (0;0)
Siphonophora destruited (parts)	-	-	-	-	-	-	-	-

1 **Table A3:** List of copepod species sampled with BIONESS net (500 µm mesh-size) during
2 DYNAPROC 2 cruise. Parts 1 to 4 are the time sequences defined in paragraph 3.3.3. *N* is the
3 number of samples. Abundances are expressed in number of individuals per meter square
4 integrating through the layer 0-250m: average (min;max).
5

Copepods BIONESS (ind.m ⁻²)	PART 1		PART 2		PART 3		PART 4	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
	N=4	N=3	N=6	N=7	N=5	N=6	N=3	N=4
<i>Acartia</i> spp.	0 (0;0)	0 (0;0)	0.03 (0;0.2)	0 (0;0)	0.09 (0;0.3)	0 (0;0)	0.08 (0;0.3)	0 (0;0)
<i>Aetideus acutus</i>	0 (0;0)	0.08 (0;0.2)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Aetideus armatus</i>	0.19 (0;0.4)	0.69 (0.5;0.9)	0.81 (0.1;2.9)	0.3 (0;1.1)	0.28 (0;0.8)	0.3 (0;0.7)	0 (0;0)	0 (0;0.1)
<i>Aetideus giesbrechti</i>	0.21 (0;0.7)	0.25 (0;0.8)	0.34 (0;0.9)	0.2 (0;0.6)	0.14 (0.1;0.2)	0.3 (0;0.6)	0.18 (0.1;0.2)	0.3 (0.09;0.5)
<i>Aetideus</i> spp.	0.14 (0;0.6)	0.03 (0;0.1)	0 (0;0)	0.2 (0;0.7)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Arietellus minor</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.1)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0.1)
<i>Arietellus setosus</i>	0 (0;0)	0.03 (0;0.1)	0.1 (0;0.2)	0.1 (0;0.3)	0.08 (0;0.2)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.1)
<i>Arietellus</i> spp.	0 (0;0)	0 (0;0)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0.1)
<i>Augaptilus longicaudatus</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.05 (0;0.1)	0 (0;0.1)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0)	0.1 (0;0.2)	0 (0;0.2)
<i>Calanus helgolandicus</i>	0.96 (0.2;1)	0.41 (0;0.8)	0.46 (0;1.6)	0.9 (0;2.3)	1.59 (0;3.3)	4.3 (0.86;12.6)	0.83 (0.1;1.3)	0.5 (0;0.9)
<i>Centropages typicus</i>	2.59 (1.6;3.5)	2.25 (1.7;2.6)	2.22 (0.6;7.4)	1.4 (0.11;4.1)	1.4 (0.1;3.1)	0.4 (0;1.5)	0.75 (0.3;1.1)	0.3 (0;1)
<i>Centropages violaceus</i>	0.58 (0;1.3)	0.21 (0;0.5)	0.19 (0;0.7)	0 (0;0.1)	0 (0;0)	0.4 (0;1.1)	0.1 (0;0.3)	0 (0;0)
<i>Chiridius gracilis</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0.1 (0;0.1)
<i>Chiridius poppei</i>	2.4 (0.8;4.9)	3.08 (2.4;4.1)	2.84 (0.8;9.4)	6.6 (2.3;17)	3.2 (0.8;6.7)	12.5 (8.24;17.6)	2.93 (1.5;4.8)	10 (3.8;18.2)
<i>Clausocalanus</i> spp.	1.16 (0.2;3.7)	0 (0;0)	0.94 (0;2)	0.8 (0;3.7)	0.57 (0.2;1.3)	0.6 (0;2.7)	0.19 (0;0.6)	0 (0;0)
<i>Corycaeus furcifer</i>	0.03 (0;0.1)	0 (0;0)	0.29 (0;1.3)	0 (0;0)	0.15 (0;0.3)	0 (0;0.1)	0.24 (0;0.7)	0 (0;0)
<i>Corycaeus typicus</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.1)
<i>Eucalanus hyalinus</i>	0.29 (0;0.8)	0.04 (0;0.1)	0.28 (0;0.7)	0.1 (0;0.4)	0.28 (0;0.5)	0.3 (0;0.8)	0.14 (0;0.3)	0.2 (0;0.5)
<i>Euchaeta</i> spp.	23.98 (9.3;41.9)	58.72 (44.6;70.5)	89.93 (6.8;176.6)	123.9 (76.24;164.9)	33.79 (7.9;54.4)	100.4 (50.17;127.9)	39.14 (2.9;99.1)	95.9 (82.51;120.1)
<i>Euchirella messinensis</i>	0.2 (0.1;0.4)	5.93 (5.1;7.6)	0.5 (0;1.3)	7.5 (4.47;11.8)	0.33 (0;1.2)	6.8 (4.07;14.4)	0.03 (0;0.1)	4.6 (3.31;5.8)
<i>Gaetanus kruppi</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.09 (0;0.4)	0 (0;0.2)	0.11 (0;0.4)	0.1 (0;0.4)	0.07 (0;0.2)	0.2 (0;0.3)
<i>Haloptilus acutifrons</i>	0.24 (0.1;0.4)	0.1 (0;0.2)	0.35 (0;0.8)	0.5 (0;1.5)	0.3 (0.1;0.4)	0.1 (0;0.2)	0.54 (0.4;0.6)	0.2 (0;0.3)
<i>Haloptilus longicornis</i>	1.43 (1.1;1.8)	0.32 (0.3;0.4)	4.08 (0.4;8.4)	3.1 (0.13;7.8)	3.1 (2.1;4.7)	0.8 (0;2.5)	2.73 (2;3.8)	1.4 (0.1;2.8)
<i>Haloptilus</i> spp.	0 (0;0)	0 (0;0)	0.04 (0;0.2)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.2)
<i>Heterorhabdus</i> spp.	17.68 (13.8;19.6)	11.28 (9.9;12.6)	32.99 (14;45.7)	19.6 (9.31;50.5)	13.84 (10.6;16.7)	11.1 (7.25;16.5)	16.47 (8.2;23.9)	14.7 (8.78;21.9)
<i>Labidocera acuta</i>	0.03 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Lucicutia curta</i>	0.08 (0;0.3)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.3)	0 (0;0)	0.1 (0;0.3)	0.05 (0;0.2)	0 (0;0)
<i>Lucicutia gemina</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.2)	0 (0;0)	0 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Lucicutia</i> spp.	0 (0;0)	0 (0;0)	0.09 (0;0.6)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	5.25 (1.8;14.4)	4.62 (2.5;6.4)	16.27 (4.4;38)	18.9 (1.95;49.5)	4.61 (3;6.8)	6.6 (2.74;14.1)	1.75 (0.4;3)	1.2 (0.55;2.1)
<i>Monacilla typica</i>	0.07 (0;0.2)	0 (0;0)	0.13 (0;0.4)	0.3 (0;1)	0.17 (0;0.3)	0.3 (0;0.7)	0.1 (0;0.2)	0.1 (0;0.5)

<i>Nannocalanus minor</i>	88.31 (43.3;135.1)	66.61 (40.9;87.7)	116.28 (9.2;542.9)	79 (0.17;321.9)	11.59 (5.3;17.5)	8.9 (1.37;14.3)	10.57 (8.6;12.3)	5.1 (2.05;11.7)
<i>Neocalanus gracilis</i>	164.74 (70.5;321.8)	86.3 (0;146.9)	693.56 (52.1;2241)	588.6 (89.89;1357.5)	198.91 (147.8;316.7)	153.7 (112.77;245.4)	205.88 (126;357.7)	195.6 (124.52;308.9)
<i>Paracandacia simplex</i>	0.03 (0;0.1)	0 (0;0)	0.2 (0;1.2)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.1)	0.04 (0;0.1)	0.1 (0;0.3)
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	0.48 (0;1.3)	24.81 (19.4;27.9)	4.01 (0.1;11)	41.1 (19.81;61.7)	0.54 (0.2;1.7)	20.1 (9.45;42.1)	0.5 (0;1.1)	35.1 (15.65;81.2)
<i>Pleuromamma gracilis</i>	2.41 (0.4;5.6)	34.98 (21.9;54.3)	21.39 (0.2;54)	104.5 (16.46;356.5)	1.84 (0;5.6)	35.8 (21.41;53.5)	5.78 (0.6;16.2)	42.4 (37.44;46.9)
<i>Ratania flava</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0)	0.06 (0;0.3)	0 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Rhincalanus nasutus</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.1)	0.03 (0;0.1)	0 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Sapphirina spp.</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0.05 (0;0.3)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Scolecithricella spp.</i>	15.61 (13.5;17.9)	18.97 (10.8;33.7)	27.38 (8.5;55.1)	40.3 (15.99;55.3)	26.95 (19.7;35)	33.1 (16.87;42.3)	19.27 (8;32.5)	24.6 (6.61;47.1)
<i>Scolecithrix bradyi</i>	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0.1)	0.02 (0;0.1)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)
<i>Scolecithrix danae</i>	0.16 (0;0.6)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)	0 (0;0)

1

2

3

Table A4: List of non-copepod taxa sampled with BIONESS net (500 µm mesh-size) during DYNAPROC 2 cruise. Parts 1 to 4 are the time sequences defined in paragraph 3.3.3. *N* is the number of samples. Abundances are expressed in number of individuals per meter square integrating through the layer 0-250m: average (min;max).

Non-copepod BIONESS (ind.m-2)	PART 1		PART 2		PART 3		PART 4	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
	<i>N=4</i>	<i>N=3</i>	<i>N=6</i>	<i>N=7</i>	<i>N=5</i>	<i>N=6</i>	<i>N=3</i>	<i>N=4</i>
Chaetognaths	18.3 (14.2;21.3)	7.45 (3.7;12.2)	18.9 (9.8;42.6)	18.53 (4.2;36.6)	14.53 (8.4;20)	9.1 (5.5;14.3)	11.66 (8.1;16.8)	8.36 (4.9;12.2)
Decapods	0.32 (0;1.2)	3.46 (1.6;4.4)	0.17 (0;0.4)	2.84 (0.7;6.6)	0.09 (0;0.4)	1.62 (0;2.6)	0 (0;0)	4.17 (3.3;6.6)
Doliolids	0.53 (0.1;0.9)	0.27 (0;0.5)	0.81 (0.2;2)	0.52 (0;1.5)	0.55 (0;1.5)	0.32 (0.1;0.7)	0.28 (0.2;0.3)	0.47 (0;0.8)
Euphausiids	10.1 (6.4;12.7)	88.37 (71.1;119)	11.34 (9.3;13.8)	115.68 (43.5;178.9)	7.93 (6.6;10.2)	96.81 (35.4;209.3)	11.14 (7.4;18.3)	71.88 (23.5;95.1)
Fishes	0.33 (0.1;0.6)	0.89 (0;1.4)	0.86 (0;2.1)	0.86 (0;1.9)	0.73 (0;3.1)	4.78 (0;20.3)	0.65 (0;1)	1.21 (0;2.9)
Gymnosoms	0 (0;0)	0 (0;0)	0.03 (0;0.2)	0 (0;0)	0.04 (0;0.2)	0.05 (0;0.2)	0 (0;0)	0 (0;0)
Hydromedusae	0.16 (0;0.6)	0.17 (0;0.4)	0.43 (0;1.8)	2.94 (0.2;6.9)	0.04 (0;0.1)	2.45 (0;9.7)	0.3 (0;0.7)	2.28 (0.9;3.7)
Hyperiid	1.94 (0.5;3.2)	24.19 (12.6;30.1)	1.29 (0.6;1.9)	13.74 (4.4;20.9)	1.1 (0.5;1.4)	14.49 (8.7;23.6)	2.17 (0.8;4.5)	17.99 (8.5;24.4)
Mysiids	0.14 (0.1;0.3)	0 (0;0)	0.05 (0;0.1)	0.04 (0;0.1)	0.04 (0;0.1)	0.1 (0;0.4)	0 (0;0)	0.07 (0;0.3)
Ostracods	1.26 (0.5;2.3)	0.31 (0;0.5)	9.95 (0;37.1)	0.88 (0;2.3)	1.64 (0;5.1)	0.94 (0;4.1)	2.09 (0;5.4)	0.55 (0;1.9)
Polychaets	0.73 (0.3;1.8)	0.33 (0.1;0.6)	1.72 (0.1;7.4)	0.9 (0.4;1.4)	2.63 (0.2;5.9)	1.08 (0;4.3)	2.79 (0.5;7.3)	0.34 (0;1)
Pteropods	2.56 (0.2;5.8)	19 (13.3;24.7)	6.96 (0.5;16)	19.69 (4.1;43.3)	10.85 (1.9;15.1)	25.38 (13;42.7)	6.2 (0.3;11.5)	13.17 (7.5;17.5)
Siphonophora destruited (parts)	-	-	-	-	-	-	-	-

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was part of the PECHE project; financial support was provided by the I.N.S.U.-C.N.R.S. through the PROOF program (JGOFS-France). We thank the chief scientist, Dr. V. Andersen, for organising the DYNAPROC 2 cruise program, and the crew of the R/V Thalassa for ship operations. We thank Dr. J. Dolan for English corrections and anonymous referees for helpful comments. This paper is dedicated to our friend and colleague Dr. Valérie Andersen who prematurely passed away in March 2007.

REFERENCES

- Al-Mutairi, H. and Landry, M.R.: Active export of carbon and nitrogen at Station ALOHA by diel migrant zooplankton, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 48, 2083-2103, 2001.
- Andersen, V. and Prieur, L.: One-month study in the open NW Mediterranean Sea (DYNAPROC experiment, May 1995): Overview of the hydrobiogeochemical structures and effects of wind events, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 47, 397-422, 2000.
- Andersen, V., Nival, P., Caparroy, P. and Gubanova, A.: Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 1. Abundance and specific composition, *J. Plankton Res.*, 23, 3, 227-242, 2001a.
- Andersen, V., Gubanova, A., Nival, P. and Ruellet T.: Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 2. Vertical distributions and migrations, *J. Plankton Res.*, 23, 3, 243-261, 2001b.
- Beaugrand, G., Ibañez, F., Lindley, J.A. and Reid, P.C.: Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: species associations and biogeography, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 232, 179-195, 2002.
- Béthoux, J.-P. and Prieur, L.: Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale, *Pétroles et Techniques*, 299, 25-34, 1983.

- 1 Bonnet, S., Richardson, A., Harris, R. P., Hirst, A., Beaugrand, G., Edwards, M., Ceballos, S.,
2 Diekman, R., Lopez-Urrutia, A., Valdes, L., Carlotti, F., Molinero, J. C., Weikert, H., Greve,
3 W., Lucic, D., Albaina, A., Daly Yahia, N., Fonda Umani, S., Miranda, A., dos Santos, A.,
4 Cook, K., Robinson, S. and Fernandez de Puellas, L. L.: An overview of *Calanus*
5 *helgolandicus* ecology in European waters, Prog. Oceanogr., 65, 1-53, 2005.
- 6
- 7 Boucher, J. Ibañez, F. and Prieur, L.: Daily and seasonal variations in the spatial distribution
8 of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea front, J.
9 Mar. Res., 45, 133-173, 1987.
- 10
- 11 Conte, M.H., Ralph, N. and Ross, E.H.: Seasonal and interannual variability in deep ocean
12 particle fluxes at the Oceanic Flux Program (OFP)/Bermuda Atlantic Time Series (BATS) site
13 in the western Sargasso Sea near Bermuda, Deep-Sea Res. Pt. II, 48, 1471-1505, 2001.
- 14
- 15 Fowler, S. W. and Knauer, G. A.: Role of large particles in the transport of elements and
16 organic compounds through the oceanic water column, Prog. Oceanogr., 16, 147-194, 1986.
- 17
- 18 Franqueville, C.: Macroplankton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale,
19 Tethys, 3, 11-56, 1971.
- 20
- 21 Gasser, B., Payet, G., Sardou, J. and Nival, P.: Community structure of mesopelagic copepods
22 (>500 µm) in the Ligurian Sea (Western Mediterranean), J. Marine Syst., 15, 1-4, 511-522,
23 1998.
- 24
- 25 Hure, J. and Scotto di Carlo, B.: Comparazione tra lo zooplankton del Golfo di Napoli e
26 dell'Adriatico meridionale presso Dubrovnik, Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 36, 21-102, 1968.
- 27
- 28 Ibañez, F., Fromentin, J.-M. and Castel, J.: Application de la méthode des sommes cumulées à
29 l'analyse des séries chronologiques en océanographie, C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la
30 vie, 316, 745-748, 1993.
- 31
- 32 Jouenne, F., Lefebvre, S., Véron, B. and Lagadeuc, Y.: Phytoplankton community structure
33 and primary production in small intertidal estuarine-bay ecosystem (eastern English Channel,
34 France). Mar. Biol., 151, 805-825, 2007.

- 1
- 2 Keister, J.E. and Peterson, W.T.: Zonal and seasonal variations in zooplankton community
- 3 structure off the central Oregon coast, 1998–2000, *Prog. Oceanogr.*, 57, 3-4, 341-361, 2003.
- 4
- 5 Kelly-Gerreyn, B.A., Hydes, D.J., Jégou, A.M., Lazure, P., Fernand, L.J., Puillat, I. and
- 6 Garcia-Soto, C.: Low salinity intrusions in the western English Channel, *Cont. Shelf Res.*, 26,
- 7 11, 1241-1257, 2006.
- 8
- 9 Kiørboe, T.: Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs, *Adv.*
- 10 *Mar. Biol.*, 29, 1-72, 1993.
- 11
- 12 Longhurst, A.R., Bedo, A., Harrison, W.G., Head, E.J.H., Horne, E.P., Irwin, B. and Morales,
- 13 C.: Nflux - a Test of Vertical Nitrogen Flux by Diel Migrant Biota, *Deep-Sea Res. Pt. I*, 36,
- 14 1705-1719, 1989.
- 15
- 16 Mackas, D.L., Tsurumi, M., Galbraith, M.D. and Yelland, D.R: Zooplankton distribution and
- 17 dynamics in a North Pacific Eddy of coastal origin: II. Mechanisms of eddy colonization by
- 18 and retention of offshore species, *Deep-Sea Res. Pt. II*, 52, 7-8, 1011-1035, 2005.
- 19
- 20 Marty, J.-C. and Chiavérini, J.: Seasonal and interannual variations in phytoplankton
- 21 production at DYFAMED time-series station, northwestern Mediterranean Sea, *Deep-Sea*
- 22 *Res. Pt. II*, 49, 2017-2030, 2002.
- 23
- 24 Mazzocchi, M.G., Christou, E. D., Di Capua, I., Fernandez de Puelles, M. L., Fonda-Umani,
- 25 S., Molinero, J.-C., Nival, P. and Siokou-Frangou, I.: Temporal variability of *Centropages*
- 26 *typicus* in the Mediterranean Sea over seasonal-to-decadal scales, *Prog. Oceanogr.*, 72, 214-
- 27 232, 2007.
- 28
- 29 Mcgehee, D.E., Demer, D.A. and Warren, J.D.: Zooplankton in the Ligurian Sea: Part I.
- 30 Characterization of their dispersion, relative abundance and environment during summer
- 31 1999, *J. Plankton Res.*, 26, 12, 1409-1418, 2004.
- 32

- 1 Morgan, C.A., Peterson, W.T. and Emmet, R.L.: Onshore-offshore variations in copepod
2 community structure off the Oregon coast during the summer upwelling season, *Mar. Ecol.*
3 *Prog. Ser.*, 249, 223-236, 2003.
- 4
- 5 Pannard, A., Claquin, P., Klein, C., Le Roy, B. and Véron, B.: Short-term variability of the
6 phytoplankton community in coastal ecosystem in response to physical and chemical
7 conditions' changes, *Estuar. Coast. Shelf S.*, 80, 212-224, 2008.
- 8
- 9 Perry, R.I. and Smith, J.: Identifying Habitat Associations of Marine Fishes Using Survey
10 Data: An Application to the Northwest Atlantic, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 589-602, 1994.
- 11
- 12 Peterson, W.: Life cycle strategies of copepods in coastal upwelling zones, *J. Marine Syst.*,
13 15, 1-4, 313-326, 1999.
- 14
- 15 Pielou, E.C.: The measurement of diversity in different types of biological collections, *J.*
16 *Theor. Biol.*, 13, 131-144, 1966.
- 17
- 18 Pinca, S. and Dallot, S.: Meso- and macrozooplankton composition patterns related to
19 hydrodynamic structures in the Ligurian Sea (Trophos-2 experiment, April-June 1986), *Mar.*
20 *Ecol. Prog. Ser.*, 126, 49-65, 1995.
- 21
- 22 Razouls, C. and Durand, J.: Inventaire des copépodes planctoniques méditerranéens, *Vie*
23 *Milieu*, 41, 73-77, 1991.
- 24
- 25 Razouls, C., de Bovée, F., Kouwenberg, J. and Desreumaux, N.: Diversité et répartition
26 géographique chez les Copépodes planctoniques marins, <http://copepodes.obs-banyuls.fr>,
27 2005-2008.
- 28
- 29 Sameoto, D.D., Jaroszynski, L.O. and Fraser, W.B.: Bioness, a new design in multiple net
30 zooplankton samplers, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 722-724, 1980.
- 31
- 32 Sardou, J., Etienne, M. and Andersen, V.: Seasonal abundance and vertical distributions of
33 macroplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea, *Oceanol. Acta*, 19,
34 645-656, 1996.

1
2 Shannon, C. E.: A mathematical theory of communications, AT&T Tech. J., 27, 379-423,
3 623-656, 1948.

4
5 Sournia, A., Brylinski, J.-M., Dallot, S., Le Corre, P., Leveau, M., Prieur, L. and Forget, C.:
6 Fronts hydrologiques au large des cotes françaises: les sites ateliers du programme Frontal,
7 Oceanol. Acta, 13, 119-131, 1990.

8
9 Stewart, G., Cochran, J. K., Miquel, J.C., Masqué, P., Szlosek, J., Rodriguez y Baena, A.M.,
10 Fowler, S.W., Gasser, B. and Hirschberg, D.J.: Comparing POC export from $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ and
11 $^{210}\text{Po}/^{210}\text{Pb}$ disequilibria with estimates from sediment traps in the northwest
12 Mediterranean, Deep-Sea Res. Pt. I, 54, 1549-1570, 2007.

13
14 Turner, J. T.: Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms,
15 Aquat. microb. Ecol., 27, 57-102, 2002.

16
17 Vives, F.: Sur les copépodes néritiques (Calanoida) de la Méditerranée occidentale, Rapp. et
18 P. V. Cons. I. Explor. Mer, 17, 547-554, 1963.

Table 1: Day-night variations in zooplankton abundance. Z values were calculated with a Wilcoxon-Mann-Whitney test. During day, 18 samples with WP-II and 18 with BIONESS net were performed; during night, 17 samples with WP-II and 20 with BIONESS. ns = no significant difference, * = significant difference with $p \leq 0,05$, ** = significant difference with $p \leq 0,01$.

		WP2	BIONESS
Copepods	Total copepods	0.0165 ^{ns}	1.4471 ^{ns}
	Copepodits	0.2145 ^{ns}	-
	<i>Calocalanus</i>	1.0567 ^{ns}	-
	<i>Clausocalanus</i>	1.5349 ^{ns}	-
	<i>Euchaeta</i>	-	3.3474**
	<i>Heterorhabdus</i>	-	-2.7920 ^{ns}
	<i>Mesocalanus</i>	-	-0.0731 ^{ns}
	<i>Nannocalanus</i>	-	-1.2717 ^{ns}
	<i>Neocalanus</i>	0.8584 ^{ns}	0.3362 ^{ns}
	<i>Oithona</i>	1.6175 ^{ns}	-
	<i>Pleuromamma</i>	0.6112 ^{ns}	4.8677**
	<i>Scolecithricella</i>	-	1.7395*
Other groups	Appendicularians	0.1578 ^{ns}	-
	Chaetognaths	-1.0395 ^{ns}	-2.4411 ^{ns}
	Euphausiids	3.2987**	5.2477**
	Hyperiid	3.7916**	5.2185**
	Ostracods	0.514 ^{ns}	-1.5745 ^{ns}
	Pteropods	0.149 ^{ns}	4.1368**

Table 2: Results of Perry's test, which estimate the relationship between salinity and zooplankton abundance during DYNAPROC 2 cruise. ns = no significant relationship, * = significant relationship with $p \leq 0,05$, ** = significant relationship with $p \leq 0,01$

		WP2	BIONESS
Copepods	Total copepods	0.0015**	<0.0001**
	Copepodits	0.0002**	-
	<i>Calocalanus</i>	0.014*	-
	<i>Clausocalanus</i>	0.0766 ^{ns}	-
	<i>Euchaeta</i> day	-	0.006**
	night	-	0.0684 ^{ns}
	<i>Heterorhabdus</i>	-	0.0001**
	<i>Mesocalanus</i>	-	<0.0001**
	<i>Nannocalanus</i>	-	0.0177*
	<i>Neocalanus</i>	0.0151*	<0.0001**
	<i>Oithona</i>	0.4431 ^{ns}	-
	<i>Pleuromamma</i> day	0.1152 ^{ns}	0.0066**
	night		0.0104*
	<i>Scolecithricella</i> day	-	0.1432 ^{ns}
	night		0.3084 ^{ns}
Other groups	Appendicularians	0.4915 ^{ns}	-
	Chaetognaths	0.4734 ^{ns}	0.0731 ^{ns}
	Euphausiids	0.5759 ^{ns}	0.2049 ^{ns}
		0.309 ^{ns}	0.4815 ^{ns}
	Hyperiid	0.3052 ^{ns}	0.9292 ^{ns}
		0.8614 ^{ns}	0.8445 ^{ns}
	Ostracods	0.0424*	0.1098 ^{ns}
	Pteropods	0.1557 ^{ns}	0.7318 ^{ns}
			0.2432 ^{ns}

Table 3: Day-night variations in large copepods (>500µm) diversity. Z values calculated with a Wilcoxon-Mann-Whitney test. ns = no significant difference, * = significant difference with $p \leq 0,05$, ** = significant difference with $p \leq 0,01$

	<i>Z values</i>
Shannon index	3.3767**
Pielou evenness	3.4936**
Species richness	0 ^{ns}

Table 4: Comparison of average numbers of individuals m⁻² of major copepods taxa sampled with WP-II net during DYNAPROC 1 (May 1995) and DYNAPROC 2 (September-October 2004) cruises.

Genus	DYNAPROC 1	DYNAPROC 2
	(Ind.m ⁻²)	(Ind.m ⁻²)
<i>Clausocalanus</i>	10298	3559
<i>Neocalanus</i>	363	581
<i>Oithona</i>	11877	3474
<i>Pleuromamma</i>	883	860

Figures captions :

Figure 1: Stations location of DYNAPROC 2 cruise: (★) time-series station, (◆) transect of eight stations performed at the beginning of the cruise to locate the time-series station, (×) grid of 16 stations occupied three times during the 1-month cruise.

Figure 2: Time series of meteorological and hydrological data during DYNAPROC 2 cruise. (a) 10-m wind speed in knots. (b) time-depth distribution of temperature, (c) salinity and (d) chlorophyll *a* recorded in the 0-150m water column during the sampling period. Periods with no data correspond to port calls between the two legs.

Figure 3: In black: total zooplankton dry weight sampled with WP-II during DYNAPROC 2 cruise. In blue: percentage of the 0-200m water column occupied by Low Salinity Water (LSW, <38.30).

Figure 4: Temporal variation of copepods density sampled with WP-II net during DYNAPROC 2 cruise. Dashed lines: day data; continuous lines: night data. In grey: data from frozen samples. In blue: percentage of the 0-200m water column occupied by Low Salinity Water (LSW, <38.30).

Figure 5: Temporal variation of major non-copepods groups sampled with WP-II net during DYNAPROC 2 cruise. Dashed lines: day data; continuous lines: night data. In grey: data from frozen samples. In blue: percentage of the 0-200m water column occupied by Low Salinity Water (LSW, <38.30).

Figure 6: Temporal variation of large copepods density sampled with BIONESS net during DYNAPROC 2 cruise. Dashed lines: day data; continuous lines: night data. In blue: percentage of the 0-250m water column occupied by Low Salinity Water (LSW, <38.30)

Figure 7: Temporal variation of major non-copepods groups sampled with BIONESS net during DYNAPROC 2 cruise. Dashed lines: day data; continuous lines: night data. In blue: percentage of the 0-250m water column occupied by Low Salinity Water (LSW, <38.30).

Figure 8: Cumulative frequency distribution of different zooplankton groups sampled with WP-II net ($g(t)$, in black) in relation to salinity levels ($f(t)$, in grey). (a) copepods (b) other groups.

Only taxa for which Perry's test showed a significant relationship between zooplankton abundance and salinity were plotted (Table 2). The arrow indicates the salinity class for which the greatest difference between $g(t)$ and $f(t)$ was founded. For example, in (a) more than 50% of *Calocalanus spp.* were sampled in the two first salinity classes.

Figure 9: Cumulative frequency distribution of copepods sampled with BIONESS net ($g(t)$, in black) in relation to salinity levels ($f(t)$, in grey).

(a) Copepods for which day and night abundances were not significantly different (day and night data were merged)

(b-c) Copepods for which day and night abundances were significantly different: (b) day data, (c) night data.

Only taxa for which Perry's test showed a significant relationship between zooplankton abundance and salinity were plotted (Table 2). The arrow indicates the salinity class for which the greatest difference between $g(t)$ and $f(t)$ was founded.

Figure 10: Temporal variation of three diversity indices calculated on large copepods data:

(a) Shannon index, (b) Pielou evenness, (c) Species richness

Figure 11: Cumsum for salinity and Shannon index (night and day) calculated on large copepods (BIONESS net data) during DYNAPROC 2 cruise.

Figure 12: Summarized scheme of the effect of LSW-1 on copepods community during DYNAPROC 2 cruise.

Fig 1

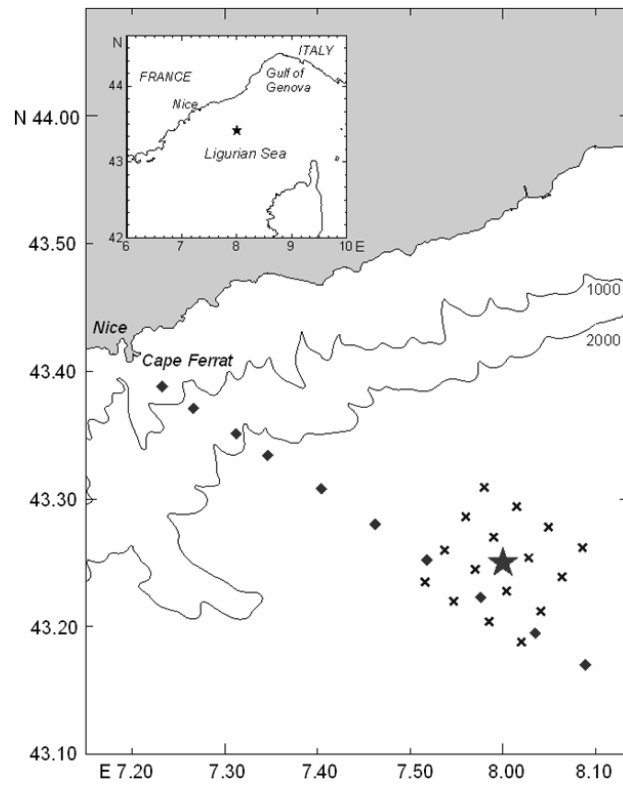


Fig 2

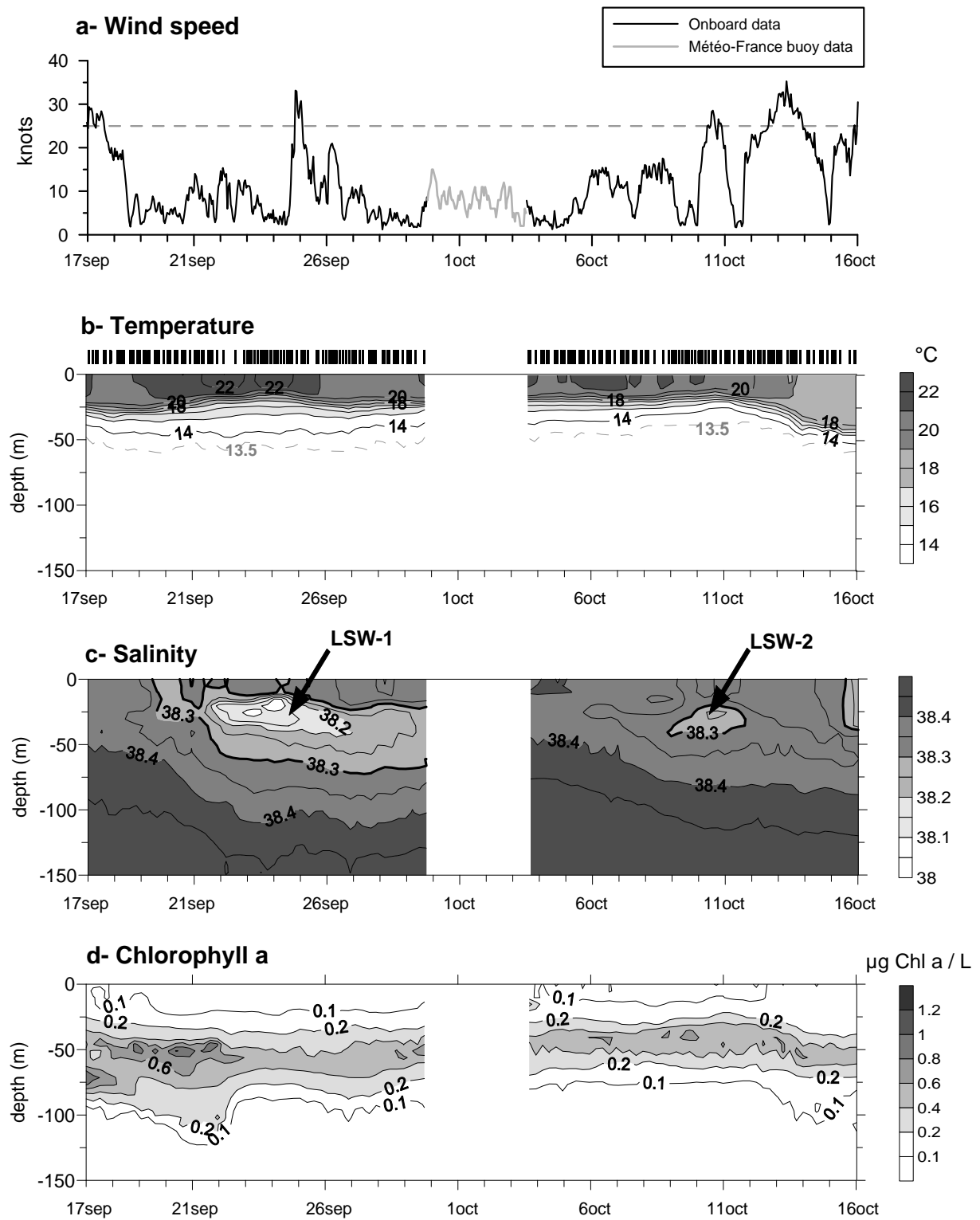


Fig 3

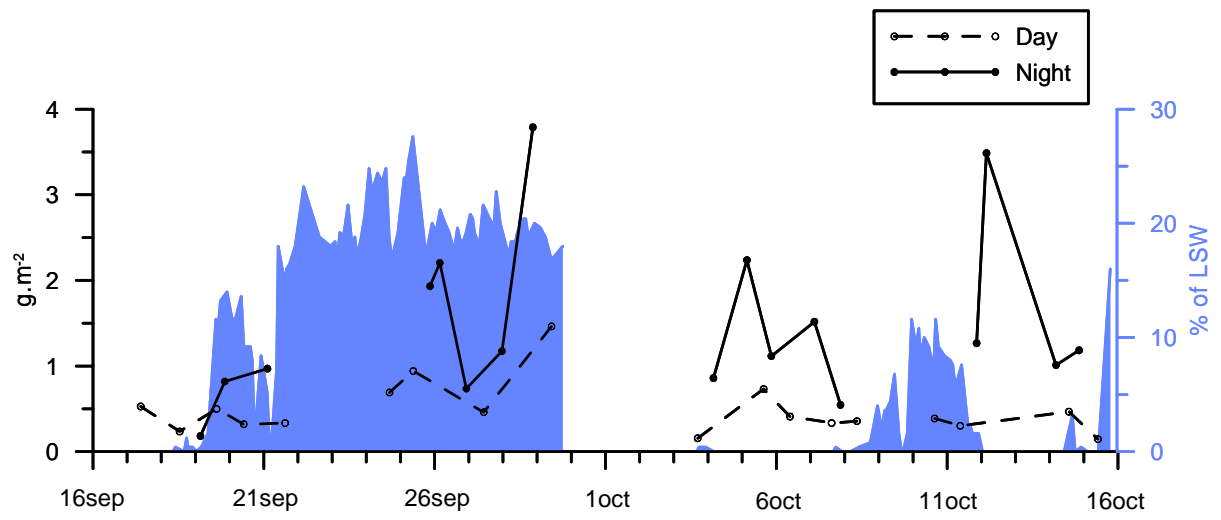


Fig 4

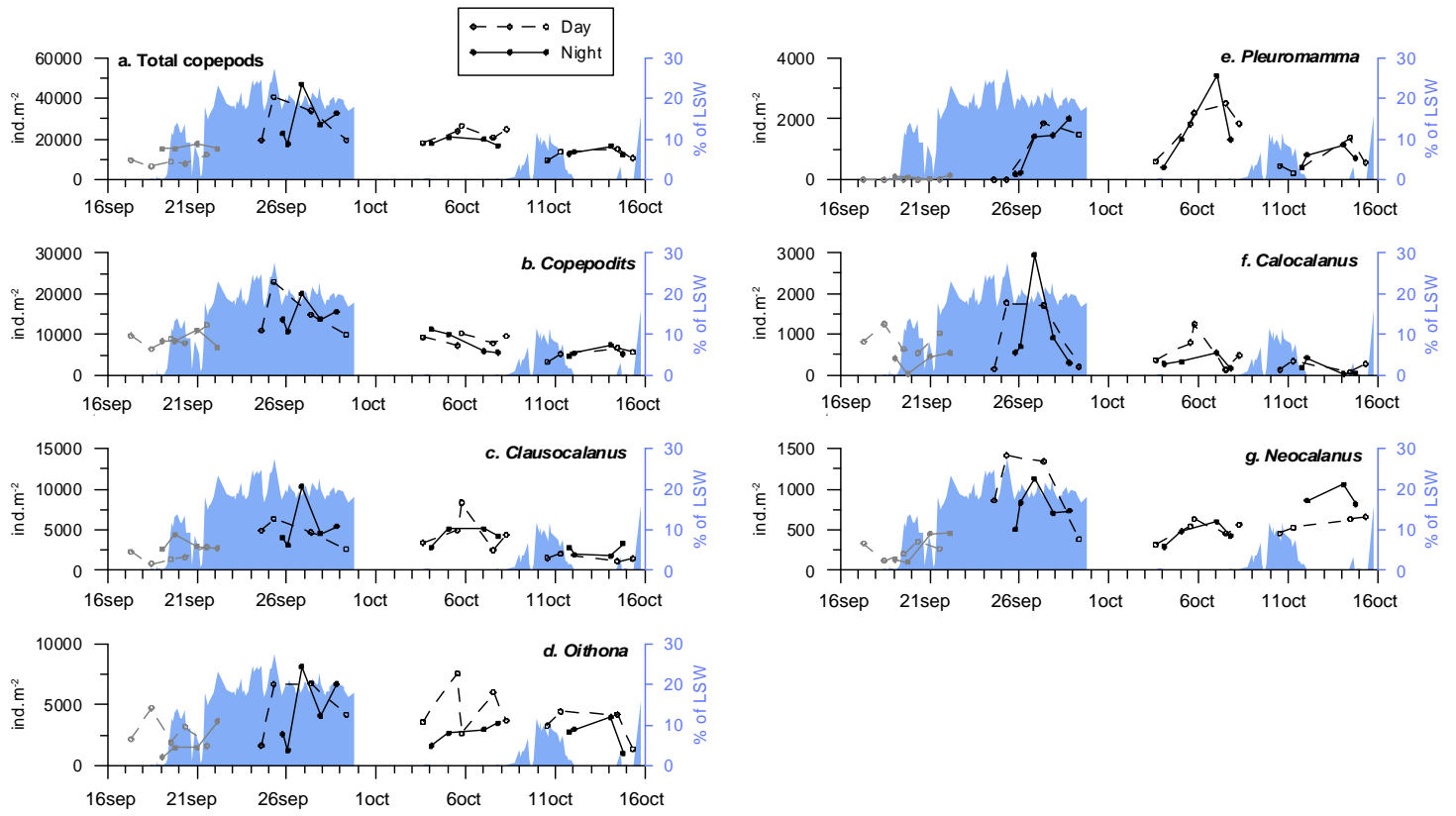


Fig 5

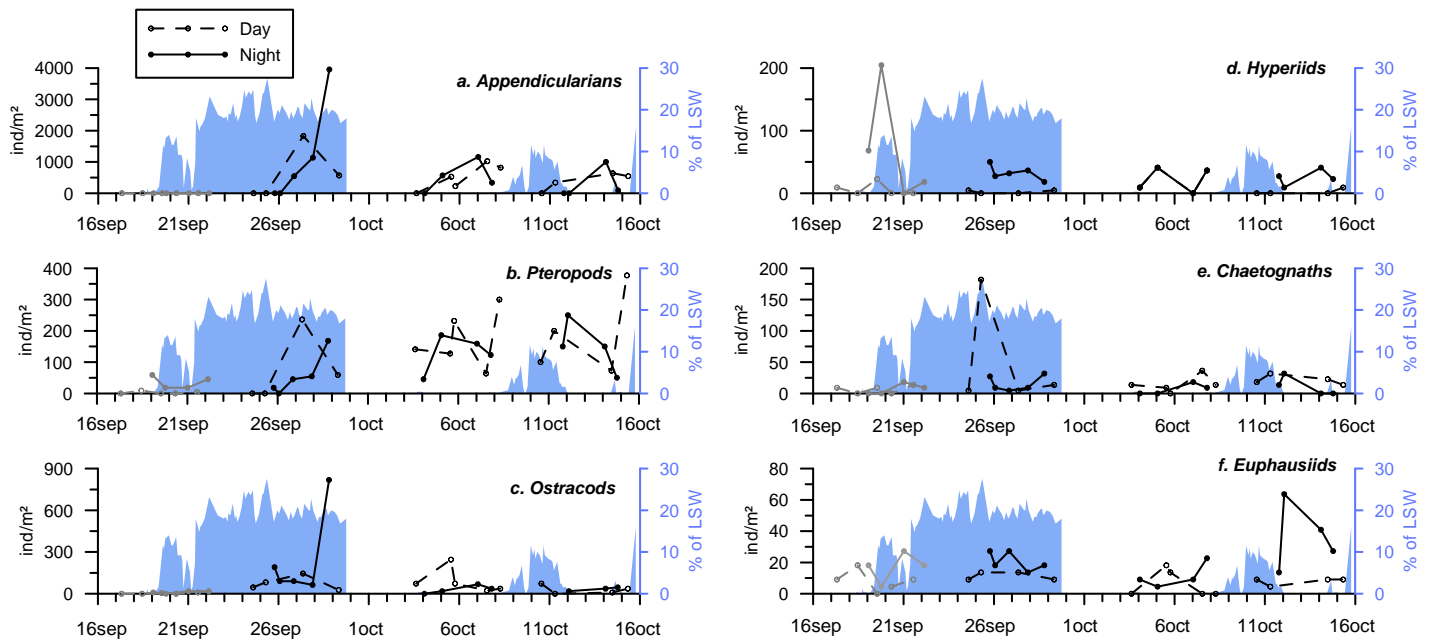


Fig 6

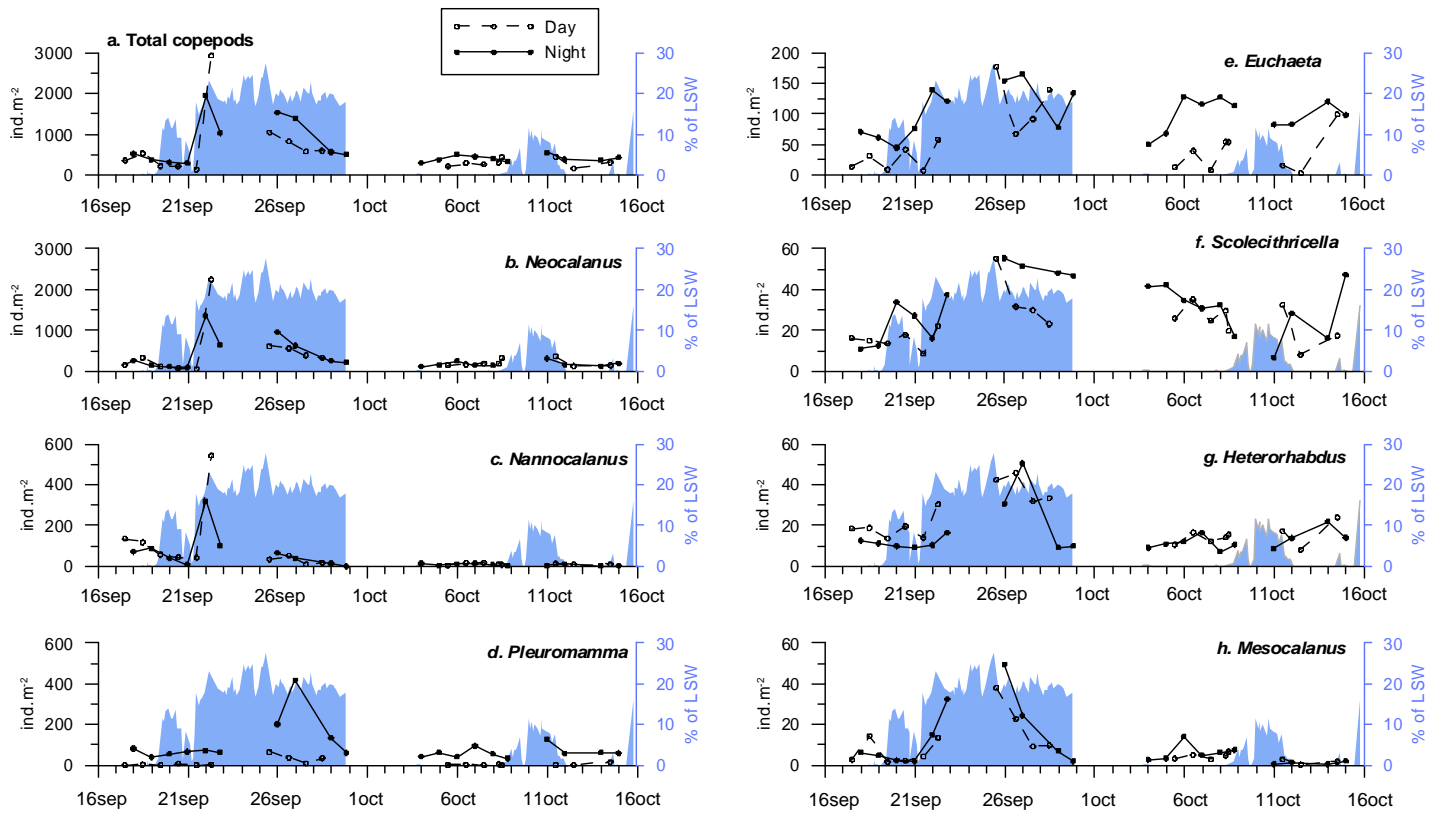


Fig 7

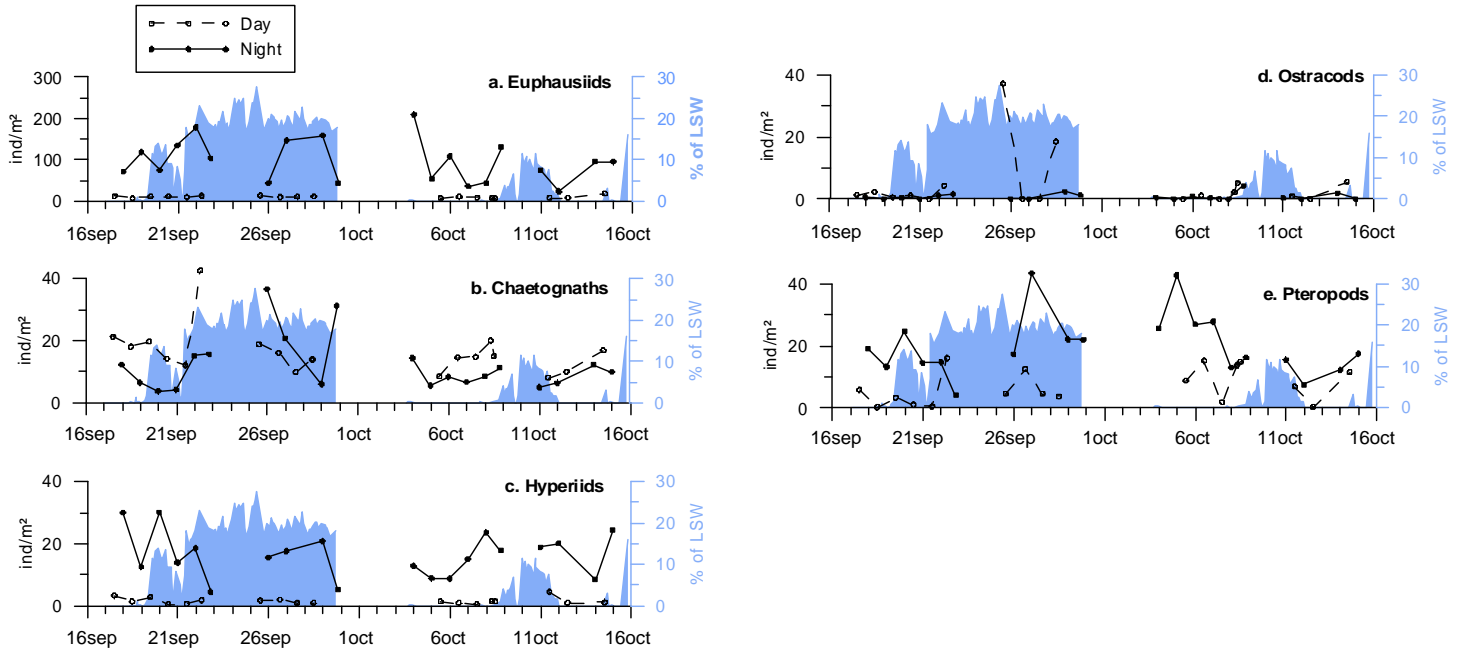


Fig 8

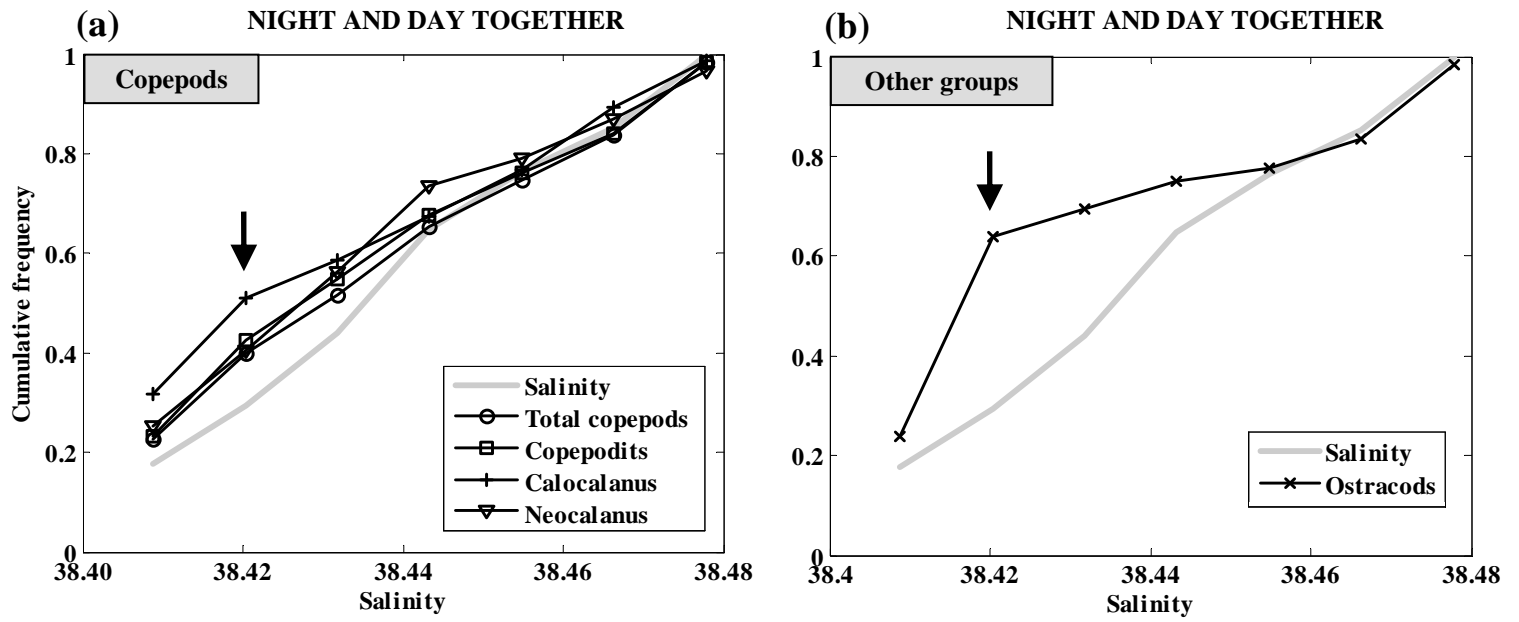


Fig 9

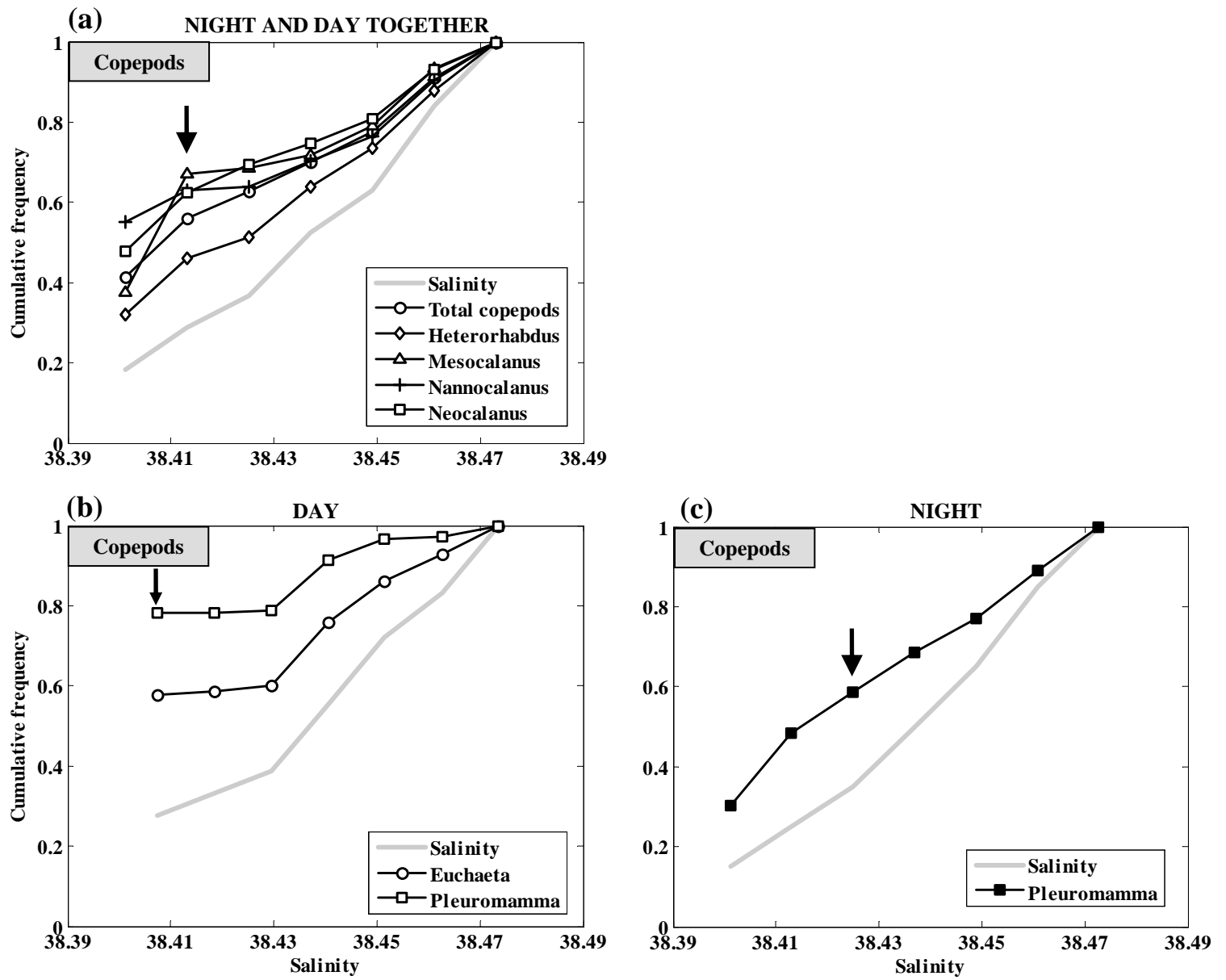


Fig 10

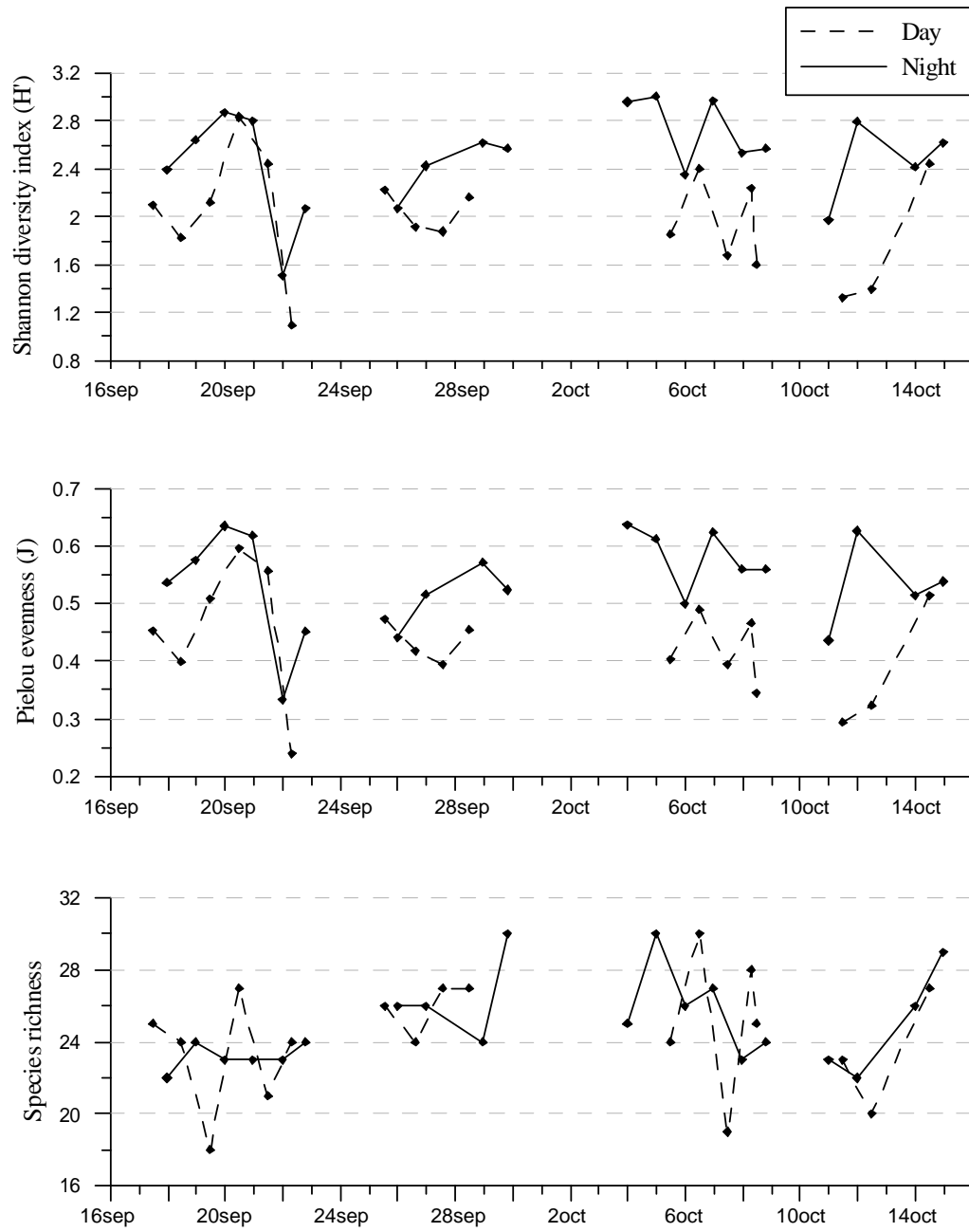


Fig 11

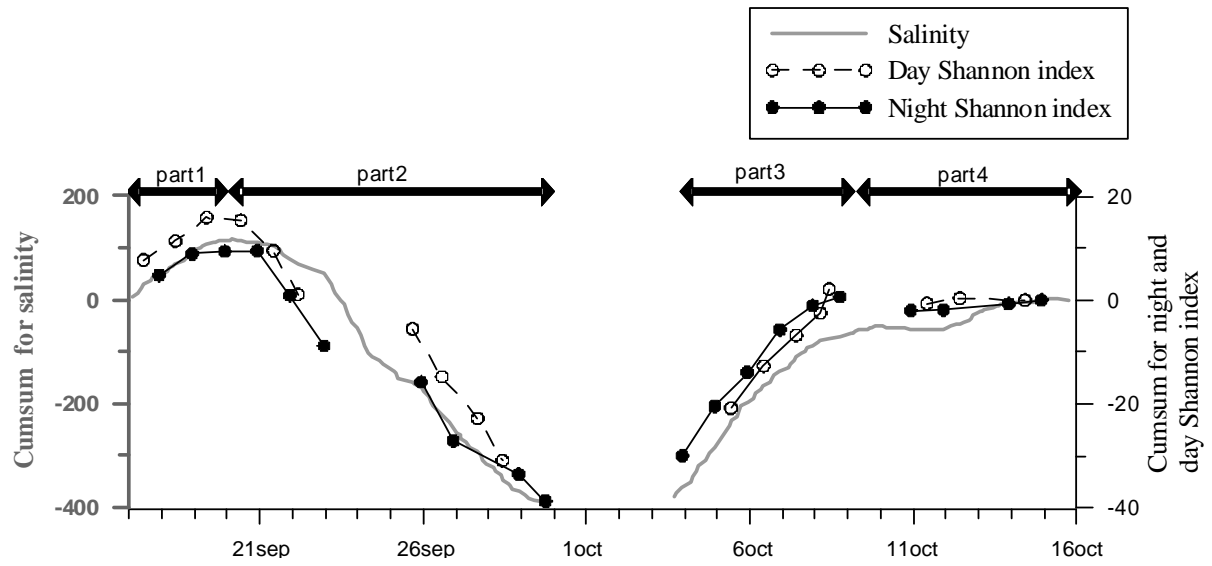
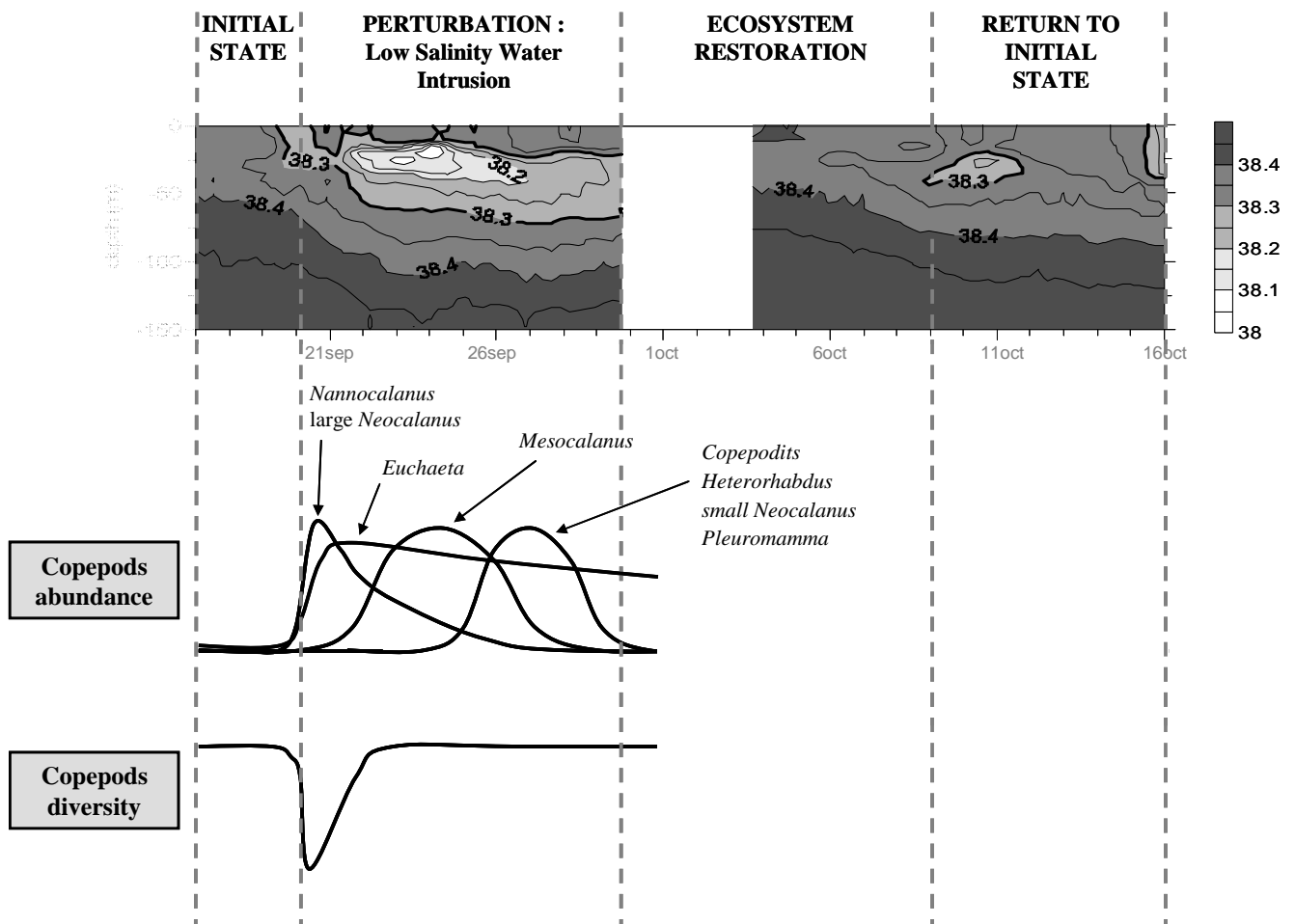


Fig 12



ANNEXE 4

Raybaud, V., Tunin-Ley, A., Ritchie, M. E., Dolan, J. R.: Similar patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea.

(Article soumis le 23/09/2008 à *Biogeosciences*)

Similar patterns of community organization characterize distinct groups of different trophic levels in the plankton of the NW Mediterranean Sea

V. Raybaud^{1,2}, A. Tunin-Ley^{1,3}, M. E. Ritchie⁴, and J. R. Dolan^{1,3}

¹UPMC Univ Paris 6, UMR 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer, Station Zoologique, B.P. 28, 06230 Villefranche-Sur-Mer

²CNRS, UMR 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer, Station Zoologique, B.P. 28, 06230 Villefranche-Sur-Mer

³CNRS, UMR 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Microbial Ecology and Biogeochemistry, Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer, Station Zoologique, B.P. 28, 06230 Villefranche-Sur-Mer

⁴Biology Department, Syracuse University, Syracuse, NY, USA

Correspondence to J. R. Dolan (dolan@obs-vlfr.fr)

Abstract

Planktonic populations were sampled over a 4 week period in the NW Mediterranean, at a site subject to little vertical advection during the Dynaproc 2 cruise in 2004. The characteristics of the phytoplankton, the tintinnid community and the zooplankton have recently been described (Lasternas et al. 2008, Dolan et al. 2008; Raybaud et al. 2008). Based on these studies we compared the characteristics of 3 well-circumscribed groups of different trophic levels: *Ceratium* of the phytoplankton, herbivorous tintinnids of the microzooplankton, and large (> 500 µm) omnivorous and carnivorous copepods of the metazoan zooplankton. In all three groups, diversity as H' or species richness, was less variable than concentration of organisms. Plotting time against species accumulation, the curves approached plateau values for *Ceratium* spp, tintinnids and large copepods but only a small number of species were consistently present (core species) and these accounted for most of the populations. For *Ceratium* core species numbered 10, for tintinnids 11 species, and for large copepods, core species numbered 4 during the day and 16 at night. *Ceratium*, tintinnids and large copepods showed some similar patterns of community structure in terms of species abundance distributions. *Ceratium* species were distributed in a log-normal pattern. Tintinnid species showed a log-series distribution. Large copepods communities were highly dominated with night samples showed much higher abundances and greater species richness than day samples. However, species abundance distributions were similar between day and night and were mostly log-normal. The paradox of the plankton, describing phytoplankton communities as super-saturated with species, extends to the microzooplankton and zooplankton.

1. Introduction

Many groups of planktonic organisms are characterized by high species-richness. Hutchinson (1961) was the first to formally state that there appears to be an unreasonable number of phytoplankton species for an apparently homogenous environment- "the paradox of the plankton". The paradox of a supersaturation of species has been extended beyond phytoplankton to that of a general feature of aquatic systems (Roelke & Eldridge 2008). Over the years many solutions to the paradox, most applicable only to phytoplankton, have been proposed but none have found general acceptance (Roy & Chattopadhyay 2007). The answer may lie in examining mechanisms or phenomena which impact planktonic organisms in general. This possibility is difficult to evaluate as a single distinct taxonomic or trophic group is nearly always examined in isolation. There have been however, some studies comparing the large, very heterogeneous groups of 'phytoplankton' and 'zooplankton'. Interestingly, these few studies which have examined 'phytoplankton' and 'zooplankton' agree in showing distinct differences. For example, different lake populations of phytoplankton and zooplankton appear to have different species abundance distributions (Walker & Cyr 2007). However, the phytoplankton and zooplankton were not sampled in the same lakes. In the marine plankton, phytoplankton diversity is a hump-shaped function of biomass along a large spatial gradient while zooplankton diversity appears to be a near-linear function of biomass (Irigoien et al. 2004). However, averaged over large time scales (decades) in a single large system -the Eastern Pacific Gyre, zooplankton and phytoplankton show very similar species abundance distributions (McGowan & Walker 1993). Phytoplankton and zooplankton diversity responds distinctly to disturbances, such as flushing, based on the results of experiments with lake plankton (Flöder & Sommer 1999) and estuarine plankton (Buyakates & Roelke 2005). Frustratingly few generalities about differences or similarities in plankton community structure have emerged, perhaps because both phytoplankton and zooplankton are heterogeneous groups, and phytoplankton are much more abundant and often more diverse than zooplankton.

Here we take a different approach to comparing phytoplankton and zooplankton, that of examining the diversity and community structure of circumscribed groups of species within the more general trophic classes of plankton. We profit from the simultaneous in-depth studies of phytoplankton (Lasternas et al. 2008), zooplankton (Raybaud et al., 2008) and microzooplankton (Dolan et al. 2008) conducted during the program 'DYNAPROC 2'. We selected the large, generally omnivorous and carnivorous ($> 500 \mu\text{m}$) copepods, *Ceratium* dinoflagellates of the phytoplankton, and herbivorous tintinnid ciliates, to compare the characteristics of zooplankton, phytoplankton and microzooplankton. Each group is well-circumscribed, species-rich and one in which species identifications are straightforward.

Other than a planktonic existence, the assemblages have little in common. The groups are trophically distinct: *Ceratium* species are dinoflagellate primary producers containing chloroplasts-. Tintinnids are ciliates, part of the herbivorous microzooplankton and feed mainly on small phytoplankton ($5 - 25 \mu\text{m}$ in size). The large copepods (e.g. *Neocalanus*) are generally assumed to be omnivorous or carnivorous. The three sets of species vary in generation times with that of large copepods measured in weeks or months, *Ceratium* spp in days, and tintinnids in hours. The 3 groups also represent different degrees of phylogenetic cohesion: *Ceratium* are all obviously in a single genus; tintinnids represent a ciliate sub-order and 'large copepods' groups species of distinct orders. The large copepod community differs as well from *Ceratium* and tintinnids in that day and night communities in the surface layers are distinct with nighttime copepod communities constituted mainly of migrating taxa found in deeper waters during the day. The three assemblages, whilst of distinct trophic levels, are unlikely to have direct impact on one another. The large copepods feed on *Ceratium* and

tintinnid-size prey items but are not found in concentrations sufficient to affect *Ceratium* spp. or tintinnids, given typical feeding rates for large copepods (e.g., Dagg et al. 2006). *Ceratium* spp., most of which exceed 100 μm , are too large to be ingested by most tintinnids. Here we compare the community characteristics of these sets organisms in terms of diversity, stability in terms of species identities and structure of community composition by examining species abundance distributions and document the short-term variabilities.

2. Material and method

2a. Sampling

The Dynaproc 2 cruise, in Sept-Oct 2004, permitted repeated sampling over a 4 week period at a site in the N.W. Mediterranean Sea characterized by little vertical advection. Detailed descriptions of the study site and sampling appear elsewhere; here we will briefly review methods used to study copepods (Raybaud et al. 2008), phytoplankton (Lasternas et al. 2008) and tintinnid ciliates (Dolan et al., 2008). The copepod data considered here are derived from the samples collected using a 500 μm mesh net BIONESE apparatus. Complete details of details of the sampling regime, species compositions and data on organisms other than large copepods are given in Raybaud et al (2008). The BIONESE device samples discrete depth strata in the water column. Here only data from samples collected between 0 and 100 meters are considered; alternating day and night samples were obtained. A total of 7 day samples were analyzed, with an average of 705 large copepods per sample, and 7 night samples, with an average of 4243 individuals per sample. Complete details of the microphytoplankton sampling and data are given in Lasternas et al. (2008). *Ceratium* data considered here are derived from samples obtained using a 53 μm mesh phytoplankton net drawn from 90 m to the surface. Here, we analyzed only data on recognized species of *Ceratium*, pooling 'strains'. Samples were obtained on 17 dates; a minimum of 150 individual *Ceratium* were examined in each sample. Tintinnid sampling and sample analysis are presented in detail in Dolan et al. (2008). Samples were obtained using Niskin water bottles from 6 depths between the surface and 90 m on 18 dates. Approximately 1000 tintinnids were enumerated for each date.

2b. Data analysis

Species accumulation curves of large copepods, *Ceratium* and tintinnids were plotted as cumulative numbers of species against time. Taxonomic diversity was estimated for each date for each group as the Shannon index (ln- based, e.g., Magurran, 2004) and species richness. For each species, we plotted overall abundance against frequency of detection as % presence out of total sampling dates. We distinguished two sets of species: core species, defined as those present on each of the sampling dates and occasional species, defined as not detected on one or more dates. For copepods, *Ceratium* and tintinnids, we constructed log-rank abundance curves for each date by calculating relative abundance for each species and ranking species from highest to lowest and plotting $\ln(\text{relative abundance})$ vs. rank. Then, for each entire assemblage as well as separately for the core and occasional species (except for copepods which had an insufficient number of occasional species), we constructed hypothetical log-rank abundance curves that could fit the data by using parameters of the particular assemblage. A total of six dates were chosen for *Ceratium*, 4 day samples and 4 night samples for the large copepods to compare with the recent analysis of the tintinnid assemblages (i.e., Dolan et al. 2008). We constructed curves for three different popular models of community organization: geometric series, log-series, and log-normal, as in Dolan et al. (2007, 2008) and summarized below.

A geometric series distribution represents the result of the priority exploitation of resources by species arriving sequentially in a community (Whittaker, 1972), and is modeled

by assuming that each species' abundance is proportional to a fixed proportion p of remaining resources. Thus the relative abundance of the i th species is $(1-p)p^{i-1}$. For each assemblage, we used the relative abundance of the most abundant species on the date of interest to estimate p .

A log-series distribution represents the result of random dispersal from a larger community, a metacommunity in Hubbell's neutral theory (Hubbell, 2001). In a community exhibiting a log-series distribution, species having abundance n occur with frequency $\alpha x^n/n$, where x is a fitted parameter and α is Fisher's alpha, a measure of species diversity that is independent of total community abundance. For a given community with N total individuals and S species, x can be found (Magurran, 2004) by iteratively solving the following equation for x : $S/N = -\ln(1-x)(1-x)/x$ and then finding Fisher's alpha as $\alpha = N(1-x)/x$. In the case of copepods, *Ceratium* and tintinnid communities, we employed the observed S and N of the given date to calculate x and α .

A log-normal species abundance distribution is thought to result from either a large number of species of independent population dynamics with randomly varying (in either space or time) exponential growth, such that $N(i) \propto e^{r_i}$ where r_i is a random variable. Since $N(i)$ is a function of an exponential variable, $\ln(N(i))$ should be normally distributed (May 1975). Alternatively, species in a community that are limited by multiple factors that act on population size in a multiplicative fashion should also exhibit a lognormal distribution of abundances. We calculated the expected log-normal species abundance distribution for each tintinnid sample by calculating the mean and standard deviation of $\ln(\text{abundance})$ and using these parameters to generate expected abundance distributions for the S species in the sample using the NORMSINV function in an Excel[®] spreadsheet. We then calculated the mean abundance for each species, ranked from highest to lowest, and then calculated relative abundance.

For selected dates, the observed rank abundance distributions for the 3 sets of species were compared to the hypothetical models using a Bayesian approach: an Akaike Goodness of fit test (Burnham & Anderson, 2004). In this test, an Akaike Information Criterion (AIC) was determined as the natural logarithm of the mean (sum divided by S) of squared deviations between observed and predicted $\ln(\text{relative abundance})$ for all ranked S species plus an additional term to correct for the number of estimated parameters, k (1 for geometric series and 2 each for log-series and log-normal distributions): $(S + k)/(S-k-2)$. The lower the calculated AIC value, the better the fit. A difference of 1 in AIC corresponds roughly to a three-fold difference in fit, so this test statistic is sensitive enough for our data to judge the fit of the three different models.

3. Results

3a. Temporal trends

Throughout the sampling period the three groups of organisms varied considerably in concentration, that is, by factors of 3 to 5, and independently as well (fig. 1). *Ceratium* ranged from about 800 to nearly 4,000 cells per m³. Tintinnid concentrations varied from 8,000 to 48,000 cells per m³. Large copepods were found in concentrations ranging from 1.7 to 4.5 individuals per m³ in the day samples and 10 to 55 individuals per m³ in the night samples. Compared to the shifts in concentrations, all 3 groups exhibited a relative stability in diversity, estimated as either species richness or the Shannon index.

The number of *Ceratium* species encountered each day varied between 14 and 24; tintinnids species numbered from 20 to 33. The copepod communities sampled in the daytime consisted of 9 to 15 species while the night samples contained 19 to 26 species. Thus, for all three groups of organisms, maximum and minimum species richness differed by about

a factor of about 1.5. Similarly, the Shannon index metric of diversity for each group varied in a relatively narrow range compared to organismal concentrations. The Shannon metric (H') ranged between 1.3 and 2.1 for *Ceratium*, and from 2.0 - 2.7 for tintinnids. For the copepods sampled during the day, H' varied between 0.6 and 1.8 and values for night communities ranged from 1.4 to 1.9.

3b. Species pools

For each of the three groups, curves of species accumulation with time showed near linear increases of species with time over the first 10 sampling dates and the only the suggestion of a plateau at the end of the sampling period (fig. 2). The species pool encountered for *Ceratium* numbered 32 and that for tintinnids 59. Day samples yielded a total of 25 species of large copepods, night samples 34 species and pooling both night and day, a total of 35 species of large copepods. For *Ceratium*, tintinnids and large copepods, sampling over a 4 week period revealed the presence of about 1.5 times the number of species found in the first sample.

Within each group, the presence of a given species over the 4 week sampling period was related to its total overall abundance (fig. 3). The most abundant species of *Ceratium*, tintinnids and copepods were consistently present, the core species. Core species of *Ceratium* and tintinnids each numbered 11. For large copepods 6 species were consistently found in the day samples and 15 in night samples. For all the groups there was then a relatively small number of species, compared to the total species pool which accounted for the majority of the population and were consistently found- the core species and a far larger number of 'occasional' species. Among *Ceratium* there were 21 occasional species 21, and for tintinnids 48 species. The samples for large copepods contained a total of 19 occasional species.

3c. Species abundance distributions

Examples of species abundance distributions are shown in figure 4. Typically, the 5 most abundant species accounted for about 80 % of the total individuals in all three groups. Comparison of observed species abundance distributions with modeled distributions showed that the geometric model was the poorest fit for all three groups. The *Ceratium* species abundance distributions were most often best fit by a log-normal distribution (Table 1) while those for tintinnids were most often best fit by a log-series model (Table 2). Copepod species abundance distributions were variable in both day and night populations but were overall most often best-fit by a log-normal distribution (Table 3). The goodness of fit for *Ceratium* and tintinnids to their respective best fit statistical models was much stronger (lower AIC) than for copepods (compare Tables 1-3). However, for all the groups, AIC values estimator of fit for the log-normal and log-series fits were often similar.

4. Discussion

We wished to establish if there are general characteristics describing assemblages of marine planktonic organisms. We compared distinct groups of species, each investigated separately by sampling the same planktonic community repeatedly over a 4 week period (Lasternas et al. 2008; Dolan et al. 2008; Raybaud et al. 2008). The groups are in different trophic levels, found in different concentrations, and have different generation times. To our knowledge, no previous study has exploited data derived from intensive sampling of multiple trophic levels in the plankton. We found a great deal of similarity between *Ceratium* spp., tintinnids and large copepods (including the different day and night copepod populations). All groups

displayed a relative temporal stability of diversity, measured as species richness or H' , despite large changes in concentrations. In each group, only a small fraction of the total species found were present consistently and these core species accounted for most of the individuals. The species abundance distributions, based on comparisons with modeled distributions, were log-normal or log-series and the 2 distributions were often difficult to distinguish. For example, in a previous study of the community structure of the tintinnid community, the log-series pattern of the entire community was shown to be a combination of the log-normal pattern of the core species alone and the log-series pattern of the occasional tintinnid species (Dolan et al. 2008).

Our findings of several common characteristics in planktonic groups based on comparing *Ceratium*, tintinnids and large copepods contrast with some findings based on different scales of time and space, or different hierarchical groupings. For example, within the phytoplankton Peuyo (2006) compared 'dinoflagellates' and 'diatoms' collected from several sites in the Mediterranean and in coastal water of Venezuela. Peuyo described distinct species abundance distributions for the two taxonomic groups of phytoplankton: log-normal for dinoflagellates and log-series for diatoms. The two distributions are thought to characterize different community structures. For the diatoms, the log-series distribution follows from neutral models of biodiversity and suggests near ecological equivalence among species (Etienne & Alonso 2007). However, communities recovering from disturbance can exhibit something resembling a log-normal distribution (Hubbell 2001) because rare species that were most likely to go extinct immediately following disturbance have not yet recolonized the community. In comparing lake zooplankton and phytoplankton and fish, Walker & Cyr (2007) concluded that zooplankton and fish showed a log-series distribution, which differed from that of phytoplankton in that species abundance distributions of phytoplankton did not show the log-series distribution, in apparent contrast to marine diatoms (Peuyo 2006). These studies however, differed from ours in that the groups compared were not intensively sampled, nor were some in the same system. Hence, it is not unreasonable to suppose that our findings of similarity among different trophic levels in the plankton maybe be extended to other systems because at present there is no adequate comparative data suggesting the contrary. There may be larger differences between systems than within systems. For example considering 'zooplankton' alone, in lakes the latitudinal differences in diversity are positively related to stability (Shurin et al. 2007), a pattern the phytoplankton might follow as well. With regard to only species abundance distributions, there is at present little enough data comparing distinct trophic levels that this specific lack has been listed recently among the 'top dozen directions to pursue in SAD research (McGill et al. 2007).

5. Conclusion

We conclude then that within the NW Mediterranean Sea, the characteristics of *Ceratium* species of the phytoplankton (high species richness coupled with a stable dominance of a few forms) also characterizes assemblages from the consumer trophic levels, the tintinnid ciliates as well as large copepods. This convergence in proportion of consistently present species, low variability in diversity suggests that, despite their trophic differences, body size and generation time, similar, general mechanisms, such as resource pre-emption coupled with local dispersal limitation, for example, may structure their communities (Magurran and Anderson 2003). However, we found important and consistent differences in species abundance distributions between *Ceratium* phytoplankton and large copepods, which exhibited mostly lognormal distributions, and tintinnids, which exhibited mostly log-series. We find no clear explanation for this difference. However, because we compared

communities from the same intensive samples in the same body of water, differences in abundance distributions may be more likely to arise from ecological differences among the different trophic levels than from environmental differences that have plagued previous comparative studies.

References

Burnham K.P., and Anderson, D.R.: *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York, 2002.

Buyakates, Y., and Roelke, D.: Influence of pulsed inflows and nutrient loading on zooplankton and phytoplankton community structure and biomass in microcosm experiments using estuarine assemblages. *Hydrobiologia*, 548,233-249, 2005. 2005

Dagg, M., J., Liu, H., and Thomas, A.C.: Effects of mesoscale phytoplankton variability on the copepods *Neocalanus flemingeri* and *N. plumchrus* in the coastal Gulf of Alaska. *Deep-Sea Res. II*, 53, 321-332, 2006.

Dolan, J.R., Ritchie, M.E., Tunin-Ley, A., and Pizay, M.-D.: Dynamics of core and occasional species in the marine plankton: tintinnid ciliates in the north-west Mediterranean Sea. *J. Biogeogr.*, in press. et al. 2008;

Dolan, J.R., Ritchie, M.R., and Ras, J. :The "neutral" community structure of planktonic herbivores, tintinnid ciliates of the microzooplankton, across the SE Tropical Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 4, 97-310, 2007.

Etienne, R.S. and Alonso, D.: Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. *J. Stat. Physics*, 128, 485-510, 2007.

Flöder, S., Sommer, U. : Diversity in planktonic communities: an experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, 44,1114-1119, 1999.

Hubbell, S.R.: *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 2001.

Hutchinson, G.E.:1961) The paradox of the plankton. *Amer. Nat.*, 95, 137-145, 1961.

Irigoiien, X., Huisman, J. and Harris, R.P: Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*, 429,863-867, 2004. et al. 2004

Lasternas, S., Tunin-Ley, A., Ibañez, F., Andersen, V., Pizay, M.-D., and Lemée, R.: Dynamics of microphytoplankton abundance and diversity in NW Mediterranean Sea during late summer condition (DYNAPROC 2 cruise; Sep-Oct 2004), *Biogeosciences Discussions*, 2008.

Magurran, A.E.: *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford. 2004.

Magurran, A.E. & Henderson, P.A.: Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422, 714-716, 2003.

May, R.M.: Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities* (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 81-120. Harvard University Press, Boston, 1975.

McGill, B. J. and others: Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.*, 10, 995-1015, 2007

McGowan, J.A., and Walker, P.W.: Pelagic diversity patterns, Pages 203-214 In Ricklefs, R.E., and Schluter, D., editors, *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago, USA, University of Chicago Press, 1993

Peuyo, S. : Diversity: between neutrality and structure. *Oikos*, 112, 392-405, 2006.

Raybaud, V., Nival, O., Mousseau, L., Gubanov, A., Altukhov, D., Khvorov, S., Ibanez, F., and Andersen, V. : Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity, *Biogeosciences Discussions*, 5, 2237-2278, 2008.

Roelke, D.L., and Eldridge, P.M.: Mixing of supersaturated assemblages and the precipitous loss of species. *Amer. Nat.*, 171: 162-175, 2008.

Roy, S., and Chattopadhyay, J.: Towards a resolution of 'the paradox of the plankton': a brief overview of the proposed mechanisms. *Ecol. Complex.*, 4, 26-33, 2007. 2007

Shurin, J.B., and others: Diversity-stability relationship varies with latitude in zooplankton. *Ecol. Lett.*, 10, 127-134, 2007

Walker, S.C. and Cyr, H.: Testing the standard neutral model of biodiversity in lake communities. *Oikos*, 116, 143-155, 2007

Whittaker, R.H.: Evolution and measurement of species diversity, *Taxon*, **21**, 213-251, 1972.

Table 1. Results of the analysis of the *Ceratium* species abundance distributions. For each date the observed log-rank abundance curve was compared to model-derived log-normal, geometric and log-series curves using the Akaike Information Criterion test. The values in red denote the lowest AIC value, indicating the closest fit. A difference of 1 AIC unit is equal to about a 3-fold difference in closeness of fit. Log-normal distributions followed by log-series provided the closest fit to observed distributions.

<i>Ceratium</i>				
DATE	# Spp	log-normal	geometric	log-series
Sept 18	22	-0.23	4.71	0.55
Sept 20	20	-0.27	3.87	-0.15
Sept 25	25	-1.06	4.46	0.85
Sept 26	24	-0.47	4.26	0.53
Oct 4	18	-0.34	4.61	0.15
Oct 6	23	0.58	5.14	0.84

Table 2. Results of the analysis of the tintinnid species abundance distributions. For each date the observed log-rank abundance curve was compared to model-derived log-normal, geometric and log-series curves using the Akaike information criterion test. The values in red denote the lowest AIC value, indicating the closest fit. A difference of 1 AIC unit is equal to about a 3-fold difference in closeness of fit. Log-series distributions followed by log-normal provided the closest fit to observed distributions.

Tintinnids				
DATE	# Spp	log-normal	geometric	log-series
Sept 19	28	3.88	1.71	-0.38
Sept 20	29	3.80	1.30	-0.70
Sept 25	27	-0.50	4.59	-0.80
Sept 26	27	-0.11	2.86	-0.83
Oct 4	20	0.11	-0.38	-0.45
Oct 6	25	-0.75	1.28	-1.12

Table 3. Results of the analysis of the large copepod species abundance distributions. For each date the observed log-rank abundance curve was compared to model-derived log-normal, geometric and log-series curves using the Akaike Information Criterion test. The values in red denote the lowest AIC value, indicating the closest fit. A difference of 1 AIC unit is equal to about a 3-fold difference in closeness of fit. Both day and night populations showed distributions which varied between log-normal and log-series based on the closest fit to observed distributions.

Copepod Day					Copepod Night			
Date	#spp	normal	geom	series	# spp	normal	geom	series
Sept 18	20	-0.73	-0.15	1.78	20	0.98	-0.15	0.978
Sept 20	15	0.27	0.82	-0.94	18	0.56	0.68	1.81
Sept 25	14	0.23	3.56	-0.21	20	0.23	3.21	1.10
Oct 4	14	0.35	1.82	1.89	26	0.04	3.23	-0.37

Figure Legends

Fig. 1. Temporal changes in the concentrations (top panel), species richness (middle panel) and Shannon Index of diversity (bottom panel) of Ceratium, tintinnids and copepods.

Fig. 2. Species accumulation with time for Ceratium (top panel), tintinnids (middle panel), and copepods (bottom panel).

Fig. 3. Relationships between the overall (all samples pooled) relative abundance of species and their temporal occurrence in Ceratium (top left), tintinnids (top right), nite time copepods (bottom left) and day time copepods (bottom right).

Fig. 4. Typical species abundance distributions.

Fig 1

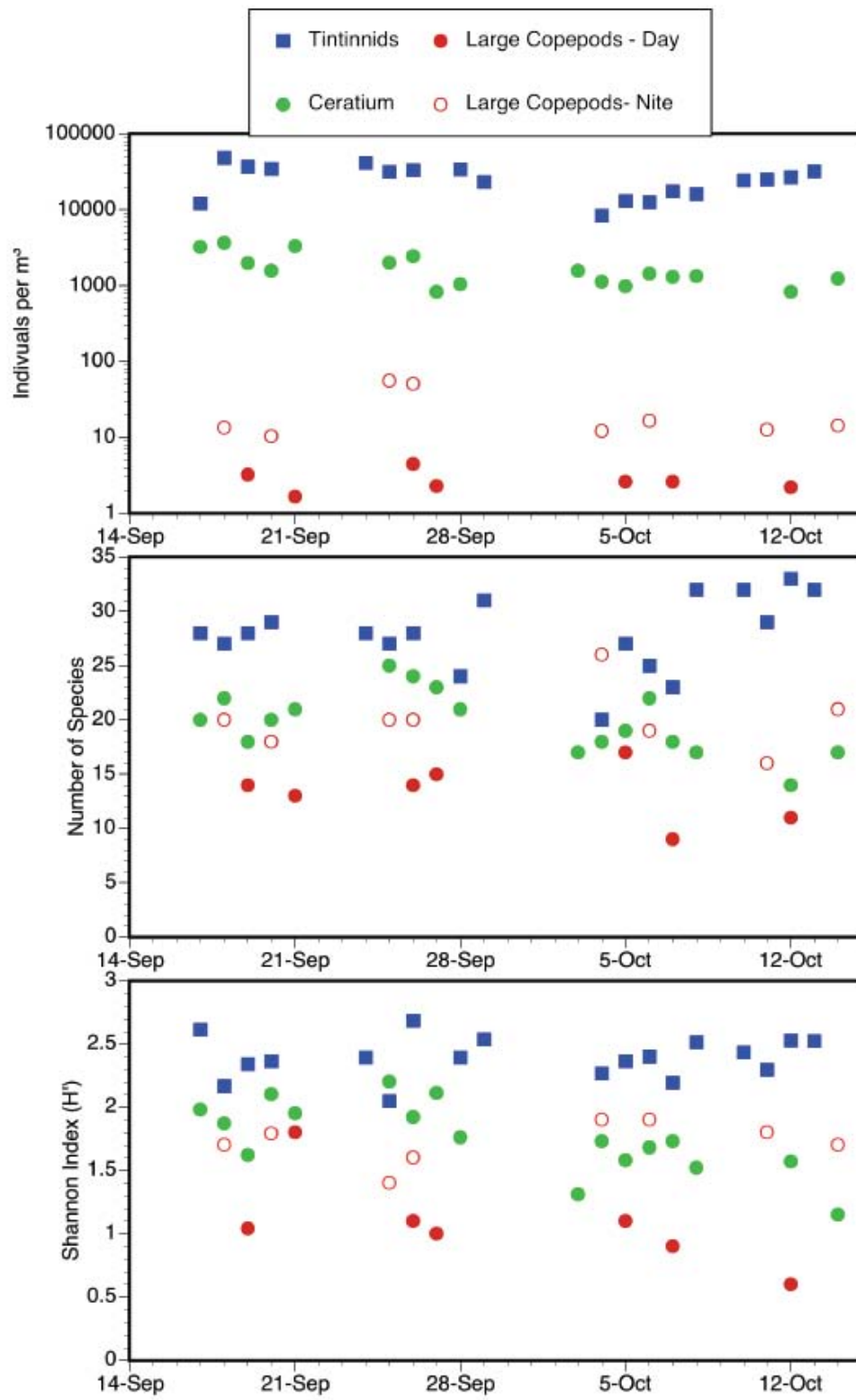


Fig 2

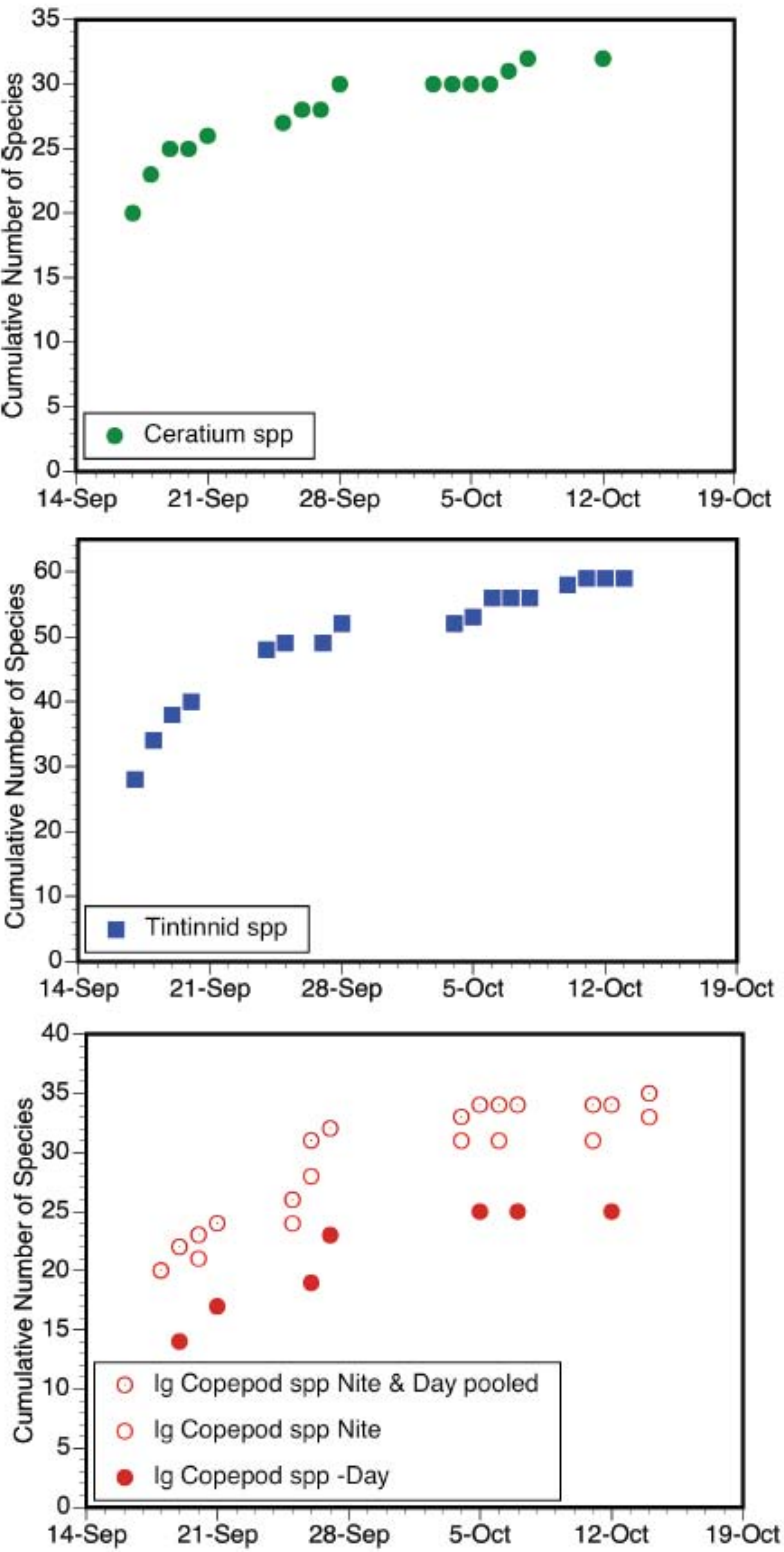


Fig 3:

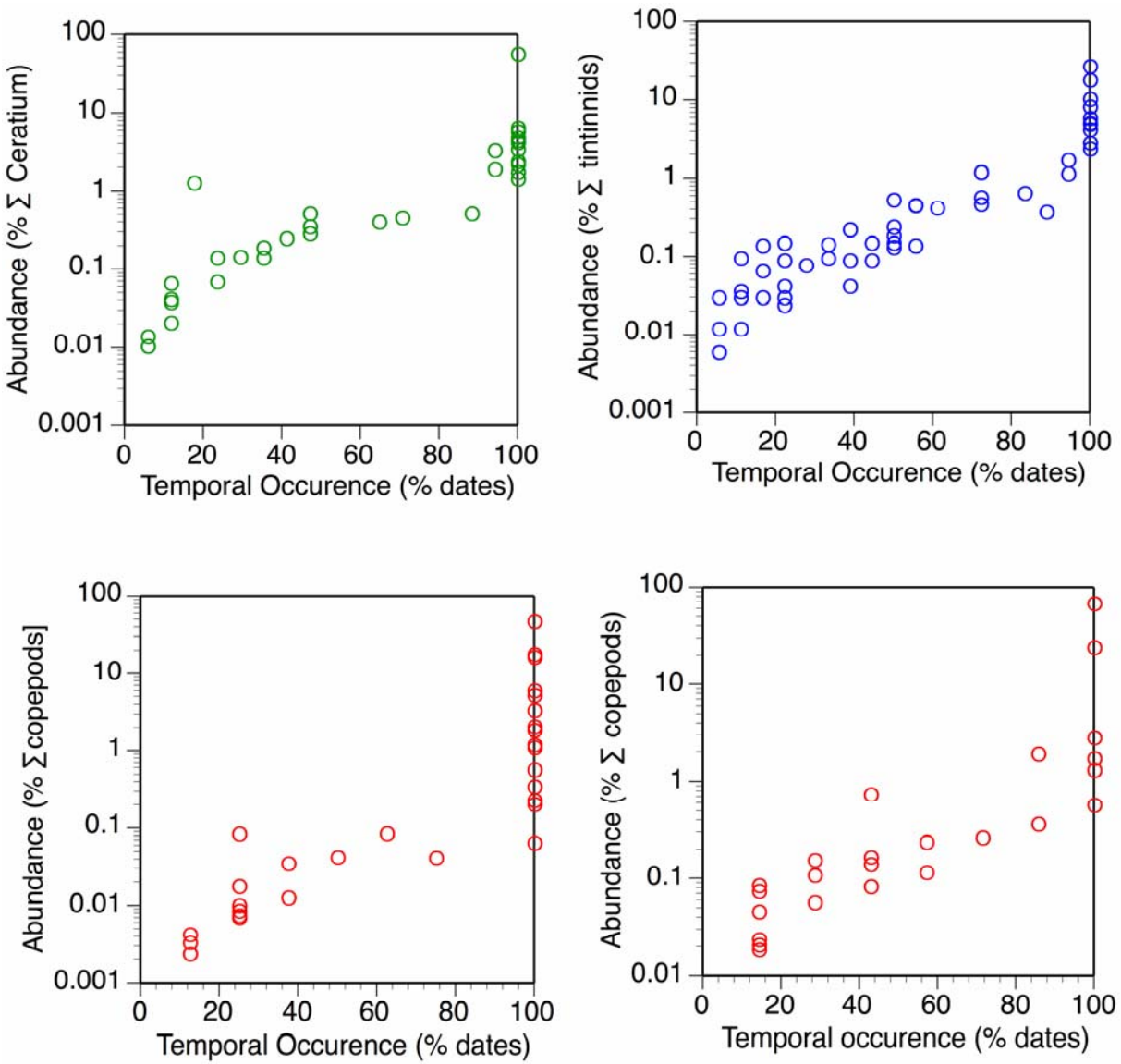
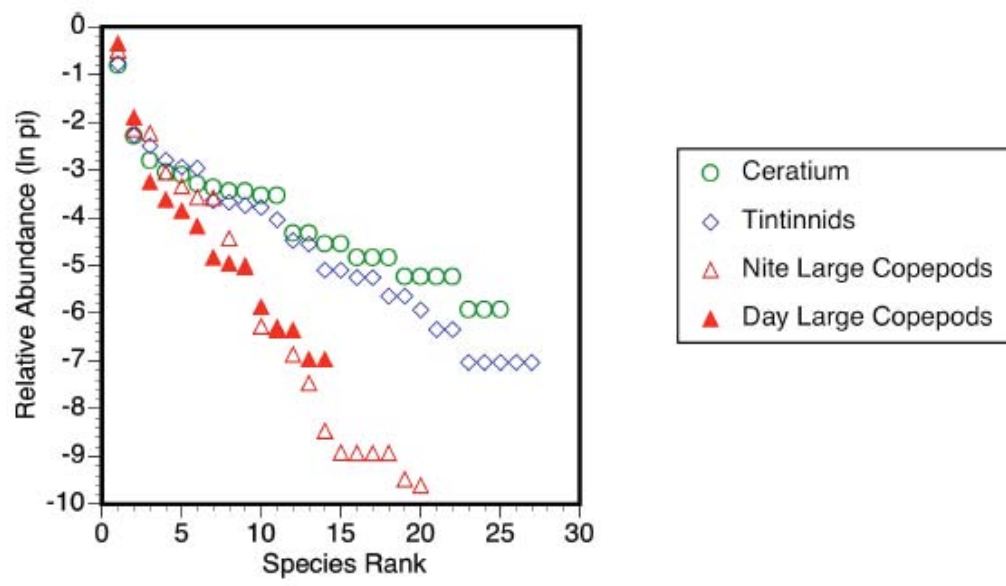


Fig 4:



ANNEXE 5

**Raybaud, V., Nival, P.: The choice of compartments in ecosystem models:
the state of the art**

(Article en préparation, pour soumission à *Ecological Modelling*)

The choice of compartments in ecosystem models: the state of the art

Virginie Raybaud ^{1,2} and Paul Nival ^{1,2}

[1] UPMC Université Paris 06, UMR 7093, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche,
06230 Villefranche-sur-Mer, France

[2] CNRS, UMR 7093, LOV, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

Correspondence to: V. Raybaud (raybaud@obs-vlfr.fr)

Keywords: Ecosystem models, biogeochemical models, NPZD, complexity

1. Introduction

Mankind, by nature, always has tendency to regroup the things which seem to him similar. In front of the diversity of the living beings, he could not help regrouping them in entities called taxa (families, genera, species,...) in the aim to name them and classify them. This science carries the name of taxonomy. However, nature is so diversified that whatever the classification used, there are always organisms which are difficult to classify because they can belong to several groups.

Another example where man divides the nature into compartments is the ecosystem modelling. In the same way that there are several classifications of the living beings (Linée's classification, numerical taxonomy, phylogeny,...), there is great number of pathway to define compartments which must be taken into account in an ecosystem model.

In the past, the weakness of computers obliged modellers to reduce the biological diversity at its minimum. Although the real ecosystems are naturally complex (in terms of numbers of species/ecological interactions), modellers had to choose how simplify their studied system in a limited number of components. The first pelagic ecosystem model was only constituted with three compartments (Nutrient, Phytoplankton, Zooplankton) and was called NPZ type model (Riley 1946). Detritus were added later to form the famous model NPZD (Fig 1). Progressively, with the increase of computing power, models became more and more complex. We can cite, notably, the BFM (Biological Flux Model), which is the descendant of ERSEM III model, and contains 44 prognostic equations (Fig 2.; Vichi et al., 2007a; Vichi et al., 2007b). Between NPZD type models and BFM, which represent the two extremities in terms of complexity, there are a great number of models, with an intermediate complexity.

When a modeller starts a new modelling study, he is always confronted at two fundamentals questions, which are linked together: (i) which minimum complexity level must be taken into account for having a realistic model (how many compartments)? (ii) What will I represent in these compartments? In this paper, we can't directly answer to these questions. However, we will expose an overview of the different pathway chosen by modellers to build an ecosystem model. We will only focus on ecosystems models and we will not address other ones (for example Individual Based Models or Dynamic Energy Budget models). In a first part, we will outline the notion of complexity in ecosystem models. After a brief definition, we will expose different modellers' point of view about the introduction of

complexity in models. In the second part, we will expose the different strategies used by modellers to choose the compartments in an ecosystem model.

2. The notion of complexity in ecosystem models

The increase of computing power allowed to introduce complexity in ecosystems models, and therefore to make them more realistic. The introduction of complexity is not simply to increase the number of compartments (or state variables), but can also reside in the representation of several biogeochemical cycles in a single model (Touratier et al., 2003), in the coupling between an ecosystem model and a model of population dynamics (Carlotti and Wolf, 1998), or in a complex representation of physiological processes (for example, the embedding of a phytoplankton growth model in a more classical Redfieldian NNPZD-DOM model, Faugeras et al., 2004)

The aim to introduce complexity into models is to make them more realistic. For a biologist who knows the diversity of organisms inhabiting the ocean, the role of each of them in ecosystem, as well as the amount of ecological interactions present, it is unrealistic to reduce the biology into the ocean into four compartments. Therefore, the concept of model complexity is linked to that of realism and *"handling model complexity and reliability is a key area of research today"* (Raick et al., 2006).

The introduction of the complexity in the models has always been a source of controversy. In 1966, Levins had already a fatalistic approach and claimed that scientific modelling can maximize at most two of three virtues: generality, realism, and precision. He thought that *"Models that sacrifice generality (SG) make precise quantitative predictions about specific systems and maximize realism by capturing as many system details as possible. Models that sacrifices realism (SR) make unrealistic assumptions so scientists can describe systems with general, mathematically-tractable, equations that produce precise quantitative predictions"*. In 1973, May also warned that the increase in complexity could make models unstable. In 2003, Denman shows that the number of parameters in the models increases approximately as the square of the number of compartments, and quickly exceeds our ability to establish them from the observations and experiments.

Other authors have different point of view. Raick et al. (2006) think that very simple models often crudely oversimplify the real ecosystem and can not be used for management purposes. The actual trend is rather to increase complexity in GCM (General Circulation Models) in order to increase the performances and the realism (Gregg et al., 2003; Le Quéré et al., 2005; Moore et al., 2002). However, the controversy surrounding the introduction of complexity in the models has not disappeared, and on the contrary, it has instead intensified

(Anderson, 2005; Le Quéré, 2006; Flynn, 2006; Anderson, 2006). Anderson (2005) claimed it's premature to introduce too much complexity into models because of the lack of data to calibrate and validate the models. To these assertions, Le Quéré (2006) answers that experimental data on physiology of organisms exist and that SEAWIFS' images provide us continuous data of surface chlorophyll, at global scale, over several years.

Some authors go beyond the controversy and offer alternatives solutions to reduce the number of degrees of freedom in the models. For example, Denman (2003) suggested different method to reduce the number of compartments into models: (i) by using allometric relationships relating physiological parameters to body size, (ii) by representing implicitly recycling through the microbial loop, through a factor dependent on the existing amount of 'new' nutrient or the amount of phytoplankton biomass. Raick et al. (2006), proposed an objective criteria to compare the performances of different models with an increasing complexity. This aim of there study is to give a tool to determine the best complexity level able to produce realistic ecosystem behaviour.

3. The choice of compartments in pelagic ecosystem models: the different strategies

NPZD type models and descendants

NPZD type models (Fig 1) exists since over than forty years, but continues to be used in pelagic ecosystem models. They have the huge advantage of being extremely simple, but able to characterise the major dynamics of ecosystems. Franks (2002) think they are particularly good tools for initial investigations of physical-biological dynamics, and give a good picture of the general planktonic community response to physical forcing. Because of their simplicity, NPZD type models were used in the first 3D General Circulation Models (Sarmiento et al., 1993; Six and Maier-Reimer, 1996) but are still currently used (Koné et al., 2005; Tranier et al., 2005, Liu et al., 2007).

Some authors have based their work on the model NPZD, but divided one or more compartments. Rivière and Pondaven (2006) have separated the phytoplankton into two compartments to study the dynamics of two size classes in competition for the same nutrient: NP₂ZD type model. Kone et al. (2005) doubled each compartment of a NPZD type model to create a N₂P₂Z₂D₂ model (Fig 3). They applied theses models in the southern Benguela ecosystem and showed that the double compartment model provides more realistic results. Chifflet et al. (2001) proposed a N₂P₃ZD₂ model of the Ligurian Sea. They considered two N (nitrate and ammonium) to represent new and regenerated production; three phytoplankton

size-class (micro-, nano- and pico-) with different physiological characteristics; one compartment of zooplankton and two size-classes of detritus with different sinking velocities.

Another descendant of the NPZD type model is the NNPZD-DOM model for NO₃, NH₄, Phytoplankton, Zooplankton, Detritus, Dissolved Organic Matter (Mémery et al., 2002 ; Faugeras et al., 2003). These authors wanted to keep a simple model, but they incorporated two N (nitrate and ammonium) and a compartment of the Dissolved Organic Matter in the aim to represent dissolved exported flux. The LOBSTER model (Lodyc Ocean Biogeochemical SysTem for Ecosystem and Resources) is a NNPZD-DOM type model and it has been extensively used in ecosystem modelling (Levy, 2001; Mémery, 2002; Faugeras, 2003; Karleskind et al., 2006).

Models including the microbial loop

The microbial loop describes a pathway in the food web where nutrients and carbon are returned to higher trophic levels via picophytoplankton, bacteria and microzooplankton. The first ecosystem models (Riley, 1946; Steele, 1958) didn't take into account the microbial loop. Pomeroy (1974) was the first to focus on the importance of small plankton and microbes in the ocean. Later, Azam (1983) proposed a conceptual scheme for modelling the microbial loop; followed by Pace (1984) which legitimized the use of microbial loop into ecosystem models. In the 80's, several modellers introduced these organisms in their models but the description of the microbial loop remained oversimplified (Pace et al., 1984; Frost, 1987; Fasham, 1990; Taylor and Joint, 1990). Andersen and Rassoulzadegan (1991) were the first to propose a detailed representation of the microbial loop in their ecosystem model. Steele (1998) chooses an alternative approach by simulating the effect of the microbial loop implicitly in terms of grazing and excretion rates. Tron Frede Thingstad also largely increased our knowledge on microbial loop by its numerous experimental works and mathematical models. Recently (Thingstad et al., 2007), he proposed a conceptual scheme of a "minimum" food web model including bacterial and microbial sides (Fig 4).

Models with another limiting nutrient than N

NPZD type models and descendant are sometimes not applicable in some areas of the ocean and it is sometimes necessary to add additional compartments. For example, in HNLC (High Nutrients – Low Chlorophyll) areas, it is now well established that the lack of iron may limit primary production. Fasham et al. (2006) developed an ecosystem model of those areas.

1 A classical model, with nitrate as alone limiting nutrient, can't simulate properly the
2 ecosystem in such areas. Therefore, Fasham et al. added a new compartment of dissolved Iron
3 as limiting micronutrient (Fig 5).

4 There are other areas than HNLC, less well known: LSHNLC for Low-Silicate, High-
5 Nitrate, and Low-Chlorophyll (Dugdale et al. 1995). Such areas can be found, for example, in
6 equatorial Pacific. Chai et al. (2002) modelled this area by introducing silicates and diatoms
7 as state variables.

9 *Models for the study of a particular species*

10 To study a particular species in an ecosystem and predict its evolution, some authors
11 use an existing ecosystem model and add an extra compartment for the species in question.
12 This kind of approach has been extensively used to study the toxic species, such as the HAB
13 (Harmful Algae Bloom). For example, Loyer et al. (2001) and Vanhoutte et al. (2008) have
14 modelled the blooms of *Karenia mikimotoi* (*Gymnodinium mikimotoi*) in the Bay of Biscay
15 and in the English Channel and southern North Sea. In such models, authors are adding a new
16 compartment for the studied species (Fig 6). Because of their toxicity to humans, HAB have
17 been largely studied in laboratories. Therefore, in most of cases, the parameterization of the
18 added compartment is based on experimental data and not on mathematics adjustments.

20 *Plankton Functional Types (PFTs) based models*

21 Some modellers have chosen to merge organisms into functional groups, called
22 Plankton Functional Types (PFTs). They are defined as groups of organisms that mediate
23 specific chemical reactions in the ocean. Therefore, according to this definition, functional
24 groups have no phylogenetic meaning; they are composed of many different species with
25 common biogeochemical functions (Hood et al., 2006). Legendre and Rivkin (2005) proposed
26 an ecosystem model based on five PFTs: phytoplankton, heterotrophic bacteria,
27 microzooplankton, Large zooplankton and Microphagous Macrozooplankton (Fig 7). Another
28 famous model based on PFTs is the model of "Green Ocean Project" consortium, named
29 "PLANKTOM 10" (Le Quéré et al., 2005). This model takes into account not less than ten
30 PFT: Pico-heterotrophs, Pico-autotrophs, Phytoplankton N₂-fixers, Phytoplankton calcifiers,
31 DMS Phytoplankton producers, silicifiers Phytoplankton, Mixed-phytoplankton, Proto-
32 zooplankton, Meso-zooplankton, Macro-zooplankton. This model is just one example of a
33 model based on PFTs but many classifications with PFTs are possible depending on the

scientific questions being addressed (Claustre, 1994; Falkowski et al. 1998; Bouman et al., 2003).

These models, based on PFTs were established in order to be more realistic than the simple models (NPZD type), which poorly represent the ecological processes. However, PFTs type models are not unanimous. Anderson (2005) admits that biogeochemical cycling in marine systems is intimately linked to the activity of specific plankton functional types, but claims that the use of PFTs in global biogeochemical models is not convincing. He believes that we should not go too fast in the use of PFTs type models, and that modellers should wait to have enough data to parameterize and validate these models.

Size-based models

It is well known that physiological rates of organisms depend more on their size as their position in the taxonomic classification (Fenchel, 1974; Peters, 1983). In other terms, a 3mm fish larvae will have a diet, predators, swimming speeds and physiological rates more in common with a 3mm copepod adult than with its own 30cm adult form (Baird and Suthers, 2007). In size-based models, community structure and transfer processes are all size-dependent, and all model parameters are determined by body size, using empirically determined relationships (Moloney and Field, 1991). Since these allometric relationships are objective estimators of ecological parameters and are not dependent on knowledge of particular species, size-based models can be used to describe general features of the ecosystem compared to simple models in which the entire system is represented by a single phytoplankton and zooplankton species (Gin et al. 1998). An example of a conceptual scheme of a size-based model is given in figure 8.

Baird and Suthers (2007), studied the properties of these models, and have concluded that these models are sensitive to the allometric relationships used, to initial and boundary conditions, and to the size-resolution (the number of size-classes). Moreover, according to these authors, these models can not be used to predict the temporal evolution of a particular size class. So they can not be used as a prognostic tool, but they remain good diagnostic ones.

4. Conclusion

The aim of this paper was to have an overview of the different modellers' answers to the following questions: (i) what is the minimum number of state variables to take into account in the models (how many boxes)? (ii) What will contain each box?

1 In the first part of this paper, we presented some point of view of modellers
2 concerning the introduction of complexity into ecosystem models. We have seen that there are
3 two way of thinking: some authors consider that NPZD models are sufficient whereas others
4 believe that biodiversity can not be reduced so drastically in a model.

5 In the second part of this paper, we listed the different strategies for selecting
6 compartments in an ecosystem model. We have seen that there are almost as many points of
7 view than modellers. Many conceptual schemes are possible but each one finds its
8 justification in the addressed question. Each model is adapted to answer to a precise problem.
9 Actually, no one of the current models can claim to be universal and each model is adapted to
10 one problem.

11 Through these different points of view on how to build an ecosystem model, we can
12 draw three principles to which we can't derogate from:

- 13 1. The model should be adapted to the addressed question
- 14 2. No new compartment can be added without enough data to calibrate and validate the model
- 15 3. The model must take into account the limiting element of the primary production

18 **References**

- 19
- 20 Andersen, V., Rassoulzadegan, F.: Modèle vertical de l'écosystème pélagique marin. Réseau
21 microbien et sédimentation des particules biogéniques, *J. Rech. Océanogr.*, 16, 1-2, 16-
22 22, 1991.
- 23
- 24 Anderson, T. R. Plankton functional type modelling: running before we can walk? *J. Plankton*
25 *Res.*, 27, 1073-1081, 2005.
- 26
- 27 Anderson, T. R.: Confronting complexity: reply to Le Quéré and Flynn, *J. Plankton Res.*, 28,
28 9, 877-878, 2006.
- 29
- 30 Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., Thingstad, F.: The
31 ecological role of water-column microbes in the sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10, 257-
32 263, 1983.
- 33

- 1 Baird, M. E., Suthers, I. M.: A size-resolved pelagic ecosystem model, *Ecol. Modelling*, 203,
2 185-203, 2007.
- 3
- 4 Bouman, H. A., Platt, T., Sathyendranath, S., Li, W. K. W., Stuart, V., Fuentes-Yaco, C.,
5 Maass, H., Horne, E. P. W., Ulloa, O., Lutz, V., Kyewalyanga M.: Temperature as
6 indicator of optical properties and community structure of marine phytoplankton:
7 Implications for remote sensing, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 258, 19– 30, 2003.
- 8
- 9 Carlotti, F., Wolf, K. U.: A lagrangian ensemble model of *Calanus finmarchicus* coupled with
10 a 1D ecosystem model, *Fish. Oceanogr.*, 7, 3/4, 191-204, 1998.
- 11
- 12 Chai, F., Dugdale, R. C., Peng, T. H., Wilkerson, F. P., Barber R. T.: One dimensional
13 ecosystem model of the equatorial Pacific upwelling system, part I: Model development
14 and silicon and nitrogen cycle, *Deep Sea Res. II*, 49, 2713– 2745, 2002.
- 15
- 16 Chifflet, M., Andersen, V., Prieur, L. and Dekeyser, I.: One-dimensional model of short-term
17 dynamics of the pelagic ecosystem in the NW Mediterranean Sea: effects of wind
18 events, *J. mar. Systems*, 30, 89-114, 2001.
- 19
- 20 Claustre, H.: The strophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton
21 pigment signatures, *Limnol. Oceanogr.*, 39, 5, 1206-1210, 1994.
- 22
- 23 Denman, K.L.: Modelling planktonic ecosystems: parameterizing complexity, *Progress in*
24 *Oceanography*, 57, 429-452, 2003.
- 25
- 26 Dugdale, R. C., Wilkerson, F. P., Minas H. J.: The role of a silicate pump in driving new
27 production, *Deep Sea Res. I*, 42, 697– 719, 1995.
- 28
- 29 Falkowski, P. G., Barber, R. T., Smetacek V.: Biogeochemical controls and feedbacks on
30 ocean primary production, *Science*, 281, 200–206, 1998.
- 31
- 32 Faugeras, B., Lévy, M., Mémery, L., Verron, J., Blum, J., Charpentier, I.: Can
33 biogeochemical fluxes be recovered from nitrate and chlorophyll data? A case study

- assimilating data in the Northwestern Mediterranean Sea at the JGOFS-DYFAMED station, *J. mar. Systems*, 40-41, 99-125, 2003.
- Faugeras, B., Bernard, O., Sciandra, A., Lévy, M.: A mechanistic modelling and data assimilation approach to estimate the carbon/chlorophyll and carbon/nitrogen ratios in a coupled hydrodynamical-biological model, *Nonlinear Proc. Geoph.*, 11, 515-533, 2004.
- Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W., McKelvie, S. M.: A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. mar. Res.*, 48, 591-639, 1990.
- Fasham, M. J. R., Flynn, K. J., Pondaven, P., Anderson, T. R., Boyd, P. W.: Development of a robust marine ecosystem model to predict the role of iron in biogeochemical cycles: A comparison of results for iron-replete and iron-limited areas, and the SOIREE iron-enrichment experiment, *Deep-Sea Res. I*, 53, 333-366, 2006.
- Fenchel, T., 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size, *Oecologia*, 14, 317-326.
- Franks, P. J. S.: NPZ Models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics, and Application, *Journal of Oceanography*, 58, 379-387, 2002.
- Flynn, K. J.: Reply to horizons Article 'Plankton functional type modelling: running before we can walk' Anderson (2005): II. Putting trophic functionality into plankton functional types, *J. Plankton Res.*, 28, 9, 873-875, 2006.
- Frost, B. W.: Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods *Neocalanus* spp., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39, 49-68, 1987.
- Gin, K. Y. H., Guo, J., Cheong, H. F.: A size-based ecosystem model for pelagic waters. *Ecol. Model.*, 112, 53-72. 1998.
- Gregg, W. W., Ginaux, P., Schopf, P. S., Casey, N. W.: Phytoplankton and iron: validation of a global three-dimensional ocean biogeochemical model, *Deep-Sea Res. II*, 50, 3143-3169, 2003.

- Hood, R. R., Laws, E. A., Armstrong, R. A., Bates, N. R., Brown, C. W., Carlson, C. A., Chai, F., Doney, S. C., Falkowski, P. G., Feely, R. A., Friedrichs, M. A. M., Landry, M. R., Moore, J. K., Nelson, D. M., Richardson, T. L., Salihoglu, B., Schartau, M., Toole, D. A., Wiggert, J. D.: Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects, *Deep-Sea Res. II*, 53, 459-512, 2006.
- Karleskind, P., Mémery, L., Lévy, M.: A 1-year mesoscale altimetry-assimilating simulation of the biogeochemistry in the north-eastern atlantic ocean, *Geophysical Research Abstracts*, 8, 07660, 2006.
- Koné, V., Machu, E., Penven, P., Andersen, V., Garçon, V., Fréon, P., Demarcq, H.: Modeling the primary and secondary productions of the southern Benguela upwelling system: A comparative study through two biogeochemical models, *Global Biogeochemical cycles*, 19, GB4021, 2005.
- Legendre, L., Rivkin, R. B.: Integrating functional diversity, food web processes, and biogeochemical carbon fluxes into a conceptual approach for modelling the upper ocean in a high-CO₂ world, *J. Geophys. Res.*, 110, C09S17, 2005.
- Loyer, S., Lazure, P., Gentien, P., Ménesguen, A. : Modelling of *Gymnodinium mikimotoi* blooms along the French Atlantic coast: geographical and vertical distributions, *Hydroécol. Appl.*, 13, 1, 57-76, 2001.
- Le Quéré, C., Harrison, S. P., Colin Prentice, I., Buitenhuis, E., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim Da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J., Wolf-Gladrow D.: Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Global Change Biology*, 11, 2016-2040, 2005.
- Le Quéré, C.: Reply to horizons Article ‘Plankton functional type modelling: running before we can walk’ Anderson (2005): I. Abrupt changes in marine ecosystems?, *J. Plankton Res.*, 28, 9, 871-872, 2006.

- 1
2 Levins, R.: The strategy of model building in population biology, *Amer. Scient.*, 54, 421-31,
3 1966.
4
5 Lévy, M., Klein, P., Treguier, A.M.: Impact of sub-mesoscale physics on production and
6 subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime, *J. mar. Res.*, 59, 535-565, 2001.
7
8 Liu, K.K., Chen, Y.J., Tseng, C.M., Lin, I.I., Liu, H.B., Snidvongs, A.: The significance of
9 phytoplankton photo-adaptation and benthic–pelagic coupling to primary production in
10 the South China Sea: Observations and numerical investigations, *Deep-Sea Res. II*, 54,
11 1546-1574, 2007.
12 May, R. M.: Qualitative stability in Model Ecosystems, *Ecology*, 54, 3, 638-641, 1973.
13
14 Mémary, L., Lévy, M., Vérant, S., Merlivat, L.: The relevant time scales in estimating the air-
15 sea CO₂ exchange in a mid-latitude region, *Deep-Sea Res. II*, 49, 2067-2092, 2002.
16
17 Moloney, C. L., Field, J. G.: The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation
18 model of carbon and nitrogen flows, *J. Plankton Res.*, 13, 1003–1038, 1991.
19
20 Moore, J. K., Doney, S. C., Glover, D. M., Fung, I. Y.: Iron cycling and nutrient-limitation
21 patterns in surface waters of the World Ocean, *Deep-Sea Res. II*, 49, 463-507, 2002.
22
23 Pace, M. L., Glasser J. E., Pomeroy, L. R.: A simulation analysis of continental shelf food
24 webs, *Mar. Biol.*, 82, 47-63, 1984.
25
26 Peters, R. H.: The Ecological Implications of Body Size, *Cambridge University Press (ed.)*,
27 1983.
28
29 Pomeroy, L. R.: The ocean's food web, a changing paradigm, *BioSci.*, 24, 499-504, 1974.
30
31 Raick, C., Soetaert, K., Grégoire, M.: Model complexity and performance: How far can we
32 simplify, *Progress in Oceanography*, 70, 27-57, 2006.
33

- 1 Riley, G. A.: Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. *J. Mar. Res.*, 6,
2 54-73, 1946.
- 3
- 4 Rivière, P., Pondaven, P.: Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a
5 frontal oceanic region, *J. mar. Systems*, 60, 345-364, 2006.
- 6
- 7 Sarmiento, J. L., Slater, R. D., Fasham, M. J. R., Ducklow, H.W., Toggweiler, J.R., Evans,
8 G.T.: A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the North
9 Atlantic euphotic zone. *Global Biogeochem. Cycles*, 7, 417–450, 1993.
- 10
- 11 Six, K. D., Maier-Reimer, E.: Effects of plankton dynamics on seasonal carbon fluxes in an
12 Ocean General Circulation Model, *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 4 , 559-584,
13 1996.
- 14
- 15 Steele, J. H.: Incorporating the Microbial Loop in a Simple Plankton Model, *Proceedings:*
16 *Biological Sciences*, 265, 1407, 1771-1777, 1998.
- 17
- 18 Taylor, A. H., Joint, I.: A steady-state analysis of the 'microbial loop' in stratified systems.
19 *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59, 1-17, 1990.
- 20
- 21 Thingstad, T. F., Havskum, H., Li Zweifel, U., Berdalet, E., Montserrat Sala, M., Peters, F.,
22 Alcaraz, M., Scharek, R., Perez, M., Jacquet, S., Anita Fonnes Flaten, G., Dolan, J. R.,
23 Marrasé, C., Rassoulzadegan, F., Hagstrøm, A., Vaultot, D.: Ability of a “minimum”
24 microbial food web model to reproduce response patterns observed in mesocosms
25 manipulated with N and P, glucose, and Si, *J. mar. Systems*, 64, 15-34, 2007.
- 26
- 27 Touratier, F., Field, J. G., Moloney, C. L.: Simulated carbon and nitrogen flows of the
28 planktonic food web during an upwelling relaxation period in St Helena Bay (southern
29 Benguela ecosystem), *Progress in Oceanography*, 58, 1-41, 2003.
- 30
- 31 Tranier, J., Bertrand, P., Van Buchem, F., Granjeon, D.: Stratigraphic modelling of organic
32 matter distribution and preservation in marine environment, from shelf to deep-sea
33 basin, *Geophysical Research Abstracts*, 7, 03448, 2005.

- 1
2 Vanhoutte-Brunier, A., Fernand, L., Ménesguen, A., Lyons, S., Gohin, F., Cugier, P.:
3 Modelling the *Karenia mikimotoi* bloom that occurred in the western English Channel
4 during summer 2003, *Ecol. Modelling*, 210, 4, 351-376, 2008.
- 5 Vichi, M., Pinardi, N., Masina, S.: A generalized model of pelagic biogeochemistry for the
6 global ocean ecosystem. Part I: Theory, *J. mar. Systems*, 64, 89-109, 2007a.
- 7
- 8 Vichi, M., Masina, S., Navarra, A.: A generalized model of pelagic biogeochemistry for the
9 global ocean ecosystem. Part II: Numerical simulations, *J. mar. Systems*, 64, 110-134,
10 2007b.
- 11
12
13
14
15
16
17
18
19

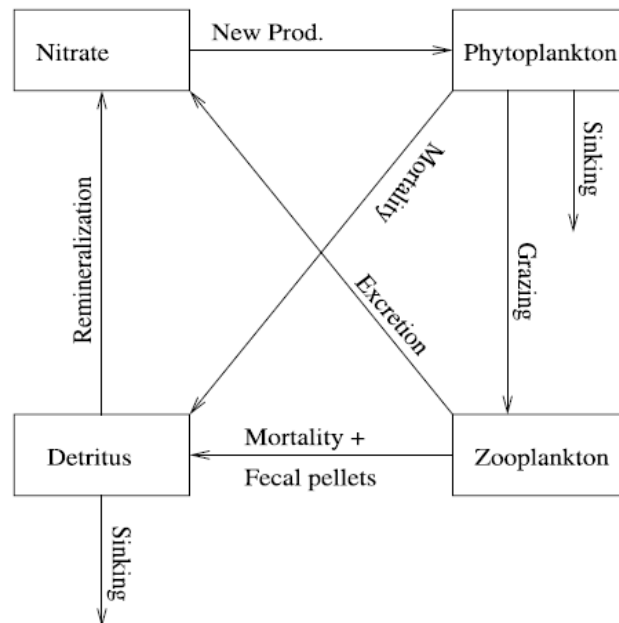


Fig 1: Example of conceptual scheme of simple model NPZD (Nitrate-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus) (from Koné et al., 2005)

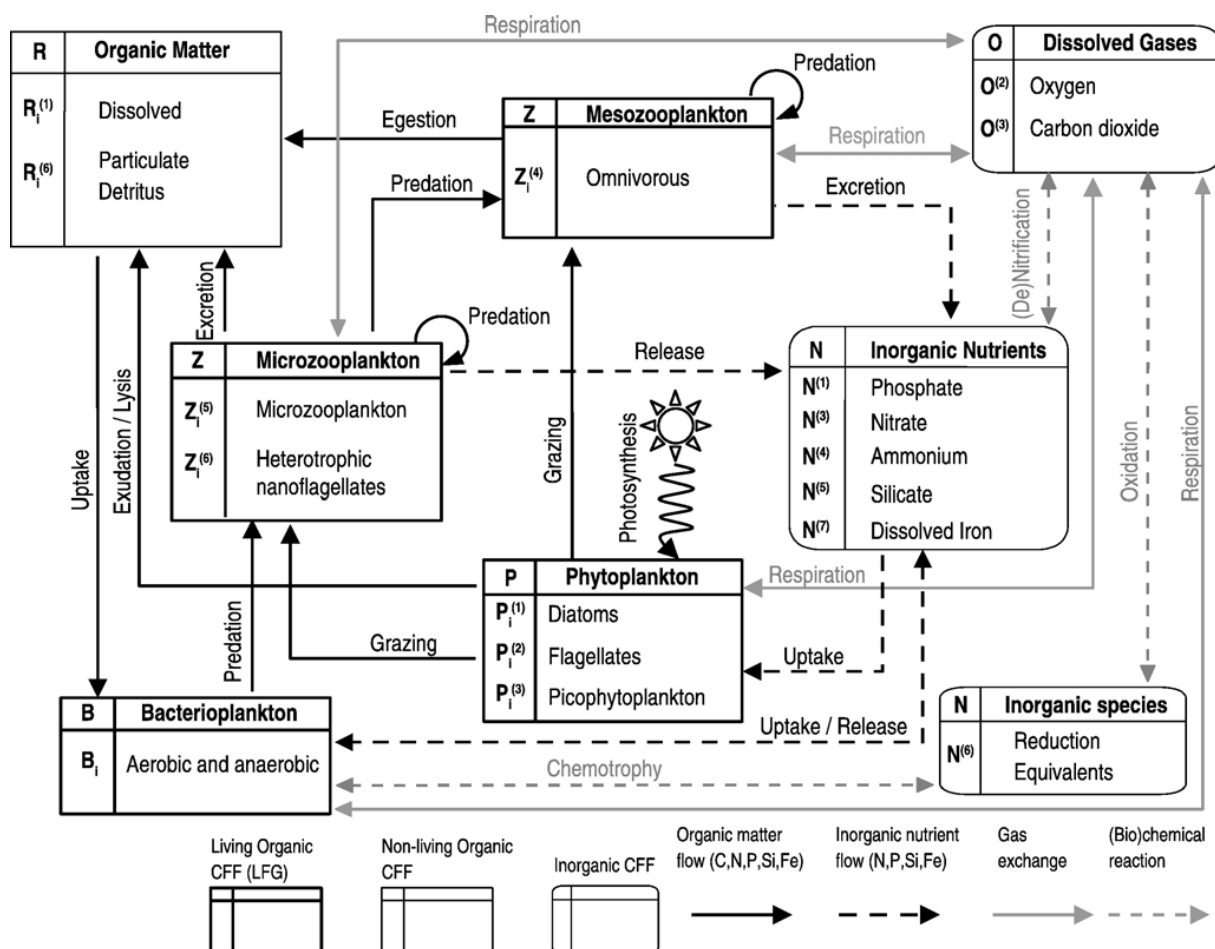


Fig 2: Example of conceptual scheme of a complex model: BFM (Biological Flux Model) (from Vichi et al., 2007)

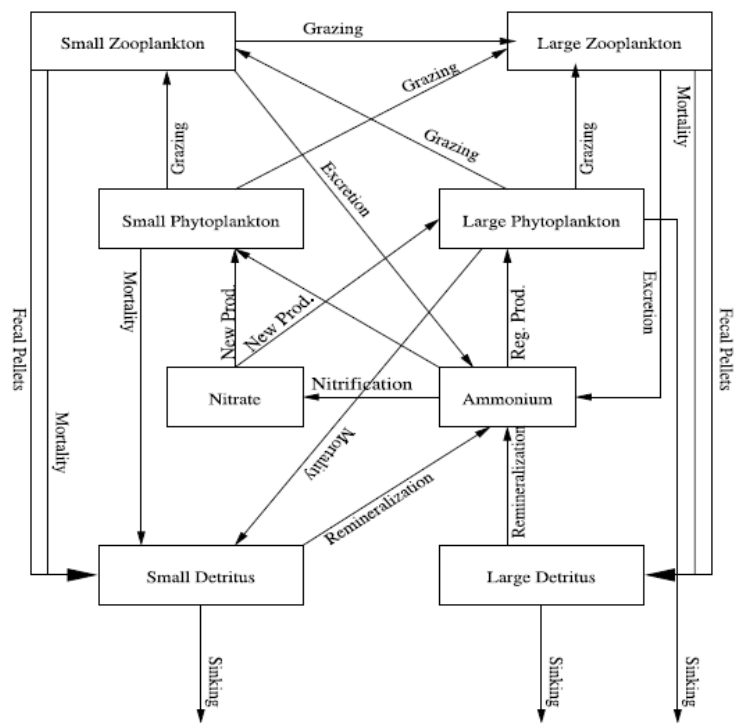


Fig 3: Example of a descendant of NPZD model in which each compartment was doubled: N₂P₂Z₂D₂ model (from Koné et al., 2005)

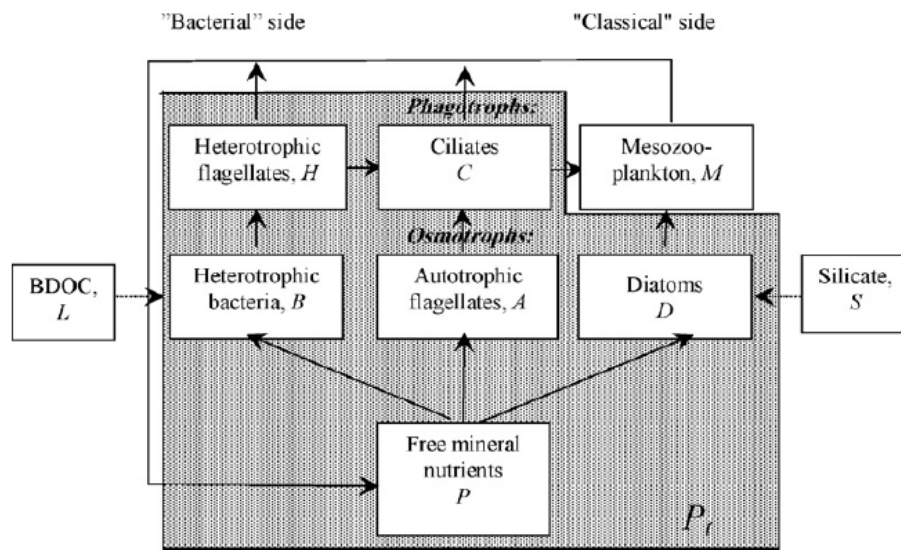


Fig 4: Example of a recent ecosystem model including the microbial loop (from Thingstad et al., 2007)

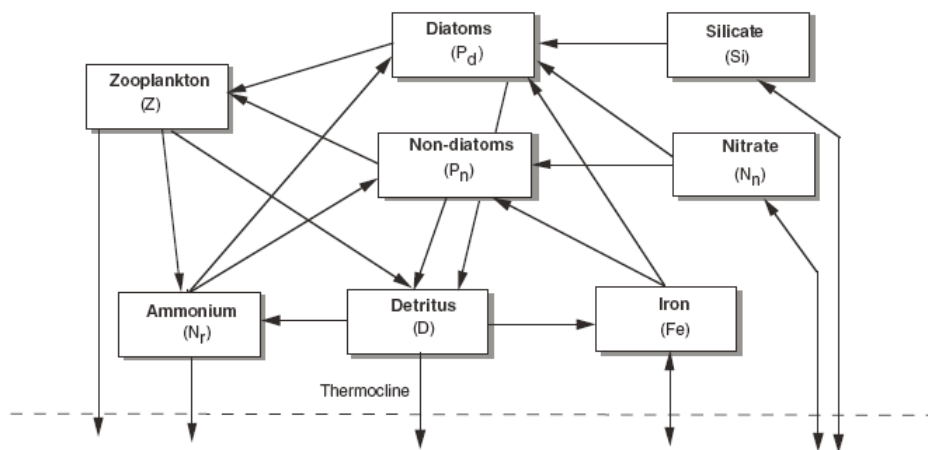


Fig 5: Example of model which take into account a multi-nutrient limitation
(from Fasham et al., 2006)

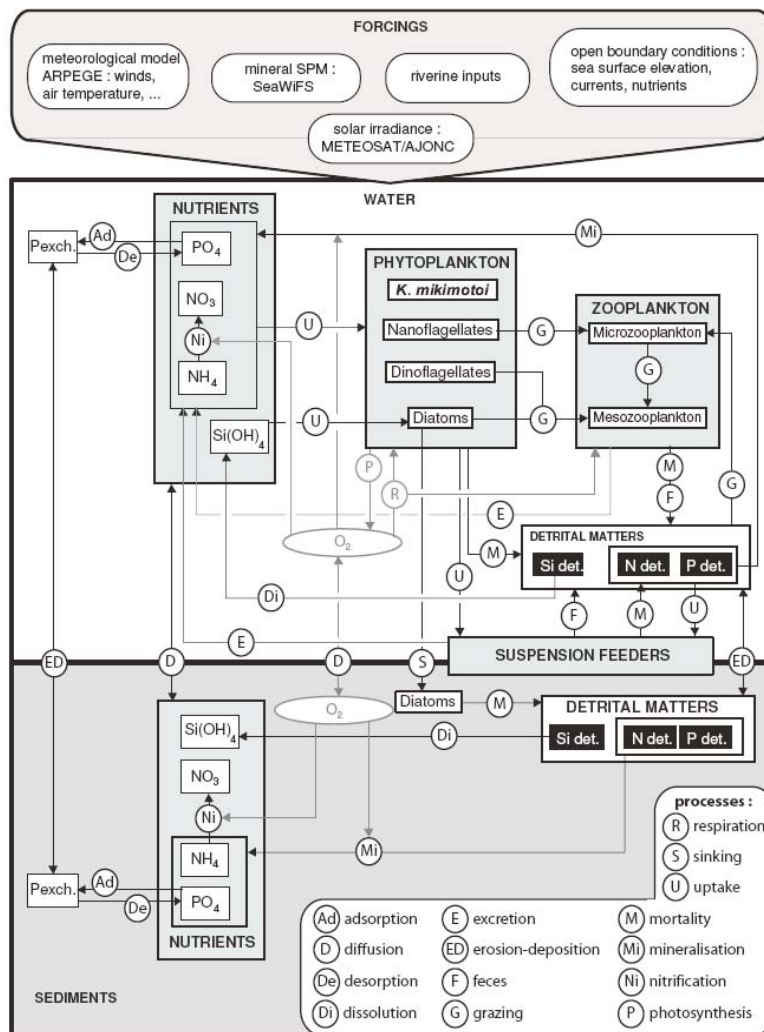


Fig 6: Example of ecosystem model for the study of a particular species. The algae *Karenia mikimotoi* was added in the model in an extra compartment to study its evolution into the ecosystem.
(from Vanhoutte et al., 2008)

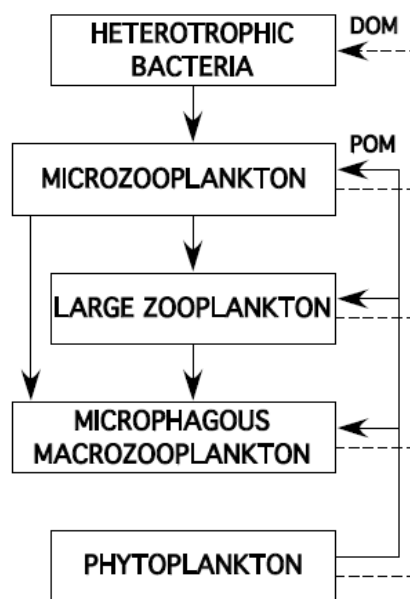


Fig 7: Example of a five PFTs based model (Plankton Functional Types)
(from Legendre and Rivkin, 2005)

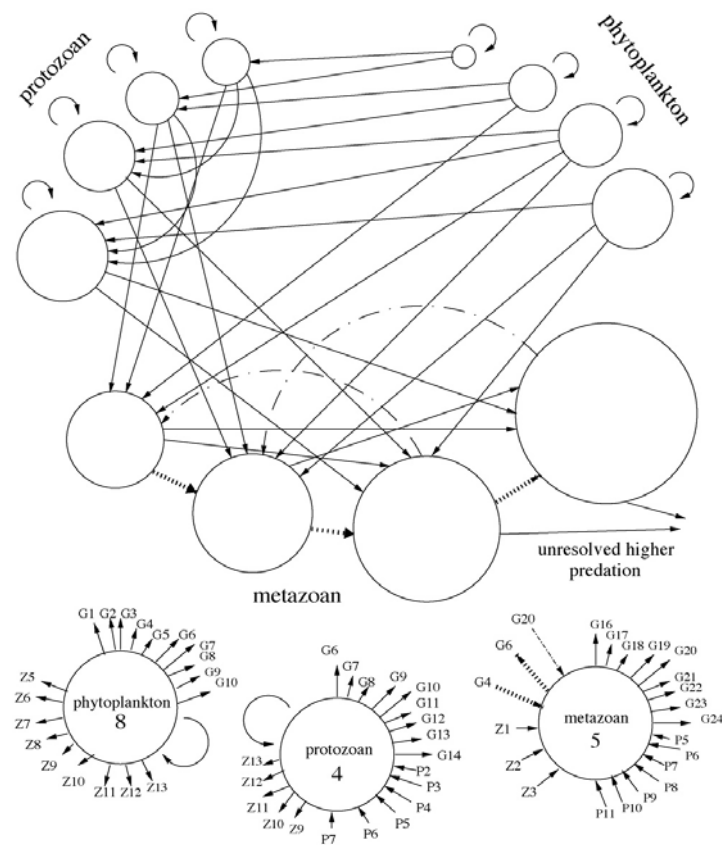


Fig 8: Example of a size-based model.
(from Baird and Suthers, 2007)

RESUME

La modélisation a été utilisée comme outil pour améliorer la compréhension des processus physiques et biologiques observés pendant la campagne pluridisciplinaire DYNAPROC 2 (DYNAmique des PROCessus rapides dans la colonne d'eau) qui a eu lieu dans la zone centrale de la mer Ligure en septembre-octobre 2004. Cette campagne avait pour objectif l'étude des phénomènes physiques et biologiques qui agissent à courte échelle de temps lors de la transition saisonnière entre l'oligotrophie estivale et la mésotrophie automnale. L'un des éléments les plus marquants de la campagne est le passage de deux lentilles d'eau dessalée dans la zone de mesure que l'on pensait être isolée des apports latéraux. Dans ce travail, nous avons dans un premier temps appliqué un modèle 1D couplé physique-biologie aux données de la campagne. Le réseau trophique simulé comporte dix variables d'états : trois sels nutritifs, trois classes de phytoplancton, deux classes de zooplancton et deux types de détritus. Les résultats ont montré que les principales différences entre ce modèle et les mesures avaient lieu pendant les intrusions d'eau dessalée. Dans un deuxième temps, nous avons testé deux méthodes d'assimilation de données : une méthode classique de relaxation aux données de température et une méthode que nous avons développée, qui est basée sur l'assimilation des variations de profondeur des isopycnes (méthode IDA, Isopycnal Depth Adjustment). L'évaluation des performances relatives des trois modèles a été effectuée avec des diagrammes de Taylor et a montré que le modèle IDA était le plus performant dans la représentation des événements observés. Cette étude a permis de caractériser les propriétés de la masse d'eau dessalée, de calculer les flux de matière journaliers et de définir les contributions relatives de la physique et de la biologie à l'évolution de la zone productive au large de la mer Ligure.

Mots-clés : Modélisation, Ecosystème pélagique, DYNAPROC 2, mer Ligure, Méditerranée, couplage physique-biologie.

ABSTRACT

Modelling was used as a tool for better understanding the physical and biological processes observed during the multidisciplinary cruise DYNAPROC 2 (DYNAmic of rapid PROCesses in the water column) which took place in the Ligurian Sea in September-October 2004. The aim of the cruise was to study the short-time scale physical and biological processes that occur when the ecosystem switches from summer oligotrophy to autumnal mesotrophy. One of the most striking events observed during the cruise was the crossing of two low salinity water lenses in the sampling area, which was thought to be protected from lateral inputs. In this study, we have first fitted a 1D physical-biological coupled model to the cruise data set. The simulated food-web accounted ten state variables: three nutrients, three classes of phytoplankton, two classes of zooplankton and two types of detritus. The results showed that the main differences between model and data occurred during the low salinity water intrusions. In a second step, we tested two methods of data assimilation: the introduction of a relaxation term to the temperature measurements and a new data assimilation approach (called IDA, Isopycnal Depth Adjustment) which consists in assimilating the measured variations of isopycnal depths. The evaluation of the relative performance of the different models was performed using a Taylor diagram. The IDA method appeared to be the most efficient in reproducing the observed ecosystem dynamics. This study allowed characterization of the properties of the low salinity water mass, calibration of the matter fluxes at short-time scale and provides a better estimation of the relative contribution of physical and biological processes in the production layer in offshore waters of the Ligurian Sea.

Key words: Modelling, Pelagic ecosystem, DYNAPROC 2, Ligurian Sea, Mediterranean Sea, Physical-biological coupling.