



HAL
open science

Influence de la dynamique mésoéchelle et submésoéchelle sur la compétition au sein d'un écosystème planctonique

Coralie Perruche

► To cite this version:

Coralie Perruche. Influence de la dynamique mésoéchelle et submésoéchelle sur la compétition au sein d'un écosystème planctonique. Océan, Atmosphère. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2009. Français. NNT: . tel-00508647

HAL Id: tel-00508647

<https://theses.hal.science/tel-00508647>

Submitted on 4 Aug 2010

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.

The logo for the University of Brittany Occidental (UBO) consists of the letters 'UBO' in a stylized, bold, white font. The 'U' and 'B' are connected, and the 'O' has a small circle inside it.

université de bretagne
occidentale



THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Océanographie Physique

École Doctorale des Sciences de la Mer

présentée par

Coralie Perruche

Préparée à l'Institut Universitaire et Européen de la Mer,
Observatoire des Sciences de l'Univers

Influence de la dynamique mésoéchelle et submésoéchelle sur la compétition au sein d'un écosystème planctonique

Thèse soutenue le 3 décembre 2009

devant le jury composé de :

Xavier CARTON

Professeur, Université de Bretagne Occidentale / *Directeur de thèse*

Guillaume LAPEYRE

Chargé de Recherche, Université Pierre et Marie Curie / *Examineur*

Marina LEVY

Chargée de recherche, Université Pierre et Marie Curie / *Rapporteur*

Adrian MARTIN

Senior Scientist, University of Southampton / *Rapporteur*

Laurent MEMERY

Directeur de Recherche, Université de Bretagne Occidentale / *Président du jury*

Pascal RIVIERE

Maître de conférence, Université de Bretagne Occidentale / *Examineur*

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes trois encadrants, Pascal Rivière, Philippe Pondaven et Xavier Carton pour leur calme (jamais un mot au dessus de l'autre), leur patience, leurs conseils avisés et leurs critiques constructives qui commencent toujours par une note positive... Philippe, un grand merci pour tout le recul que tu m'as apporté sur le fonctionnement des écosystèmes et la modélisation de ceux-ci. Xavier, merci de t'être toujours rendu disponible pour discuter de mon travail, de m'avoir guidée sur la piste des systèmes dynamiques au début de ma thèse et d'avoir toujours répondu à mes questions sur les équations, même les plus naïves. Et enfin, Pascal, merci pour ta rigueur, pour tes explications toujours limpides, pour tes critiques toujours pertinentes et fondées et pour tout le temps que tu m'as consacré... Ce fut un réel plaisir de travailler avec toi!

Merci également à Guillaume Lapeyre qui m'a accueillie quelques jours au LMD à Paris pour m'aider à prendre en main son modèle SQG.

Merci à mes deux rapporteurs, Marina Lévy et Adrian Martin pour leurs commentaires pertinents qui m'ont ouvert d'autres pistes de réflexion. Merci également d'avoir fait le déplacement jusqu'à Brest pour venir à ma soutenance. Je n'oublie pas Laurent Mémery, qui a accepté d'être président de mon jury.

Mais je n'aurais pas autant apprécié ces 3 ... pardon ... 4 années sans mes collègues de bureau, sans les fou-rires, les craquages, les pauses sur la terrasse de l'IUEM avec la rade de Brest dans tous ces états et de toutes les couleurs en toile de fond, les pensées philosophiques de Jérém à haute-voix et pleines d'à-propos! Donc un merci tout spécial à Pierre, Fanny, Mohamed, Charlotte, Jérém et Marie!!

Toujours au LEMAR, merci à Géraldine, Olivier pour les discussions animées sur le changement climatique au RU, Eva pour les sucreries (Côte d'or à la pistache pour ne pas faire de pub) dans ton bureau, Monique pour ton aide sur les figures et les posters et enfin, l'équipe du secrétariat (Gene, Anne-Sophie et Annick) pour votre bonne humeur.

Merci aux copains du DEA : Nico, Xav, Guillaume, Céline D. et Pierre. J'oublierai pas les pic-nic à la plage dans la brume, les balades, les ploufs...

Merci aux colocs de Plouz' : Céline, Mel, Jona et Piero : la voile, la pêche aux calmars, les magrets de canard au miel, les balades à vélo, les ploufs et bien sûr, les barbec à "3 saucisses"...

Merci à Charlotte de m'avoir hébergée alors que j'étais SDF. IMPECAB'!!! Merci à Fanny de m'avoir supportée comme co-cabine sur le marduf'!!! Et merci à toutes les deux pour le concours international de lancer de cerises et le bain dans le phyto luminescent...

Sans oublier Tino, merci pour ton soutien de tous les jours au téléphone. T'as bien fait de te réfugier à Paris pour ne pas avoir à me supporter au jour le jour...

Et enfin, j'ai une pensée pour ma grand-mère que je n'aurais pas beaucoup vu pendant ces années et qui me manque.

Table des matières

| | | |
|-----------|---|-----------|
| 1 | Introduction | 9 |
| 2 | Dynamique intrinsèque de l'écosystème et rôle du mélange vertical | 29 |
| 2.1 | Introduction | 29 |
| 2.2 | Description du modèle d'écosystème | 30 |
| 2.3 | Phytoplankton competition and coexistence : intrinsic ecosystem dynamics and impact of vertical mixing | 33 |
| 2.3.1 | Abstract | 34 |
| 2.3.2 | Introduction | 34 |
| 2.3.3 | Description of the ecosystem model | 36 |
| 2.3.4 | Intrinsic Ecosystem dynamics | 42 |
| 2.3.4.1 | Equilibrium solutions and their stability | 43 |
| 2.3.4.2 | Equilibria and associated time scales as a function of light (I) and total nitrogen (C_0) | 44 |
| 2.3.4.3 | Influence of biological parameters on the (I, C_0) equi- brium solutions | 47 |
| 2.3.4.3.1 | Sensitivity to the remineralisation rate τ | 49 |
| 2.3.4.3.2 | Sensitivity to growth rates μ_1 and μ_2 | 50 |
| 2.3.4.3.3 | Sensitivity to gross growth efficiency and inges- tion rate (β and g) | 52 |
| 2.3.5 | The ecosystem model behaviour in 1D diffusive dynamics | 53 |
| 2.3.6 | Discussion | 57 |
| 2.3.7 | Appendix | 64 |
| 2.3.7.1 | Calculation of the equilibria | 64 |

TABLE DES MATIÈRES

| | | |
|-----------|--|-----------|
| 2.3.7.2 | Segregation of the two phytoplankton species | 69 |
| 2.4 | Influence du mélange sur la diversité phytoplanktonique | 71 |
| 2.5 | Validation du modèle d'écosystème dans un contexte réaliste | 80 |
| 2.6 | Conclusion | 86 |
| 3 | Turbulence SQG et compétition phytoplanktonique | 91 |
| 3.1 | Introduction | 91 |
| 3.2 | Description du modèle SQG | 94 |
| 3.2.1 | Les équations | 94 |
| 3.2.2 | Caractéristiques du modèle SQG | 98 |
| 3.2.2.1 | Equations du modèle SQG dans le domaine spectral | 98 |
| 3.2.2.2 | Adimensionnalisation et redimensionnement géostrophique | 100 |
| 3.2.3 | Energétique de la dynamique turbulente SQG | 102 |
| 3.2.3.1 | Invariants | 102 |
| 3.2.3.2 | Cascades d'énergie en SQG | 104 |
| 3.2.3.2.1 | Cascade d'énergie potentielle de surface | 105 |
| 3.2.3.2.2 | Cascade d'énergie totale tridimensionnelle | 106 |
| 3.2.3.3 | Sens des cascades en SQG | 106 |
| 3.2.3.4 | Analogie avec les cascades d'énergie cinétique et d'entropie en turbulence 2D | 107 |
| 3.2.4 | Configuration adoptée | 108 |
| 3.2.4.1 | Aspects numériques | 108 |
| 3.2.4.2 | Forçage-Filtrage | 109 |
| 3.2.4.3 | Equations des traceurs | 111 |
| 3.2.5 | Limitations du modèle | 113 |
| 3.3 | Effects of Surface Quasi-Geostrophic turbulence on phytoplankton competition and coexistence | 114 |
| 3.3.1 | Abstract | 114 |
| 3.3.2 | Introduction | 115 |
| 3.3.3 | Model description | 118 |
| 3.3.3.1 | Surface Quasi-Geostrophic dynamics | 118 |
| 3.3.3.2 | Ecosystem model | 121 |

TABLE DES MATIÈRES

| | | |
|----------|--|------------|
| 3.3.4 | Results | 125 |
| 3.3.4.1 | Physical fields | 125 |
| 3.3.4.2 | Biological fields | 130 |
| 3.3.5 | Conclusion | 141 |
| 3.4 | Conclusion - Discussion | 144 |
| 4 | Conclusion générale et Perspectives | 149 |

TABLE DES MATIÈRES

Chapitre 1

Introduction

Contexte général

La prévision du climat et de l'impact de l'effet de serre passe par une meilleure compréhension du système couplé atmosphère-cryosphère-océan-biosphère. La perturbation de l'une de ces composantes est susceptible de bouleverser de manière profonde l'équilibre climatique global. En raison du fort couplage, cette perturbation peut soit s'amplifier soit s'atténuer du fait des rétroactions positives ou négatives induites par l'atmosphère, la cryosphère, l'océan et la biosphère.

La biosphère (terrestre et marine), pour sa part, joue un rôle de régulateur de la quantité de carbone atmosphérique. Cet élément est sous forme de gaz carbonique dans l'atmosphère et amplifie l'effet de serre. L'océan, en particulier, constitue l'un des principaux puits de carbone de notre planète à travers le plancton, les poissons et les coraux. Le phytoplancton marin, premier maillon de la chaîne alimentaire (organismes autotrophes) puise le carbone de l'eau et, grâce à la photosynthèse, fabrique de la matière organique, qui est ensuite ingérée par les niveaux trophiques supérieurs. Pour rétablir l'équilibre entre la forme gazeuse dans l'atmosphère et la forme dissoute dans l'océan, le CO₂ en excès dans l'atmosphère se dissout dans l'eau. Ainsi, le phytoplancton marin peut participer à la régulation de la quantité de carbone atmosphérique. Son rôle est loin d'être négligeable puisque le phytoplancton représente environ 40% de la production primaire totale de notre planète c'est-à-dire de la quantité de matière organique produite par photosynthèse (Falkowski, 1994). Environ 30 à 50 Gt de carbone sont consommées par ces

organismes autotrophes chaque année (Longhurst et al., 1995). Lorsque les organismes marins meurent, une grande partie de la matière organique est reminéralisée sur place et directement disponible pour les organismes vivants et une petite fraction est exportée vers l’océan profond du fait de la chute gravitationnelle des particules organiques. Via cette sédimentation, du carbone sous forme organique particulaire ou dissout est piégé dans l’océan profond (dans les couches profondes de l’océan, entre 2000 et 4000 m de profondeur et dans les dépôts sédimentaires) sur de grandes échelles de temps (de l’ordre du millier d’années) : c’est la pompe biologique (figure 1.1). Une partie du carbone atmosphérique d’origine anthropique en surplus pourrait donc être piégée dans l’océan par ce mécanisme. La compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins et des mécanismes de captage du carbone et d’export vers l’océan profond est d’une importance cruciale pour prédire les changements climatiques à venir.

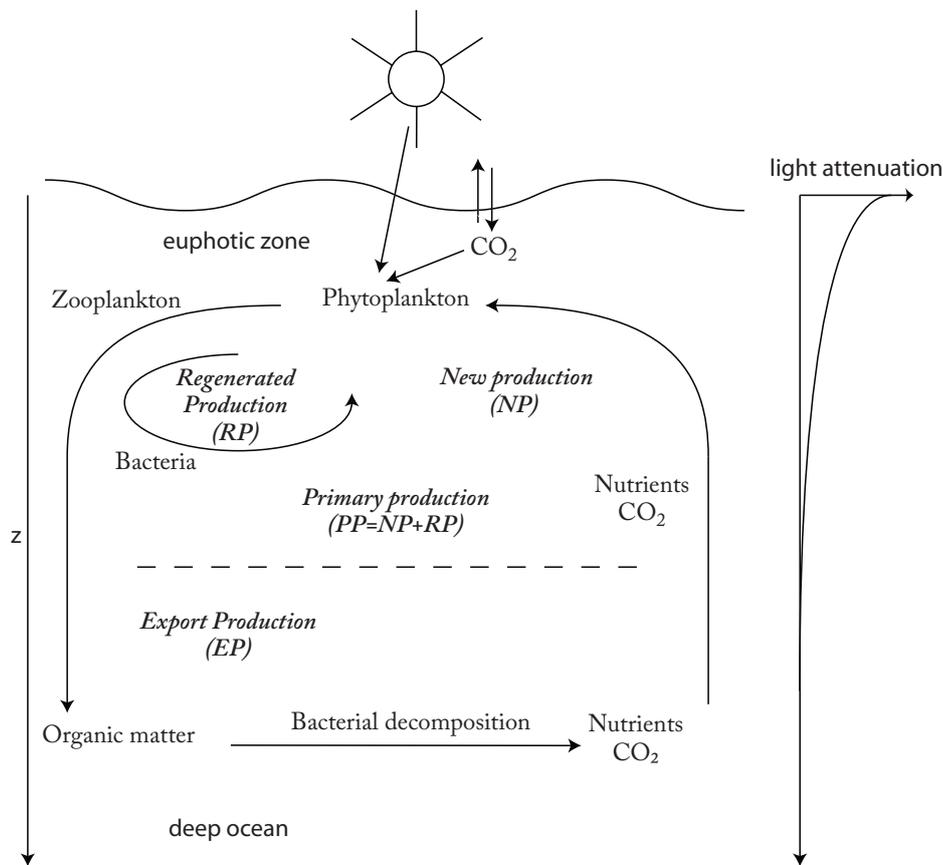


FIGURE 1.1 – Illustration du mécanisme de pompe biologique. D’après Lévy (2008)

Outre sa fonction de régulation du carbone atmosphérique, l'océan est également une gigantesque machine thermique forcée par l'atmosphère qui est capable de redistribuer l'énergie solaire répartie inégalement à la surface de la Terre. Une circulation tridimensionnelle intense naît de cette disparité et transporte l'énergie stockée aux basses latitudes vers les hautes latitudes. L'océan a ainsi une influence directe sur le climat terrestre. A grande échelle, on distingue deux types de circulation : la circulation thermohaline forcée par les flux de chaleur et de sel, et la circulation forcée par le vent. La première s'étend sur l'océan mondial et implique des échelles de temps de l'ordre du millier d'années tandis que la seconde prend généralement la forme de double-gyres (subtropical et subpolaire) à l'échelle des bassins comprenant en particulier des courants de bord ouest comme le Gulf Stream dans l'océan Atlantique ou le Kurushio dans l'océan Pacifique. Cette dernière est associée à des échelles de temps supérieures à l'année. Ces circulations induisent une redistribution planétaire des masses d'eau et des nutriments en subsurface (décrite dans la synthèse de Williams and Follows, 2003) et en particulier des nutriments limitants tels que l'azote, le phosphore ou le silicium dont le phytoplancton a besoin pour croître et se reproduire.

La dynamique océanique grande échelle est donc susceptible de fortement contraindre la biosphère océanique. Longhurst (1998) a confirmé cette hypothèse en montrant grâce à des données in situ que la répartition des types d'écosystème dépendait des grandes boucles de circulation grande-échelle. Il a partitionné l'océan en grandes provinces biogéographiques en fonction des types d'écosystème qu'elle contenait. Il apparaît clairement que les différentes régions correspondent approximativement aux grands gyres océaniques (subtropicaux et subpolaires). Une étude récente d'Alvain et al. (2005) a confirmé et précisé ces résultats avec des images satellites de couleur de l'eau (SeaWiFS). En effet, ils ont montré que l'espèce phytoplanctonique dominante était différente entre gyres subtropicaux et gyres subpolaires. Récemment, une étude numérique de Follows et al. (2007) corrobore ces observations. Elle montre que la structure des écosystèmes est clairement dépendante de la circulation océanique grande-échelle. Pour en arriver à cette conclusion, Follows et al. (2007) utilisent un modèle d'écosystème idéalisé avec 78 espèces de phytoplancton. La particularité de ce modèle est que les paramètres de croissance des phytoplanctons ont été choisis aléatoirement et chaque espèce initialisée de manière uniforme sur l'océan mondial. Les communautés phytoplanctoniques émergentes sont différentes

selon les régions biogéographiques (Longhurst, 1998) et cohérentes avec les observations concernant les structures et compositions des écosystèmes dans l’océan mondial (Alvain et al., 2005; Dandonneau et al., 2006). Barton et al. (2010) ont analysé des simulations similaires en terme de diversité et ont montré qu’en moyenne, la diversité phytoplanctonique était moins grande dans les gyres subpolaires que dans les régions subtropicales et équatoriales.

Tout ceci permet de montrer l’importance de l’interaction entre dynamique océanique et écosystèmes marins sur des échelles de temps très longues dans le contexte du changement global. A des échelles de temps et d’espace plus petites (de quelques jours à la saison ; 1-100 km), tout porte à croire que la dynamique océanique, et en particulier la dynamique de la couche mélangée et la turbulence méso- et subméso-échelle, a également un impact considérable sur la distribution et la production phytoplanctonique.

Les couches de surface : un milieu turbulent

Dynamique de la couche mélangée

La couche mélangée est une couche d’eau de surface dans laquelle les propriétés physiques telles que la densité, la température et la salinité sont homogènes. Le vent, les flux de chaleur et les flux de sel à l’interface air-mer induisent un mélange intense qui est à l’origine de l’homogénéité des propriétés de cette couche (Moum and Smyth, 2001). La dynamique saisonnière de la couche mélangée joue un grand rôle dans la circulation océanique mondiale puisqu’elle participe à la formation des masses d’eau. Elle modifie les propriétés des masses d’eau le long de leur parcours grâce aux échanges air-mer. Lors de la restratification d’été, les masses d’eau se retrouvent isolées de l’atmosphère et continuent leur parcours dans l’océan. De plus, le phénomène de convection profonde, qui permet la formation de l’Eau Profonde Nord-Atlantique (NADW) dans la circulation thermohaline, ne pourrait avoir lieu sans une stratification hivernale très faible de la colonne d’eau.

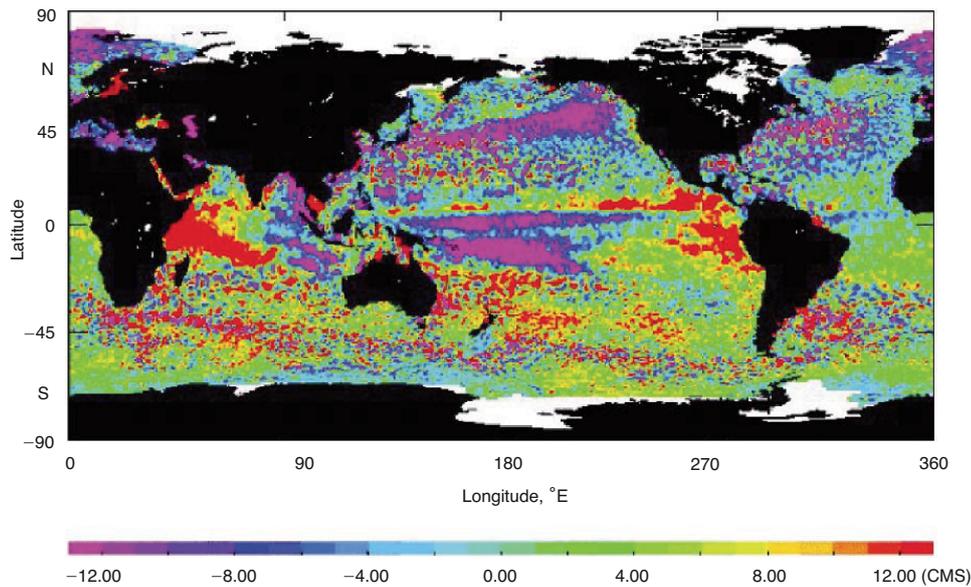


FIGURE 1.2 – Anomalies du niveau de la mer (cm) le 25 Mars 1998. Mesures provenant des satellites Topex-Poseidon et ERS. Tirée de Rhines (2001)

Turbulence mésoéchelle et submésoéchelle

La dynamique océanique est composée d'un écoulement moyen grande échelle qui peut localement devenir instable et donner lieu à un écoulement turbulent caractérisé par des structures océaniques fortement énergétiques et ayant des mouvements chaotiques. Cette turbulence se superpose à l'écoulement moyen grande-échelle. L'océan mondial est ainsi rempli de structures turbulentes de type tourbillonnaire (mésoéchelle) et filamentaire (submésoéchelle). Ces structures mettent en jeu des échelles spatiales de l'ordre de la centaine de kilomètres pour les tourbillons et du kilomètre à la dizaine de kilomètres pour les filaments. L'ubiquité des tourbillons dans l'océan est visible sur la figure 1.2 qui montre les anomalies de niveau de la mer le 25 Mars 1998 (tirée de Rhines, 2001) mesurées par les satellites Topex-Poseidon et ERS. Toute la variabilité fine-échelle que l'on voit (aspect granuleux) correspond à de nombreux tourbillons interagissant sur l'ensemble de l'océan. La figure 1.3 (tirée de la synthèse de Martin, 2003) est une image radiométrique d'une région plus restreinte (sud de l'Islande). Les régions plus claires indiquent une forte concentration phytoplanctonique. On y distingue clairement les structures tourbillonnaires et filamentaires.

Les structures tourbillonnaires ont un rôle bien connu de mélange à l'échelle de l'océan

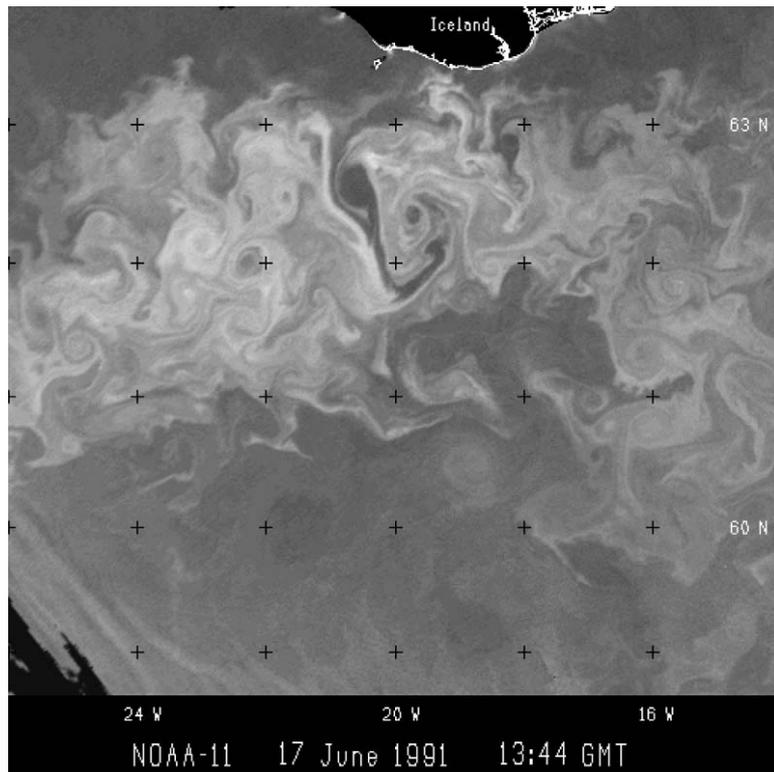


FIGURE 1.3 – Image de la concentration de phytoplancton obtenue à partir du radiomètre AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) en Juin 1991 au Sud de l’Islande. Approximativement 110 km séparent deux croix noires. La signature des structures tourbillonnaires et filamentaires est clairement visible. Tirée de Martin (2003)

mondial et permettent en particulier de rendre plus efficace la redistribution de la chaleur entre l’équateur et les pôles. En effet, les tourbillons induisent un transport méridien moyen de chaleur vers les hautes latitudes. Ces tourbillons ‘piègent’ les propriétés hydrologiques et thermodynamiques de leur lieu de formation et se propagent ensuite en fonction des courants et de leurs interactions avec d’autres structures ou avec la topographie. Ils sont capables de transporter leurs propriétés dans des régions très éloignées de leur zone de formation.

On peut distinguer différents types de tourbillons dans l’océan mondial avec des tailles qui peuvent varier de la dizaine de kilomètres à 200 km de diamètre (Carton, 2009, à paraître). Leur formation résulte de différents mécanismes : la déstabilisation d’un jet par instabilité barotrope ou barocline (anneaux du Gulf Stream), le passage d’un courant dans un détroit, la convection profonde, la réflexion d’un courant (comme le courant des

Aiguilles), les anomalies de topographie, canyons ou monts sous-marins (formation des meddies) ou la rencontre d'une île par le courant (exemple des tourbillons des îles Hawaï). La densité des structures tourbillonnaires dans l'océan rend très probables les interactions entre eux. Ces interactions induisent de fortes déformations des champs physiques et la formation de fronts à submésoséchelle : c'est la frontogénèse. Les structures frontales créées sont les filaments. La propagation et les interactions tourbillonnaires induisent un champ de déformation non-divergent au premier ordre très intense qui se traduit par un fort "stirring" horizontal (permet le mélange turbulent des traceurs sur l'horizontale) auquel s'ajoutent des upwellings/downwellings locaux.

Lévy (2008) et Klein and Lapeyre (2009) ont synthétisé les différentes propriétés des tourbillons et des filaments. Les tourbillons sont des structures qui suivent la dynamique quasi-géostrophique et ont souvent une forme elliptique (au niveau des lignes de courant). Les vitesses verticales au sein d'un tourbillon sont de l'ordre de 1 à 10 $m.jour^{-1}$ et se structurent en quadripôle avec alternativement un upwelling et un downwelling. Les tourbillons, notamment ceux formés par les instabilités de courant, sont très étendus sur la verticale : les vitesses verticales associées sont maximum vers 1000 m de profondeur. Les particules d'eau d'un tourbillon sont quasiment isolées de l'extérieur. En effet, une tâche de traceur initialisée dans un tourbillon conserve approximativement sa forme de départ le long de la trajectoire du tourbillon. Un tourbillon a une durée de vie de quelques mois et les particules le composant ont essentiellement un mouvement de rotation.

Les filaments sont des structures fortement agéostrophiques, caractéristiques de la submésoséchelle. La vortacité d'un filament peut atteindre la vortacité planétaire. Ils ont une forme très allongée, ils mesurent une centaine de kilomètres de long contre une dizaine de large et sont associés à des échelles de temps de l'ordre de la journée. Les filaments sont le lieu de fortes vitesses verticales ($> 10 m.jour^{-1}$) sous forme de dipôle, maximales vers 100 m de profondeur. Ils sont plus superficiels que les tourbillons. Un 'patch' de traceur initialisé au niveau du point hyperbolique d'un filament est étiré dans une direction et compressé dans une autre et est donc très vite déformé en un filament fin et allongé (voir Lehahn et al., 2007, pour une illustration de ce phénomène). Historiquement, les filaments ont été moins étudiés que les tourbillons d'une part car la résolution des images satellites ou celle des modèles numériques ne permettait pas leur détection et d'autre part car leur empreinte est très peu visible dans les champs physiques habituellement utilisés pour

l'étude des structures turbulentes à savoir la température de surface (SST) ou l'élévation de la surface de la mer (SSH).

Rôle de la dynamique sur la biologie dans les couches de surface : principes de base

La dynamique océanique contraint fortement le développement et la distribution phytoplanctonique. La raison première en est que les nutriments et la lumière sont inversement distribués sur la verticale. La lumière est intense dans les couches de surface et décroît exponentiellement avec la profondeur du fait de l'atténuation naturelle de l'eau de mer, mais aussi du fait de l'ombrage induit par le phytoplancton lui-même. Quant aux nutriments, ils sont très abondants en profondeur du fait de la reminéralisation par les bactéries des organismes morts qui sédimentent, et sont en général rares en surface où ils sont rapidement consommés par le phytoplancton pour fabriquer de la matière organique. Sans dynamique océanique, il n'y aurait très vite plus de production primaire, puisque les nutriments seraient rapidement épuisés et non renouvelés dans la couche euphotique (couche superficielle de l'océan où pénètre la lumière solaire, dont la base est généralement définie par le niveau où il y a 1% de la lumière de surface). La dynamique océanique permet de subvenir au besoin combiné du phytoplancton en lumière et nutriments pour effectuer la photosynthèse. Elle redistribue les nutriments sur la colonne d'eau.

Par dynamique océanique, on fait référence à plusieurs processus physiques. Parmi eux, la dynamique de la couche mélangée joue un rôle essentiel dans la croissance phytoplanctonique en surface. Dans cette couche, nutriments et phytoplancton sont mélangés sur la verticale. La combinaison entre approfondissement/remontée de la couche mélangée et injections de nutriments par entraînement à travers la base de la couche mélangée contraint fortement la production primaire. Quand le phytoplancton est limité par la lumière, c'est la profondeur de la couche mélangée qui contrôle sa croissance. Quand le phytoplancton est limité par les nutriments, c'est la quantité de nutriments injectés dans la couche mélangée qui contrôle la production primaire. Un exemple classique de cette alternance entre limitation par la lumière et par les nutriments a été décrit par Sverdrup

(1953). Il s'agit du cas d'une couche mélangée dans le gyre subpolaire en Atlantique Nord. En hiver, elle s'approfondit et s'enrichit en nutriments par entraînement à travers la nutricline. La couche mélangée étant très profonde, le phytoplancton est limité par la lumière et ne peut se développer. Au printemps, la couche mélangée se restratifie ce qui provoque un bloom intense. La couche mélangée s'épuise vite en nutriments. Durant l'été, le phytoplancton est cette fois carencé en nutriments dans la couche mélangée; la production est faible et essentiellement régénérée (à partir de la reminéralisation des déchets organiques). A cela s'ajoute un maximum de phytoplancton en subsurface, où les nutriments sont à profusion mais où l'intensité lumineuse est faible (limitante).

La turbulence méso- et subméso-échelle peut également être un moteur de la croissance phytoplanctonique en surface. En effet, les fortes vitesses verticales associées aux tourbillons et à la dynamique des filaments sont susceptibles d'induire un pompage vertical de nutriments des couches plus profondes et donc une production primaire localisée et advectée ensuite par le "stirring" horizontal intense.

La dynamique océanique est réellement une des clés pour la compréhension de la distribution phytoplanctonique. Elle détermine une grande part de l'environnement extérieur subit par le phytoplancton. La particularité de la flore océanique est qu'elle peut se développer dans tout l'espace que constitue la couche euphotique contrairement à la flore terrestre qui est ancrée à la surface des continents. Comme l'explique Margalef (1978), cette différence est de taille. Ainsi, ces deux systèmes ne sont pas régis par les mêmes lois. Le phytoplancton a plus de chances de mourir parce qu'il subit l'attraction gravitationnelle et est emporté vers le fond ou parce qu'il y a dissociation entre la lumière (couches supérieures) et les éléments nutritifs (accumulés en profondeur) dont la combinaison est indispensable à la photosynthèse. La survie du phytoplancton est principalement contrôlée par l'énergie du mélange océanique, externe à l'écosystème. La température, l'ombrage par les autres organismes, la salinité et la prédation ont un rôle plus limité que la turbulence sur la production primaire. Au contraire, la flore terrestre est plutôt contrôlée de façon interne à l'écosystème : les paramètres morphologiques, physiologiques et mécaniques, la compétition avec les autres espèces pour la lumière et la prédation ont un rôle prépondérant. De plus, les plantes terrestres sont capables de chercher les éléments nutritifs assez loin de leur emplacement, par leur réseau de racines et leur feuillage, alors que le phytoplancton subit les courants et ne peut puiser les nu-

triments qu'à l'endroit strict où il se trouve. Ce lien fort entre dynamique océanique et développement phytoplanctonique dans l'océan est essentiel pour appréhender la distribution phytoplanctonique de l'océan.

Biodiversité phytoplanctonique

La dynamique océanique, comme nous l'avons expliqué dans le paragraphe précédent, gère la répartition des nutriments dans la couche euphotique et agit également sur la quantité d'énergie lumineuse reçue par le phytoplancton. Elle joue donc un rôle déterminant sur la production primaire. Celle-ci reflète en réalité le développement de nombreuses espèces phytoplanctoniques qui ont des affinités différentes pour la lumière et les différents nutriments limitants (azote, phosphore, silicium, fer etc...). En effet, il existe environ 16000

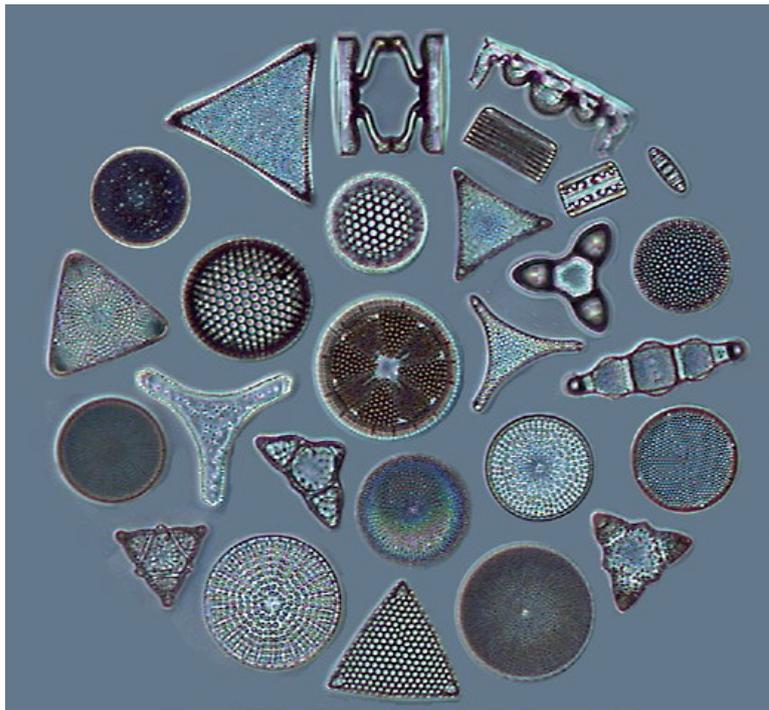


FIGURE 1.4 – Photo des frustules de différentes espèces de diatomées. Tirée de "Pour la Science" n ° 371 de Septembre 2008

espèces autotrophes photosynthétiques dans l'océan (Falkowski and Raven, 1997) que l'on peut diviser en deux catégories : les macroalgues et les microalgues appelées phytoplanc-

ton. Ce dernier est une algue unicellulaire soit procaryote (sans noyau), soit eucaryote (avec noyau). On classe généralement les différentes espèces de phytoplancton par classe de taille dont voici quelques exemples par ordre décroissant. Tout d'abord, les diatomées sont des microalgues qui peuvent mesurer plusieurs dizaines de microns (jusqu'à 1 mm). Elles ont la particularité d'avoir une enveloppe (frustule) en silice (verre). Vu leur taille, elles participent de façon déterminante à l'export de carbone dans les couches profondes. Rien que dans cette classe de phytoplancton, on trouve une multitude d'espèces. Un échantillon en est présenté sur la figure 1.4 où l'on voit le frustule de verre de chacune des espèces dont la forme est étonnamment géométrique et symétrique. Ensuite, les dinoflagellés (eucaryotes de 50 à 500 microns) ont la spécificité de posséder un flagelle qui leur permet de se mouvoir dans la colonne d'eau. Ainsi, ils peuvent emmagasiner l'énergie lumineuse plus près de la surface durant la journée et migrer vers le fond la nuit où la concentration en nutriments est plus élevée. Cette migration diurne est utile dans un océan très stratifié (presqu'au repos). Par contre, son efficacité est négligeable dans un océan fortement turbulent car les dinoflagellés ne peuvent lutter contre les courants. Parmi les espèces eucaryotes de tailles intermédiaires, on trouve les chlorophycées (algues vertes de 5 à 10 microns) et les coccolithophoridés (5 à 50 microns). Ces derniers ont une coquille en calcaire et participent donc de façon significative à la séquestration du carbone dans le fond de l'océan. Enfin, le picophytoplancton dont la taille est inférieure à 2 microns comprend des espèces eucaryotes comme par exemple les dynophycées, et des espèces procaryotes. Ces dernières sont des bactéries, *synechococcus* et *prochlorococcus*, et sont les organismes les plus abondants de la planète. Tous ces organismes autotrophes sédimentent plus ou moins vite en fonction de leur taille. Leur impact sur la pompe biologique diffère donc selon les espèces.

Cette diversité exceptionnelle des espèces phytoplanctoniques est pour le moins intrigante car les différentes espèces sont en compétition sur un nombre limité de ressources dont la plupart ont été citées plus haut. Or, en théorie, d'après le principe d'exclusion compétitive (Hardin, 1960), seul un nombre d'espèces égal ou inférieur au nombre de ressources peut survivre dans un milieu stable et homogène. Cette apparente contradiction entre le principe d'exclusion compétitive et la diversité d'espèces phytoplanctoniques océaniques est appelée 'paradoxe du plancton'. Ce dernier a été défini par Hutchinson (1961). Plusieurs hypothèses ont été émises depuis pour expliquer ce paradoxe. Une vue

d'ensemble en est donnée par Roy and Chattopadhyay (2007). Parmi les hypothèses, la première, avancée par Hutchinson (1961) lui-même est le fait que l'océan n'est pas stable et homogène. Il est continuellement contraint par des forçages extérieurs qui l'empêchent d'atteindre un équilibre et ainsi favorisent tour à tour de nombreuses espèces. Ces forçages externes peuvent être soit purement temporels comme les forçages météorologiques (cycle saisonnier) qui modifient continuellement l'environnement ressenti par le phytoplancton soit spatio-temporels comme la dynamique océanique. La deuxième hypothèse est interne à l'écosystème. Huisman and Weissing (1999) ont montré grâce à des expériences numériques que les concentrations de différentes espèces de phytoplancton pouvaient subir des oscillations auto-entretenues pouvant éventuellement basculer dans le chaos. Celles-ci permettent à plusieurs phytoplanctons de coexister sur un nombre de ressources limitantes inférieur au nombre d'espèces. La dernière hypothèse pour expliquer le paradoxe du plancton est la prédation par des organismes de niveaux trophiques supérieurs qui peuvent passer d'une espèce à l'autre suivant leur concentration dans le milieu et donc contrôler le développement des espèces dominantes par rapport aux autres.

La diversité d'espèces phytoplanctoniques vient aussi du fait que le phytoplancton est une espèce opportuniste. Lorsque les conditions propices à son développement ne sont pas remplies, elle végète en attendant des conditions meilleures. Dans ces périodes défavorables pour l'espèce, on ne compte que quelques cellules par litre d'eau de mer. Elles sont très stressées par les carences en nutriments mais poursuivent leur chemin advectées par les courants marins. Ces concentrations résiduelles sont indétectables par les appareils de mesure et les espèces phytoplanctoniques à ces concentrations sont donc considérées comme inexistantes. Mais elles sont prêtes à saisir l'opportunité de se développer lorsque les conditions optimales sont réunies. Cette caractéristique est connue sous le nom d'hypothèse de Baas-Becking (Baas Becking, 1934). Elle est formulée de la manière suivante : "Everything is everywhere but the environment selects". Dans l'océan, à la différence de la végétation terrestre, il n'y a pas de frontière entre espèces c'est-à-dire qu'il n'y a pas de véritable ségrégation spatiale de certaines espèces. Le phytoplancton peut se propager partout dans l'océan mondial, même à des concentrations négligeables et se développer quand les conditions sont propices. Par la suite, on parlera de coexistence d'espèces lorsque les espèces phytoplanctoniques ont des concentrations détectables par les appareils de mesure.

Outre l'origine de la diversité phytoplanctonique, de nombreuses questions se posent quant au lien entre coexistence d'espèces et production primaire globale. En effet, un grand nombre d'espèces est susceptible d'utiliser de façon optimale les nutriments disponibles dans le milieu. On peut supposer qu'une combinaison d'espèces ayant chacune des caractéristiques différentes sera plus efficace pour produire la matière organique qu'une seule espèce adaptée à un environnement bien spécifique.

Impact de la dynamique mésoéchelle et submésoéchelle sur la structure des écosystèmes

Le fort impact de la turbulence mésoéchelle et submésoéchelle sur la distribution phytoplanctonique et la production primaire a tout d'abord été suggéré par les images satellite de couleur de l'eau dont voici un exemple sur la figure 1.5 (issue de Williams and Follows, 2003). Cette image révèle clairement la signature des tourbillons et filaments dans

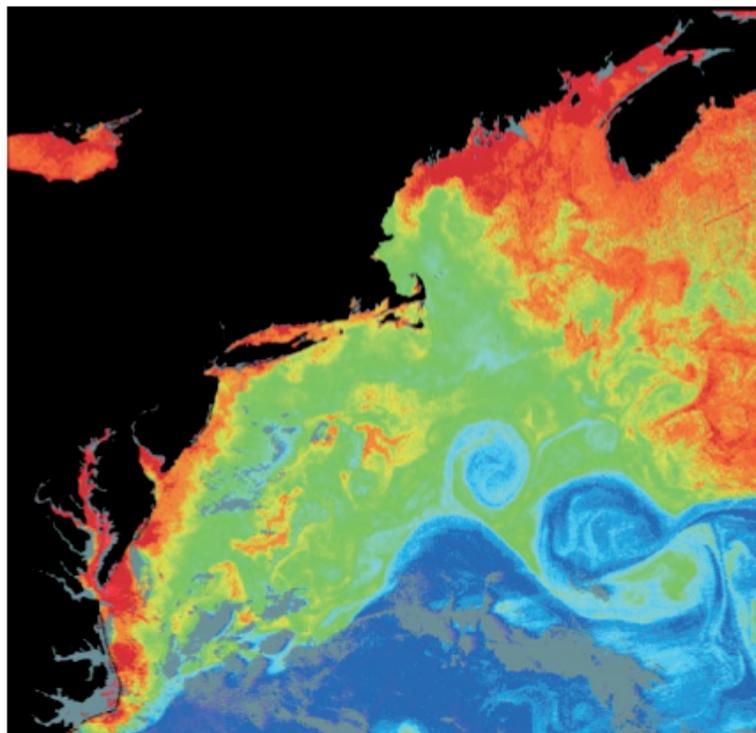


FIGURE 1.5 – Image de la couleur de l'eau obtenue à partir de l'instrument CZCS (Coastal Zone Color Scanner). Tirée de Williams and Follows (2003)

le champ de chlorophylle de surface. Ces observations par satellite ont été complétées par des données in situ permettant d'avoir une vue 3D des structures turbulentes. Ainsi, Robinson et al. (1993), dans le cadre du projet NABE (North Atlantic Bloom Experiment) a diagnostiqué des valeurs de chlorophylle multipliées par un facteur deux entre l'extérieur et l'intérieur d'un tourbillon. Barth et al. (2001), dans l'Océan Austral, a montré qu'un pic de chlorophylle était situé au niveau du front polaire, sur la partie sud du méandre mésoéchelle. Des études comme celle de Strass (1992) ont également diagnostiqué de fortes concentrations de chlorophylle au niveau de fronts à submésoéchelle le long d'un transect entre les Açores et le Groenland. Pour expliquer cette distribution, la modélisation numérique a pris le relais. Abraham (1998) a montré grâce à un modèle numérique de turbulence 2D extrêmement simplifié qu'une distribution à submésoéchelle du phytoplancton ("phytoplankton patchiness") pouvait être obtenue par le simple fait de l'advection horizontale fine-échelle ("horizontal stirring"). En outre, Oschlies and Garçon (1998) montrent que la circulation méso-échelle induit à elle seule 1/3 des injections de nutriments dans la couche euphotique. Par conséquent, on s'attend à ce que la turbulence mésoéchelle induise une amplification très significative de la production primaire par rapport à un océan où ne serait prise en compte que la circulation grande-échelle (gyre, courants de bord ouest). L'un des mécanismes pouvant expliquer cette augmentation de la production primaire dans certains tourbillons a été défini par McGillicuddy et al. (1998). Il s'agit du mécanisme de pompage dans les tourbillons ("Eddy-pumping mechanism") illustré sur la figure 1.6. Du fait de la courbure des isopycnes vers le haut dans un cyclone, les eaux de subsurface riches en nutriments remontent et se retrouvent dans la couche euphotique ce qui provoque un pic de production primaire au centre du tourbillon. Lévy (2003) et Lehahn et al. (2007) ont donné une autre explication possible à ce phénomène : le franchissement par un tourbillon mésoéchelle d'un gradient grande-échelle de densité ou de nutriments. Lévy (2003) et Lehahn et al. (2007) ont montré que la cascade horizontale d'un gradient grande-échelle de nutriments pouvait être à l'origine des anomalies positives de production primaire observées dans les tourbillons. Plus récemment, l'influence des structures submésoéchelles a été diagnostiquée. Lévy et al. (2001), en utilisant un modèle aux équations primitives où la turbulence est générée par instabilité barocline, ont montré le doublement de la production primaire avec la prise en compte de la submésoéchelle. Lapeyre and Klein (2006b) ont obtenu ensuite

des résultats qui corroborent ceux de Lévy et al. (2001) avec un modèle SQG (surface quasi-géostrophique). Ils ont quantifié que quasiment 50% des flux verticaux de nutriments avaient lieu dans les filaments allongés (éloignés et indépendants des tourbillons) et donc étaient susceptibles d'induire 50% de la production primaire. Ces différentes études révèlent le rôle fondamental exercé par la turbulence méso- et subméso-échelle sur la production phytoplanctonique tant d'un point de vue de sa distribution que de son amplitude.

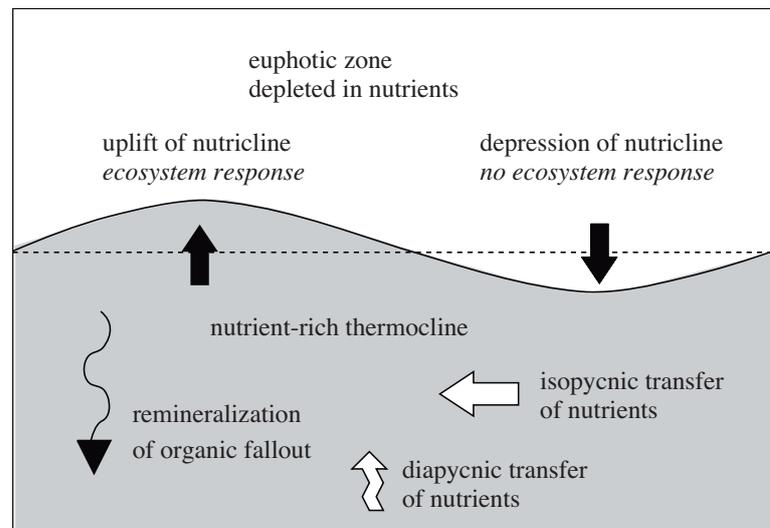


FIGURE 1.6 – Illustration du mécanisme d’*“Eddy Pumping”*

En parallèle, d’autres équipes de chercheurs se sont penchées sur l’influence de la dynamique mésoéchelle et submésoéchelle sur la diversité phytoplanctonique pour voir s’il y avait une dépendance de la structure des écosystèmes à la dynamique fine-échelle. Les premières études à ce sujet se sont basées sur des données acquises lors de campagnes en mer. Fryxell et al. (1985), par exemple, a suivi deux tourbillons se détachant du méandre du Gulf Stream. Ces tourbillons (caractérisés par une eau à 18°C) sont plus salés et plus chauds que les eaux environnantes et leur centre est pauvre en nutriments. Cette étude montre une dominance des coccolithophoridés et des diatomées au centre des tourbillons et particulièrement juste après les tempêtes. Les dinoflagellés sont plutôt retrouvés à la périphérie des tourbillons. Claustre et al. (1994) ont étudié la diversité phytoplanctonique au niveau d’un front géostrophique en Mer d’Alboran (Méditerranée ouest). Ce front est une structure mésoéchelle qui mesure une trentaine de kilomètres de large. Claustre et al.

(1994) montrent qu'au niveau du front la production primaire est plus importante et qu'elle est dominée par des diatomées qui apparaissent comme une espèce opportuniste, capable de tirer partie d'une augmentation brutale des nutriments. Les maxima de biomasse ne sont pas dus à une accumulation du phytoplancton par convergence, mais bien à une production locale plus importante. Les eaux adjacentes au front sont caractérisées par le développement de flagellés et de cyanobactéries. Sur la verticale, les espèces ne sont pas non plus équivalentes. La concentration des diatomées est maximale en subsurface (vers 100 m de profondeur) alors que celle des cyanobactéries augmente quand on s'approche de la surface (dans la couche mélangée). Vidussi et al. (2001), dans une étude de l'est de la Méditerranée, examinent un échantillon de 62 stations. Ils divisent le phytoplancton en 3 classes de taille (picophytoplancton, nanophytoplancton et microphytoplancton) et montrent une domination du nanophytoplancton et microphytoplancton dans les cyclones et une domination du nanophytoplancton et du picophytoplancton dans les anticyclones. Entre les structures turbulentes, ils retrouvent principalement du picophytoplancton et un peu de nanophytoplancton. Sweeney et al. (2003) ont également étudié la relation entre distribution des différentes espèces phytoplanctoniques et tourbillons à mésoéchelle dans la mer des Sargasses comme l'étude de Fryxell et al. (1985) et ont montré, comme les études précédentes, que le passage d'un tourbillon avait un impact significatif sur la structure de la communauté phytoplanctonique. Leur interprétation est que la structure phytoplanctonique dépend du type de tourbillon (tourbillon d'eau modale, cyclone, anticyclone) mais aussi beaucoup de l'âge du tourbillon. En effet, les jeunes tourbillons associés à des upwellings (tourbillon d'eau modale, cyclone) sont caractérisés par une croissance des grands phytoplanctons (dinoflagellés et diatomées) et une diminution relative de la part des cyanobactéries (*synechococcus*). Quant aux plus vieux, ils sont plutôt colonisés par du picophytoplancton (*synechococcus*, *prochlorococcus*). Dans toutes ces observations, la difficulté est de dissocier les événements dus aux forçages atmosphériques de ceux dus au passage de tourbillons qui peuvent également avoir une influence sur les espèces phytoplanctoniques dominantes.

Tout ceci montre l'influence manifeste de la dynamique des couches de surface (couche mélangée et structures mésoéchelles - tourbillons ou fronts) sur l'émergence de telle ou telle espèce mais aussi combien il est difficile de déterminer la cause de cette distribution phytoplanctonique à partir de données in situ. D'autres travaux ont opté pour l'utilisa-

tion de modèles numériques afin de se focaliser sur l'impact de la dynamique océanique sur la compétition phytoplanctonique tout en s'affranchissant de tous les forçages atmosphériques. Il y a notamment trois études basées sur les équations primitives avec un jet zonal qui se déstabilise par instabilité barocline et forme des tourbillons de chaque côté du front. Une couche mélangée idéalisée, advectée par la dynamique, y est également ajoutée. Chacune des trois études a intégré un modèle d'écosystème simplifié avec deux espèces de phytoplancton dans cette dynamique fine-échelle et a considéré un écosystème soumis à un régime oligotrophe. Tout d'abord, Martin et al. (2001) et Lima et al. (2002a) ont considéré des simulations courtes en décroissance libre. Dans ces deux études, loin du front, l'écosystème est à l'équilibre avec une domination du petit phytoplancton en surface et du gros phytoplancton en subsurface mais la domination du petit phytoplancton est plus nette chez Martin et al. (2001). Au niveau du front turbulent, les upwellings locaux sont associés à une augmentation de la production primaire. Chez Martin et al. (2001), c'est le petit phytoplancton qui tire profit de l'injection de nutriments au niveau du front turbulent alors que chez Lima et al. (2002a), c'est le gros phytoplancton qui devient dominant en surface. Cette différence sensible de distribution verticale des deux espèces de phytoplancton est a priori due aux modèles d'écosystème utilisés qui n'ont pas la même issue compétitive. Celui de Martin et al. (2001) a une paramétrisation plus complexe que celui de Lima et al. (2002a). Leurs modèles d'écosystème ont chacun deux espèces de phytoplancton et de zooplancton avec des préférences variables pour le broutage mais celui de Martin et al. (2001) différencie l'ammonium des nitrates dans le cycle de l'azote et prend en compte le recyclage des détritiques par les bactéries. De plus, les deux phytoplanctons de Martin et al. (2001) diffèrent uniquement par leur taux de demi-saturation alors qu'ils diffèrent par leur mortalité, leur taux de demi-saturation, leur taux de croissance et leur affinité pour la lumière chez Lima et al. (2002a). L'étude de Rivière and Pondaven (2006) se distingue des deux autres par le fait que les diagnostics sont faits sur une dynamique océanique et un écosystème à l'équilibre statistique. De même, l'écosystème est défini de telle sorte que loin du front, à l'équilibre, il y ait dominance d'un petit phytoplancton en surface et d'un gros phytoplancton en subsurface. La prédation, à la différence des deux autres études est assurée par une seule espèce de zooplancton. La turbulence méso-échelle et sub-méso-échelle induit une remontée de nutriments en surface qui permet le développement des deux phytoplanctons en surface.

Rivière and Pondaven (2006) ont testé la sensibilité des résultats à deux pressions de broutage à l'équilibre statistique. Dans le cas d'une faible pression de broutage, le gros phytoplancton est dominant sur toute la colonne d'eau en moyenne. Dans le cas d'une forte pression de broutage, le gros phytoplancton est moins dominant en subsurface et c'est le petit phytoplancton qui prend le dessus en surface (voir leurs figures 10 et 11). Ces études avec trois modèles d'écosystème différents de type NPPZD ou NPPZZD et une dynamique océanique très similaire montrent la forte influence de la dynamique méso- et subméso-échelle sur l'émergence des espèces phytoplanctoniques dans les différentes structures dynamiques. Cependant, il semble y avoir une forte dépendance des résultats au modèle d'écosystème choisi puisque dans les trois cas, on a une dynamique turbulente similaire. Ainsi, il est difficile de savoir si les caractéristiques observées en terme de compétition phytoplanctonique sont dues à la dynamique intrinsèque de l'écosystème ou à la dynamique physique qui advecte l'écosystème à savoir l'advection horizontale et verticale et la diffusion turbulente verticale associée à la dynamique de la couche mélangée.

Questions - Démarche - Plan

Les études que nous venons de commenter nous amènent à nous poser la question générale suivante : Par quel biais, la dynamique océanique des couches de surface influence-t-elle sur la diversité phytoplanctonique ? Répondre à cette question revient à trouver l'origine de la distribution des espèces de phytoplancton, ce qui n'est pas trivial du fait de la complexité de la dynamique physique mais aussi de la dynamique des écosystèmes. En effet, le comportement d'un écosystème est très sensible aux paramètres externes tels que l'intensité lumineuse ou la concentration en éléments nutritifs et aux caractéristiques des espèces qui le composent. La dynamique des couches de surface, quant à elle, résulte à la fois de la turbulence 3D petite échelle au sein de la couche mélangée et de la turbulence mésoéchelle et submésoéchelle. L'objectif de ce travail est d'étudier l'impact de la dynamique océanique sur la compétition phytoplanctonique en se focalisant dans un premier temps sur la diffusion verticale turbulente dans la couche mélangée et dans un deuxième temps sur la turbulence mésoéchelle et submésoéchelle. Pour étudier séparément ces deux dynamiques physiques, l'outil le plus approprié est la modélisation numérique. En effet, elle permet

dans notre cas, d'aborder le problème sous la forme d'une étude de processus dont le but est de mieux comprendre les relations de causes à effets de certains processus fondamentaux en utilisant des modèles simplifiés et idéalisés. Nous pouvons désormais poser plus spécifiquement les questions suivantes : (1) Quel est l'impact sur la compétition au sein d'un écosystème planctonique de la diffusion turbulente verticale d'une part, et de la turbulence mésoéchelle et submésoéchelle d'autre part ? (2) Ces deux dynamiques de surface associées à deux modes de transport (diffusion turbulente et advection) peuvent-elles garantir la coexistence de deux espèces (voire plus) de phytoplancton sur une ressource limitante ? L'objectif est d'apporter un éclairage supplémentaire sur le rôle joué par le mélange vertical et la dynamique océanique mésoéchelle et submésoéchelle c'est-à-dire à l'échelle des tourbillons et filaments, sur la diversité phytoplanctonique (Hutchinson, 1961).

Pour répondre à ces questions, nous utiliserons deux modèles physiques simples et idéalisés : un modèle 1D de couche mélangée et un modèle 3D SQG (surface quasi-géostrophique). Un modèle d'écosystème simple sera intégré dans chacun de ces modèles physiques. Pour une meilleure interprétation de la distribution phytoplanctonique, il est nécessaire de connaître parfaitement la dynamique de l'écosystème. Pour cela, notre démarche est la suivante : tout d'abord, nous choisirons un modèle d'écosystème très simple qui reproduit correctement la réalité et permet l'étude de la compétition phytoplanctonique, puis nous l'étudierons analytiquement pour connaître sa dynamique intrinsèque autant d'un point de vue de la compétition phytoplanctonique que par rapport à des paramètres extérieurs comme la lumière et la quantité de nutriments. Seulement après, nous le spatialiserons en l'intégrant dans un premier temps dans une dynamique 1D de couche mélangée afin d'étudier l'effet de la diffusion turbulente puis dans une dynamique SQG pleinement turbulente (à mésoéchelle et submésoéchelle).

Ce manuscrit s'organise de la manière suivante : dans le chapitre 2, nous allons tout d'abord commencer par présenter notre modèle d'écosystème NPPZD avec deux espèces de phytoplancton, puis nous l'étudierons en profondeur grâce aux méthodes classiques des systèmes dynamiques. Ensuite, nous intégrerons ce modèle dans une dynamique 1D équilibrée pour voir l'influence de la diffusion turbulente dans la couche mélangée sur la compétition entre phytoplanctons. Nous étendrons nos résultats à un plus grand nombre

d'espèces de phytoplancton. Le chapitre 3 sera consacré à l'étude de la compétition entre nos deux espèces de phytoplancton dans une dynamique mésoéchelle et submésoéchelle pleinement turbulente à l'aide du modèle SQG. Nous mettrons l'accent sur l'étude de la coexistence entre phytoplanctons et sur l'interprétation de la distribution phytoplanctonique en lien avec les processus physiques contenus dans la dynamique SQG. Enfin, dans le chapitre 4, nous dresserons une conclusion détaillée de ces résultats.

Chapitre 2

Dynamique intrinsèque de l'écosystème et rôle du mélange vertical

2.1 Introduction

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

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

2.2 Description du modèle d'écosystème

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

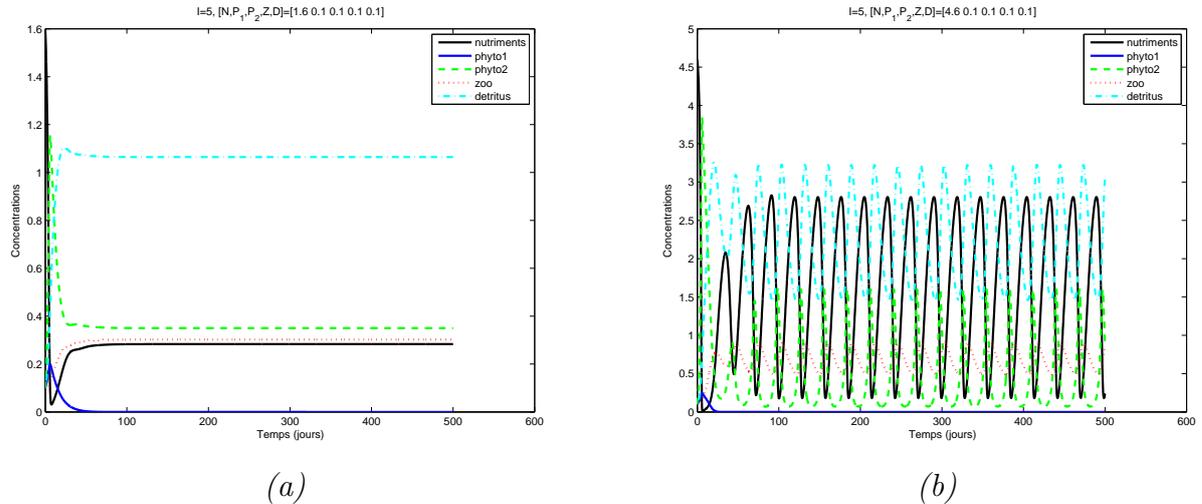


FIGURE 2.1 – Séries temporelles des différentes variables de l'écosystème, N , P_1 , P_2 , Z et D . (a) Point fixe pour $I = 5 \text{ W.m}^{-2}$ et $C_0 = 2 \text{ mmol N.m}^{-3}$; (b) Cycle limite pour $I = 5 \text{ W.m}^{-2}$ et $C_0 = 5 \text{ mmol N.m}^{-3}$.

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

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

TABLE 2.1 – Paramètres du modèle d'écosystème

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

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

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

Publication acceptée dans 'Journal of Marine Systems'

2.3.1 Abstract

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

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

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

2.3.2 Introduction

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

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

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

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

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

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

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

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

2.3.3 Description of the ecosystem model

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

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

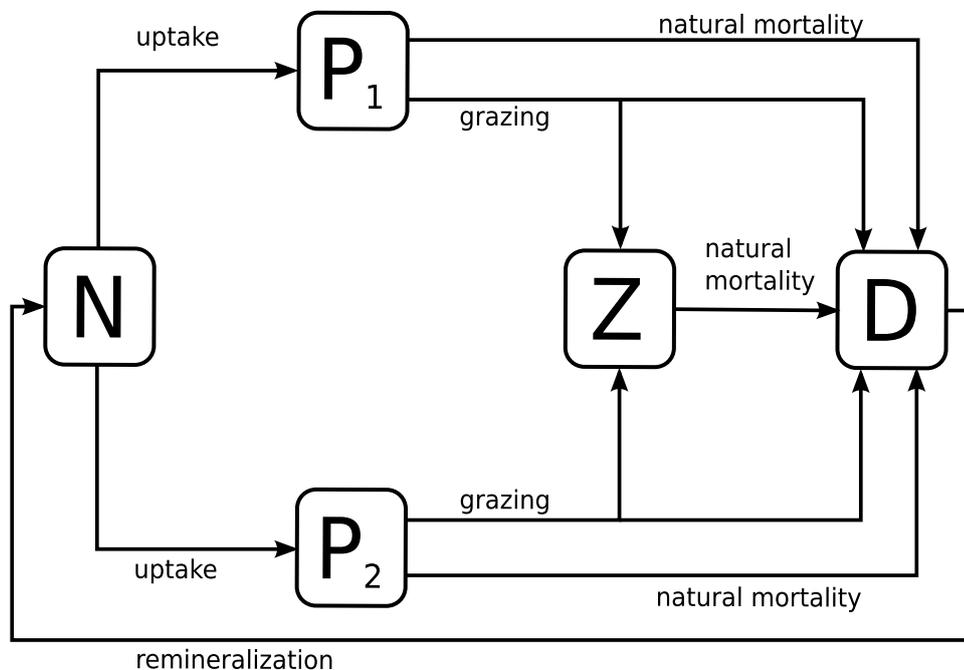


FIGURE 2.2 – Structure of the five-component ecosystem model : nitrate (N), small phytoplankton (P_1), large phytoplankton (P_2), zooplankton (Z) and detritus (D).

The non-linear model equations are :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

TABLE 2.2 – Ecosystem model parameters

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

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

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

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

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

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

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

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

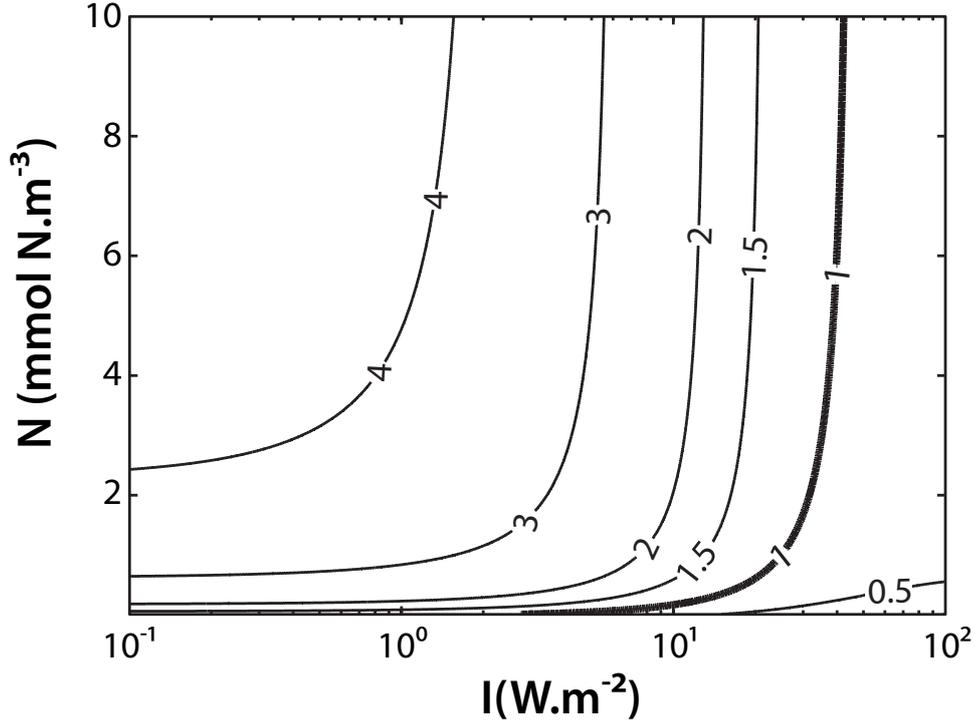


FIGURE 2.3 – Ratio between P_2 and P_1 effective growth rates as a function of light (I) and concentration of nutrients (N).

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

2.3.4 Intrinsic Ecosystem dynamics

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

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

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

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

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

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

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

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

2.3.4.1 Equilibrium solutions and their stability

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

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

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

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

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

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

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

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

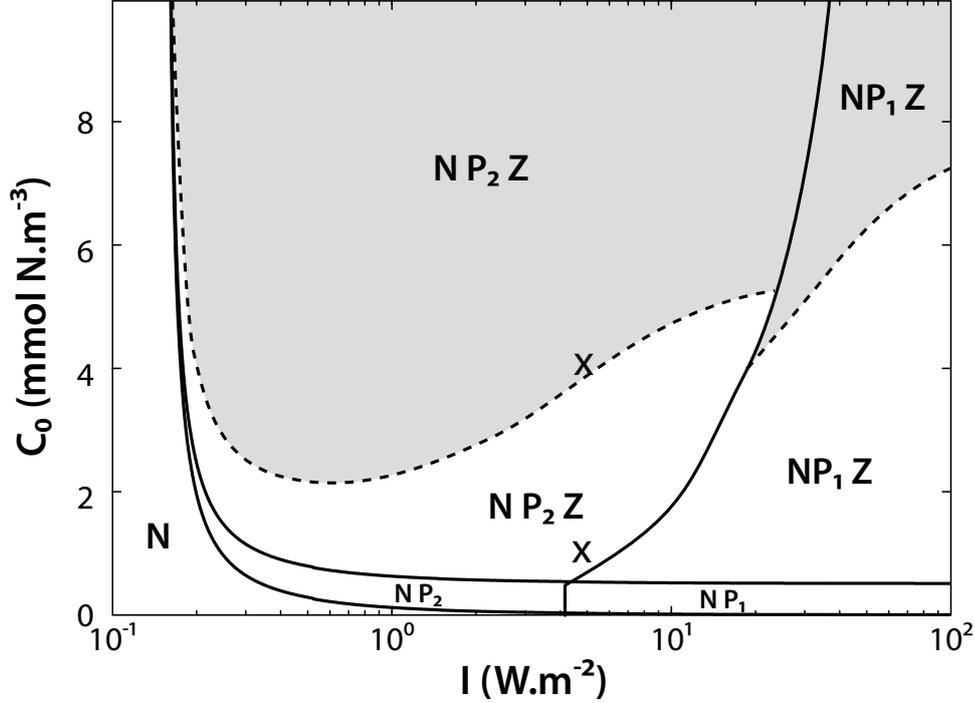


FIGURE 2.4 – Bifurcation diagram as a function of light I ($W.m^{-2}$) and total amount of nitrogen matter C_0 ($mmol N.m^{-3}$) for the default biological parameters given in Table 2.2. Grey areas indicate limit cycle equilibrium (other equilibria are fixed points). The two crosses indicate the location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

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

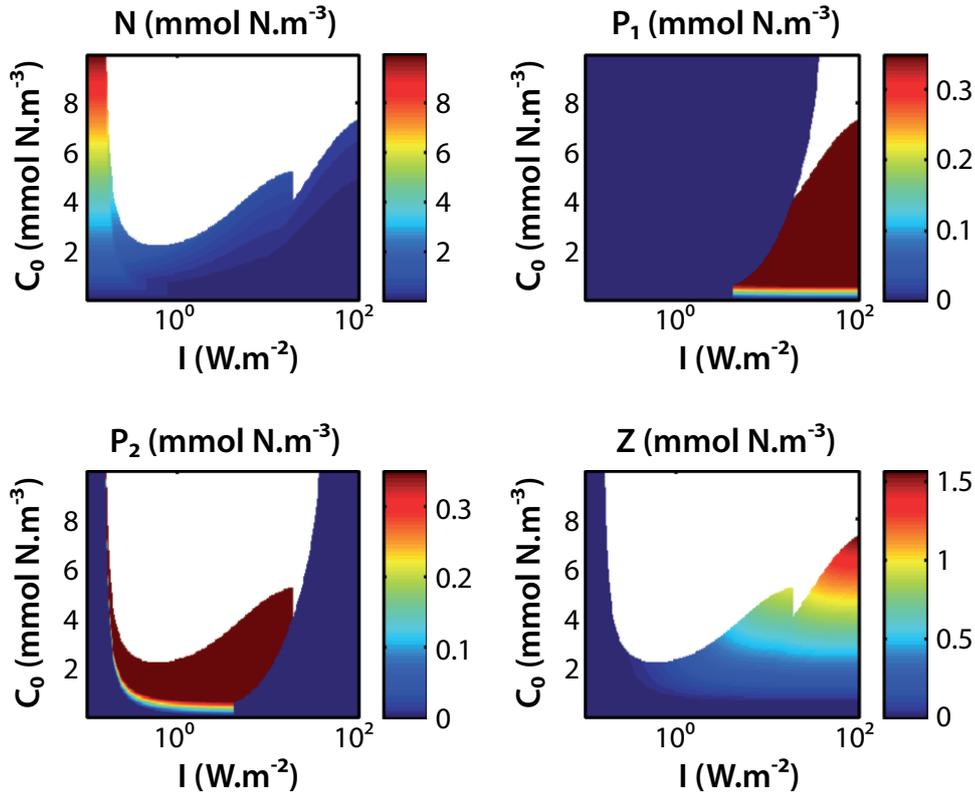


FIGURE 2.5 – *Equilibrium values of N , P_1 , P_2 and Z as a function of light I and total amount of nitrogen matter C_0 . Biological parameters are default parameters given in Table 2.2.*

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

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

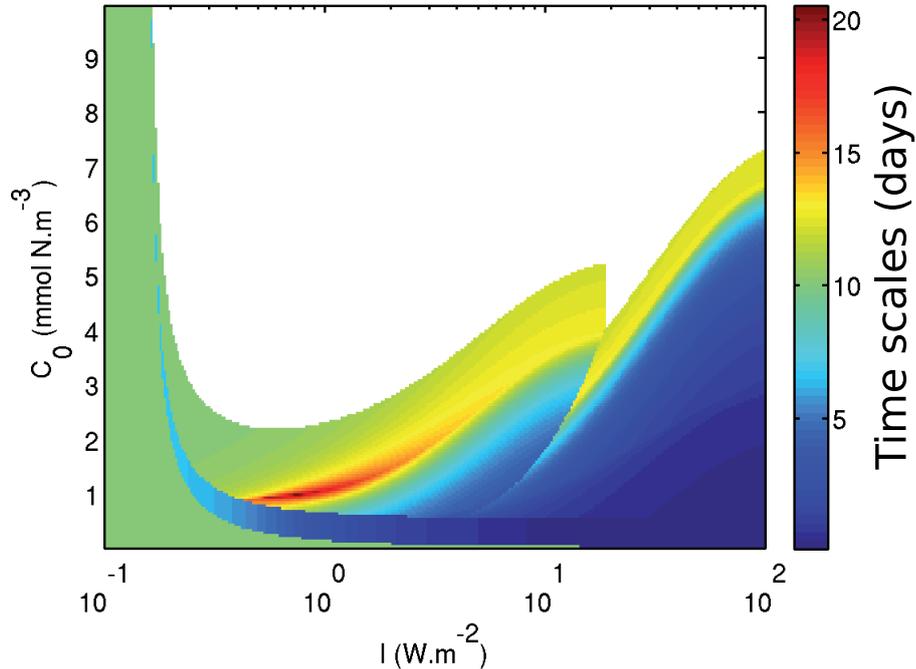


FIGURE 2.6 – Time scales (days) of the ecosystem model at fixed points as a function of light I ($W.m^{-2}$) and total amount of nitrogen C_0 ($mmol N.m^{-3}$).

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

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

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

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

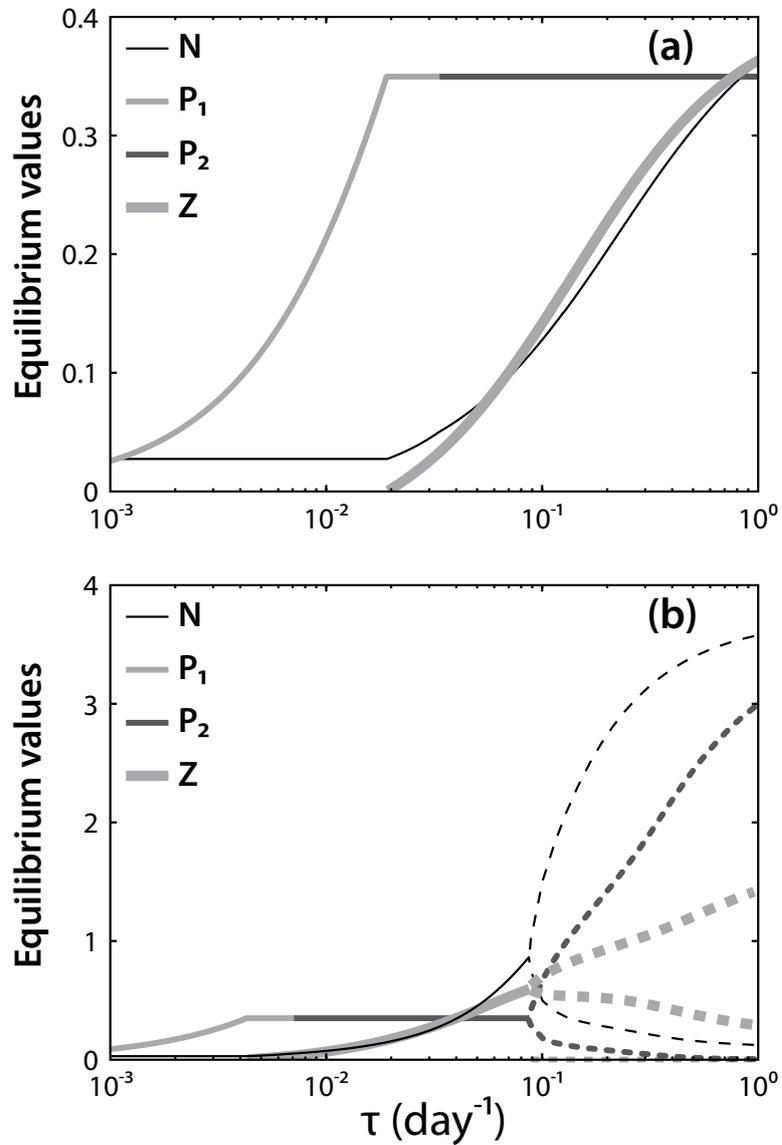


FIGURE 2.7 – Equilibrium values (mmol N.m⁻³) of N, P₁, P₂ and Z as a function of re-mineralisation parameter τ ; I set to 5 W.m⁻² and (a) C₀ set to 1.2 mmol N.m⁻³, (b) C₀ set to 4 mmol N.m⁻³. The fixed points are represented with solid lines, minimum and maximum values of limit cycles are represented with dashed lines. All the other biological parameters are default parameters given in Table 2.2.

2.3.4.3.1 Sensitivity to the remineralisation rate τ

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

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

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

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

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

2.3.4.3.2 Sensitivity to growth rates μ_1 and μ_2

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

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

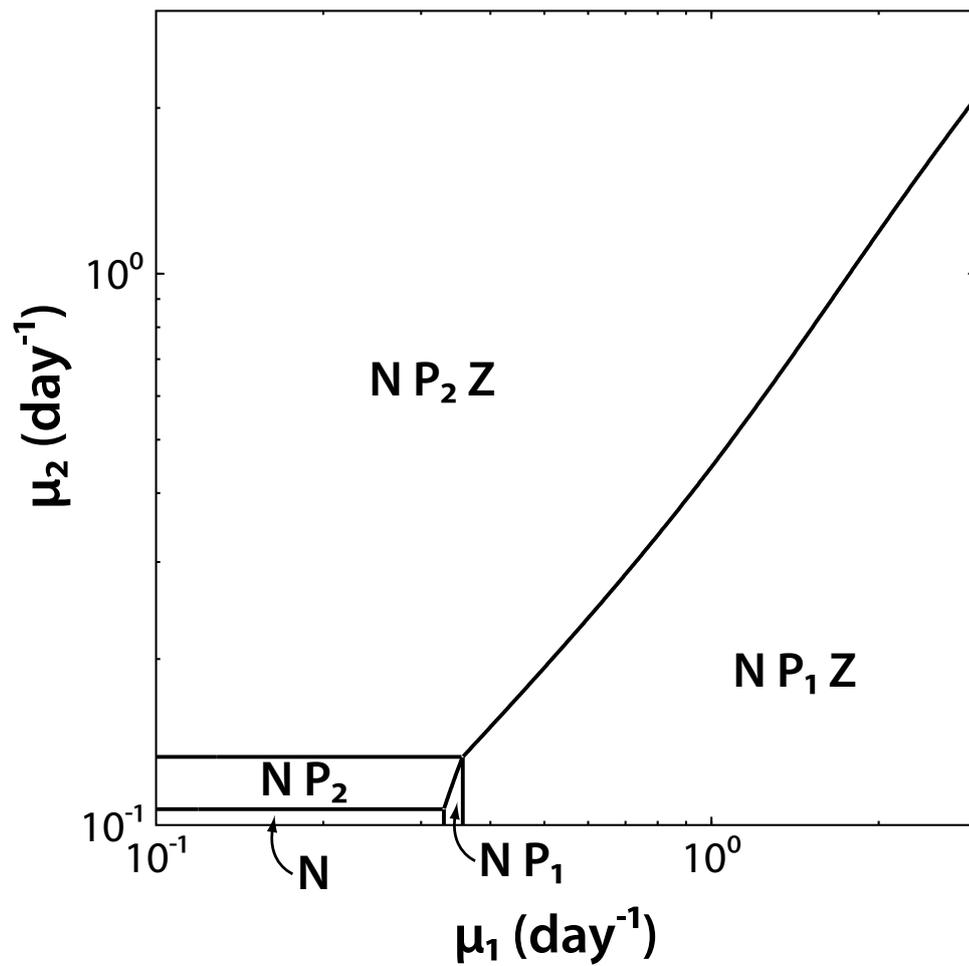


FIGURE 2.8 – Bifurcation diagram as a function of phytoplankton growth rates μ_1 and μ_2 ; I set to 5 W.m^{-2} , C_0 set to $1.2 \text{ mmol N.m}^{-3}$. All the other biological parameters are default parameters given in Table 2.2.

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

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

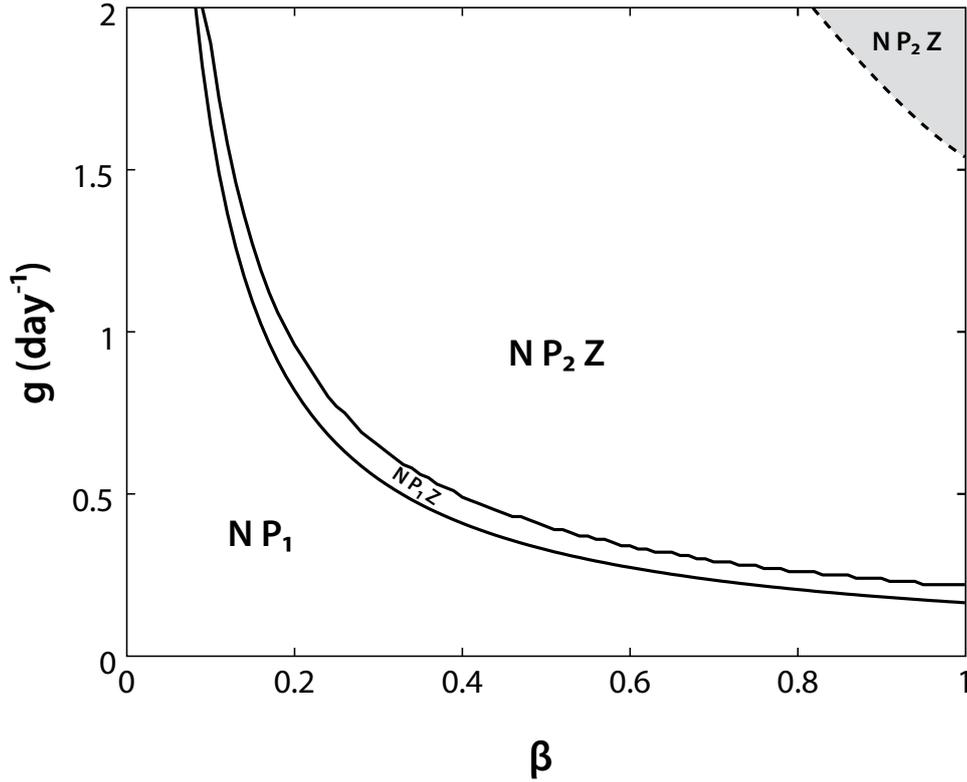


FIGURE 2.9 – Bifurcation diagram as function of zooplankton parameters : gross growth efficiency β and maximum ingestion rate g ; I set to 5 W.m^{-2} , C_0 set to $1.2 \text{ mmol N.m}^{-3}$. Grey areas indicate limit cycle equilibrium (other equilibria are fixed points).

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

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

2.3.5 The ecosystem model behaviour in 1D diffusive dynamics

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

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

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

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

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

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

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

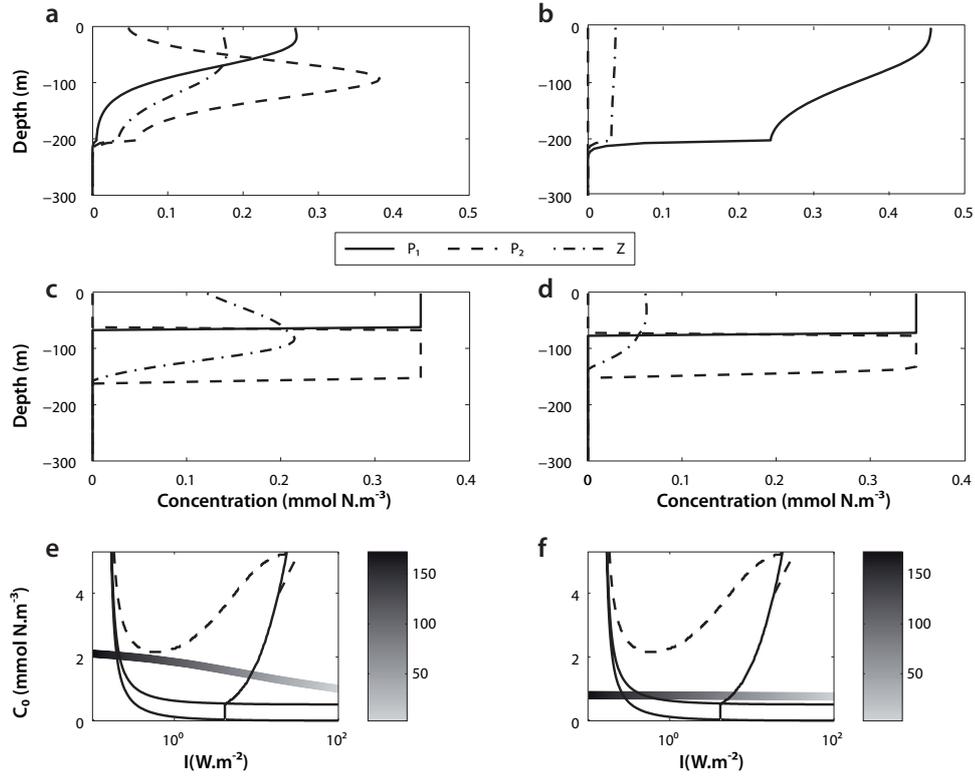


FIGURE 2.10 – Top panels : Ecosystem structuring in 1D simulations with a 200 m depth mixed layer. Profiles of P_1 (solid line), P_2 (dashed line) and Z (dashed-dotted line) at equilibrium with diffusivity coefficient in the mixed layer : (a) $K_v = 10^{-3} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$, (b) $K_v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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.3.6 Discussion

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

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

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

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

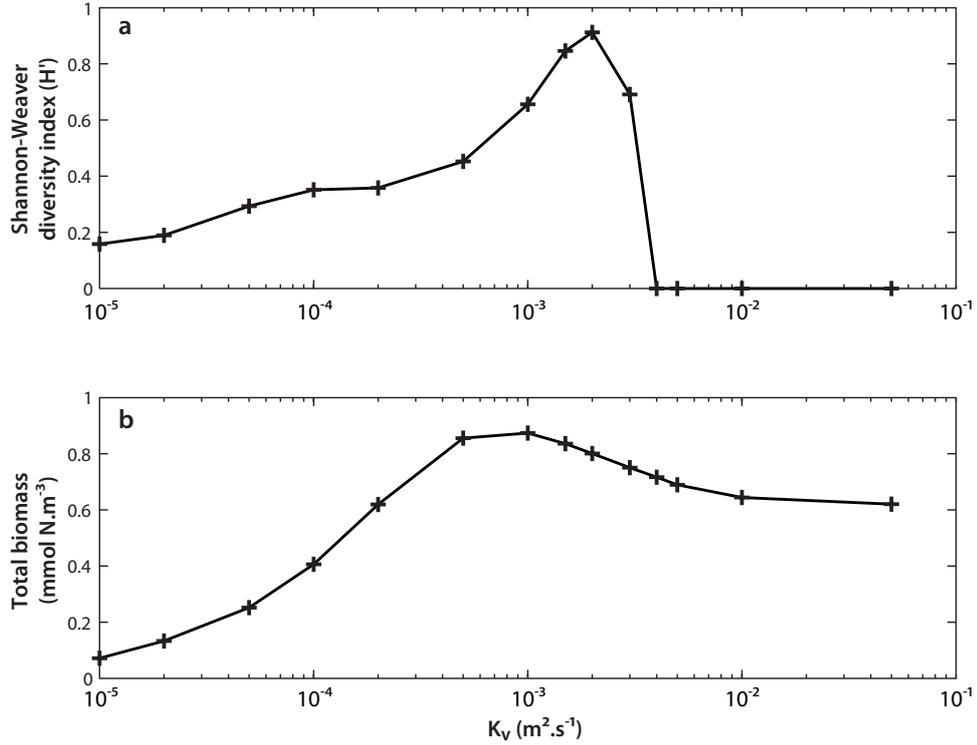


FIGURE 2.11 – (a) Vertical mean of Shannon-Weaver Diversity index H as a function of diffusivity coefficient K_v ; Mixed layer depth of 200 m (b) Total biomass ($P_1 + P_2 + Z + D$ in $\text{mmol N} \cdot \text{m}^{-3}$) as a function of diffusivity coefficient K_v

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

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

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

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

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

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

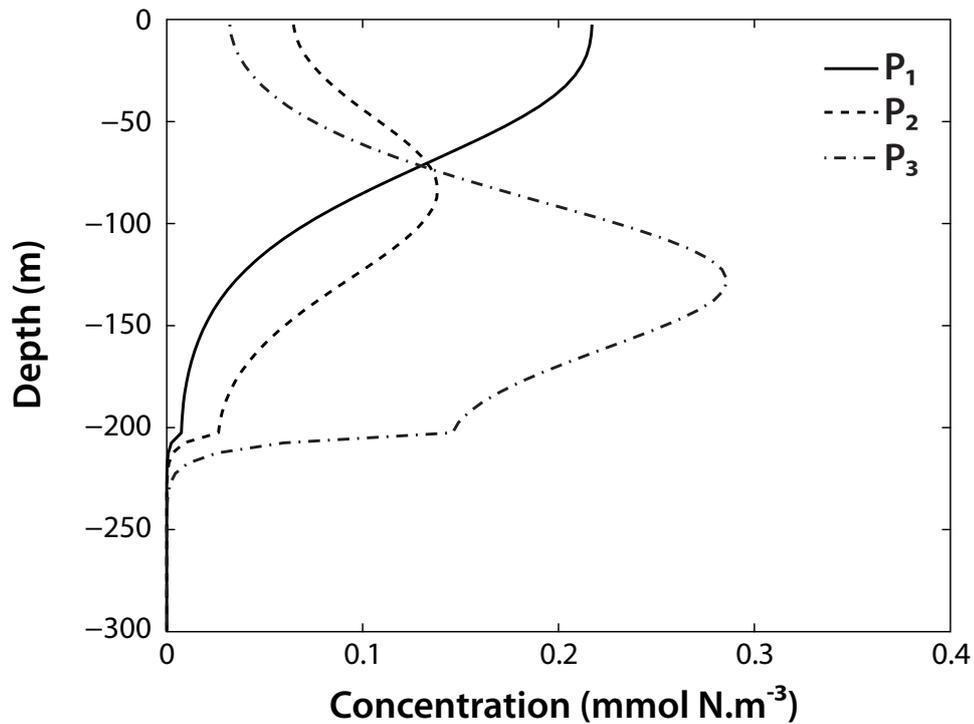


FIGURE 2.12 – 1D simulation with 3 phytoplankton species : Vertical profile of P_1 , P_2 and P_3 at equilibrium with a 200 m depth mixed layer and $K_v = 10^{-3} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$. P_1 (solid line) is better adapted to surface conditions, P_2 (dashed line) to intermediate depths and P_3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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Acknowledgements

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

2.3.7 Appendix

2.3.7.1 Calculation of the equilibria

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

The Jacobian matrix eigenvalues at this equilibrium are :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

with

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

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

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

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

2.3.7.2 Segregation of the two phytoplankton species

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

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

which is equivalent to :

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

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

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

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

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

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

which implies :

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

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

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

2.4 Influence du mélange sur la diversité phytoplanc- tonique

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

diversité de Shannon-Weaver étendu à plusieurs espèces.

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

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

TABLE 2.5 – Paramètres de croissance des 10 espèces de phytoplancton

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

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

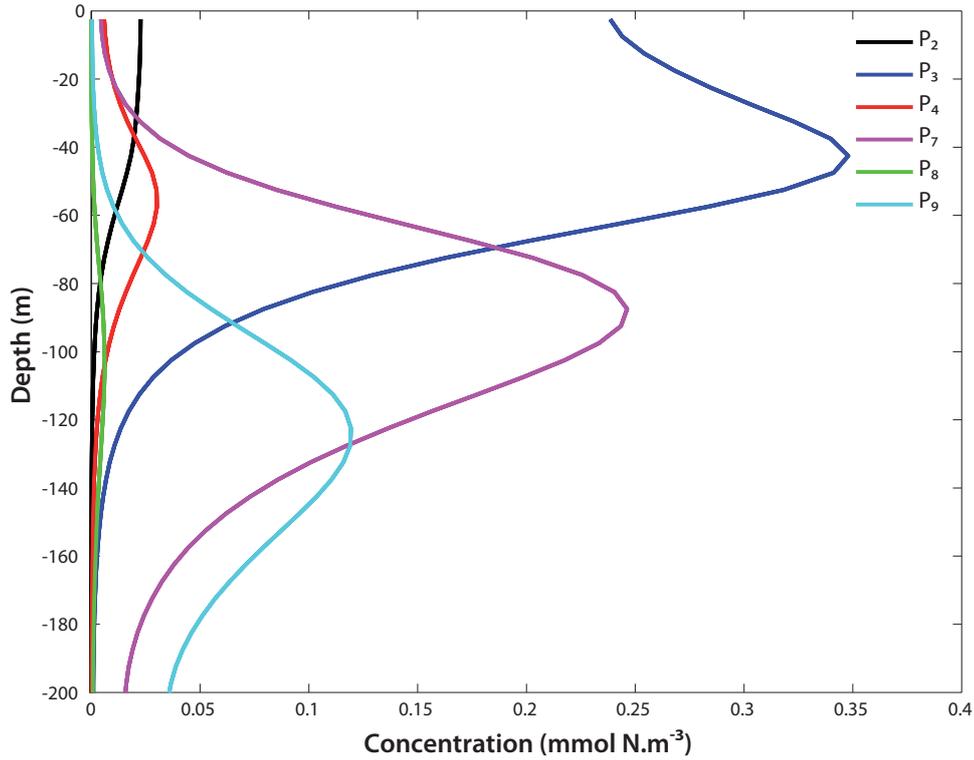


FIGURE 2.13 – Profils des six espèces émergentes en fonction de la profondeur dans la couche mélangée de 200 m caractérisée par un coefficient de diffusivité K_v de $5.10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$

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

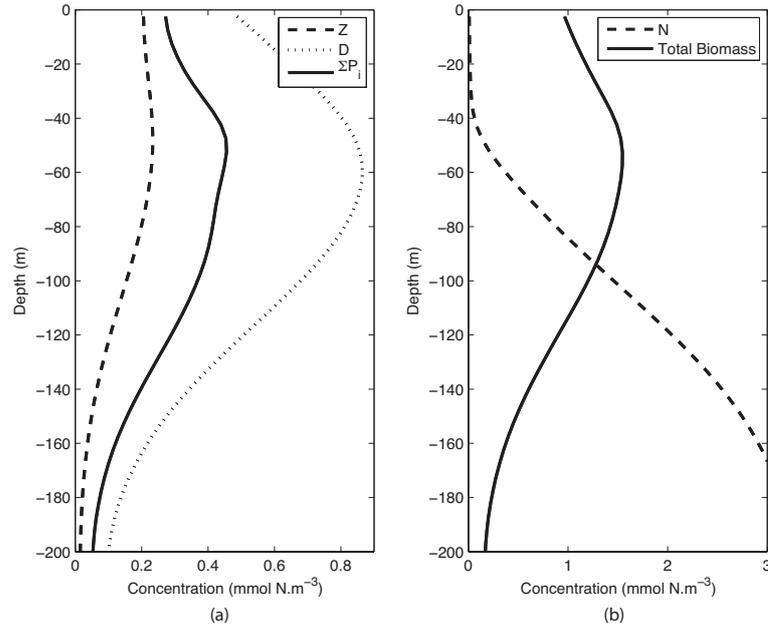


FIGURE 2.14 – (a) Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique totale (trait plein), du zooplancton (tirets), et des détritrus (trait pointillé) à l'issue de la simulation avec diffusion et sédimentation. (b) Distribution verticale de la biomasse totale $P_1 + P_2 + Z + D$ (traits pleins)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

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

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

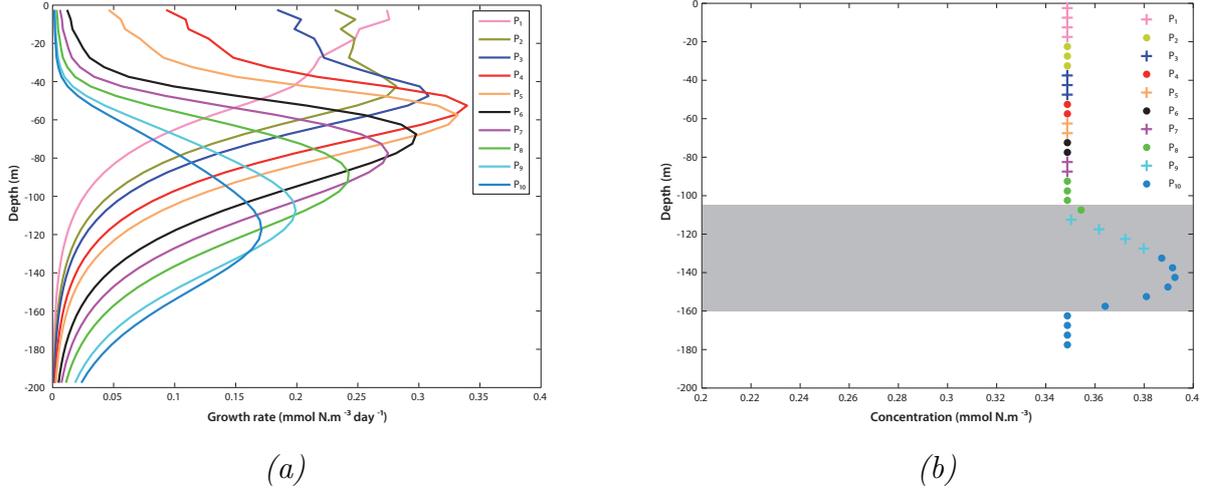


FIGURE 2.15 – (a) Taux de croissance $(\mu(1 - \exp(-I/K_I))N/(K_N + N))$ des différentes espèces de phytoplancton en fonction de la profondeur. Le profil de lumière par défaut est utilisé. Le profil de nutriments N est celui correspondant à l'équilibre de la simulation avec diffusion et sédimentation.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

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

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

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

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

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

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

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

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

$$E = H' / \ln(S) \tag{2.22}$$

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

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

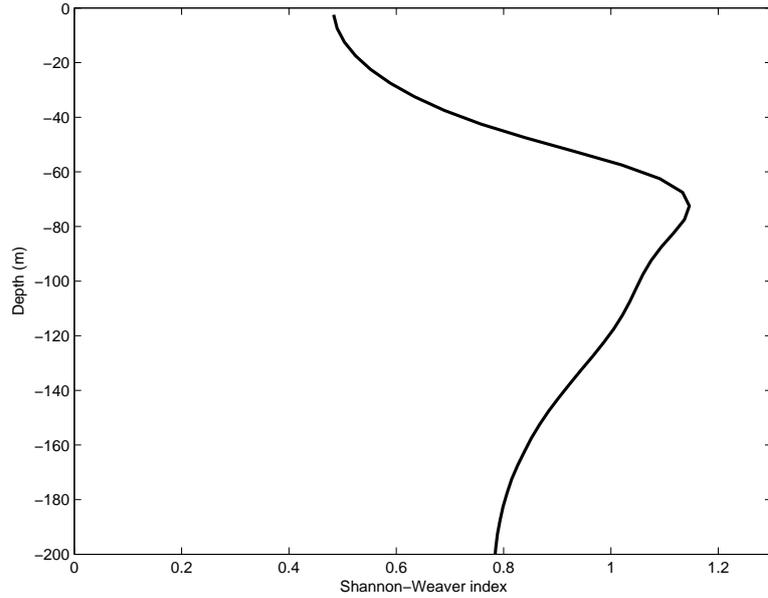


FIGURE 2.16 – (a) Indice de diversité de Shannon-Weaver en fonction de la profondeur à l'équilibre de la simulation avec diffusion et sédimentation ($K_v = 5.10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$).

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

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

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

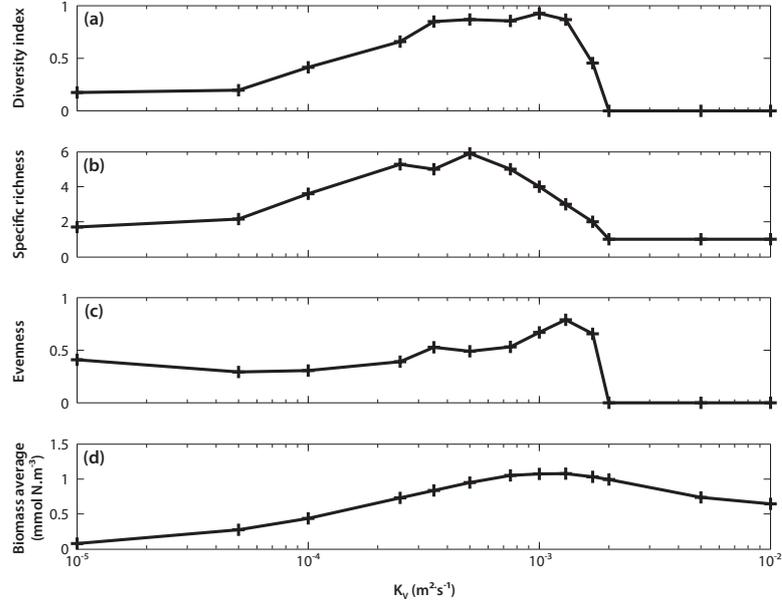


FIGURE 2.17 – (a) Indice de diversité de Shannon-Weaver H' moyenné dans la couche mélangée en fonction du coefficient de diffusivité imposé dans la couche mélangée. (b) Richesse spécifique S moyennée dans la couche mélangée. (c) Evenness E moyennée dans la couche mélangée. (d) Biomasse totale $P_1 +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

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

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

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

2.5 Validation du modèle d'écosystème dans un contexte réaliste

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

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

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

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

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

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

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

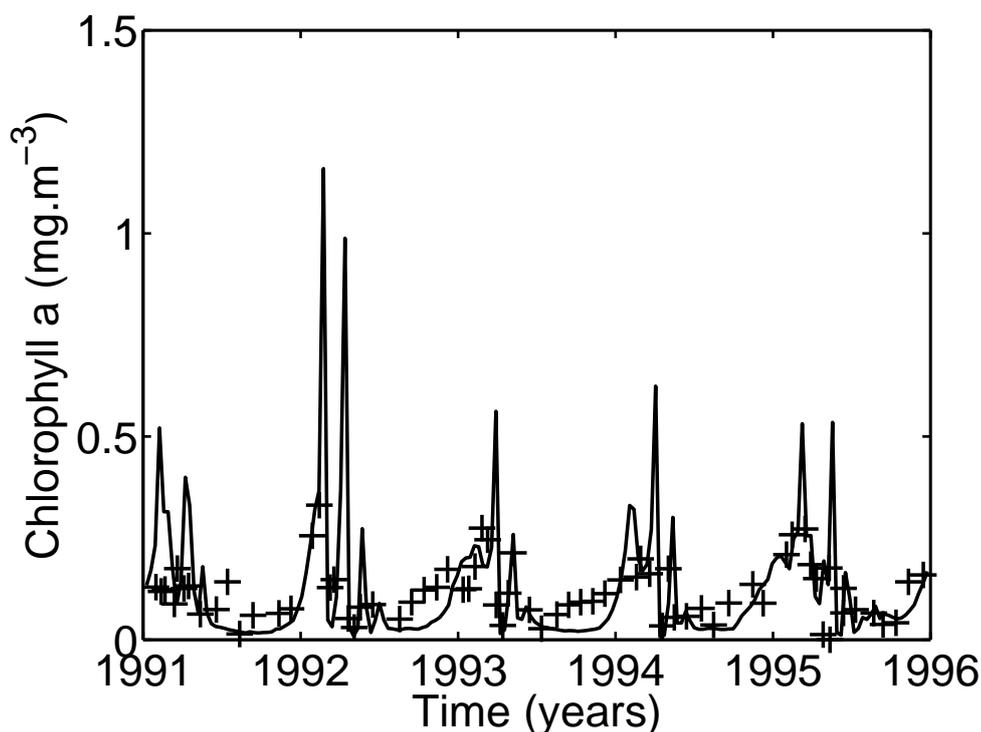


FIGURE 2.18 – Evolution temporelle durant 5 ans de la chlorophylle intégrée dans la couche mélangée. Ligne continue : résultats d'une la simulation 1D avec forçages réalistes. Croix : données de chlorophylle a à BATS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2.6 Conclusion

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

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

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

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

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

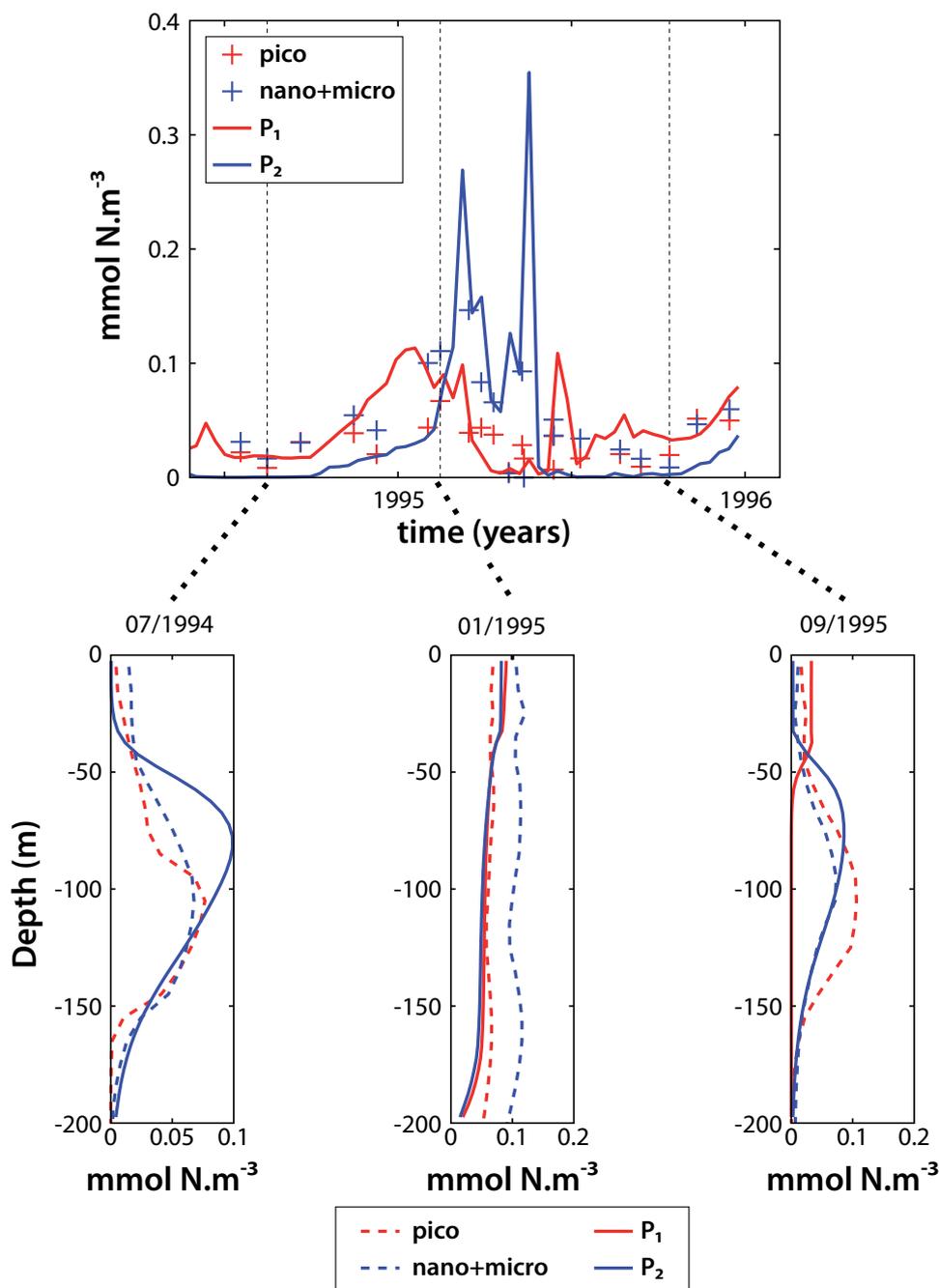


FIGURE 2.19 – Comparaison entre données et modèle en terme de compétition phytoplanctonique. En haut : évolution temporelle des deux classes de phytoplancton intégrées dans la couche mélangée. Lignes continues : modèle ; Croix : données BATS. En bas : profils de la répartition des deux classes de phytoplancton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

Chapitre 3

Turbulence SQG et compétition phytoplanctonique

3.1 Introduction

Comme indiqué dans le chapitre 1, les observations par satellites de SST et SSH montrent un océan mondial parsemé de structures tourbillonnaires (figure 1.2). L'interaction entre ces tourbillons forme des structures à submésoséchele appelées filaments. Ceux-ci sont peu visibles sur les champs SST ou SSH mais apparaissent beaucoup plus nettement sur les images satellite de couleur de l'eau (chlorophylle) comme on l'a vu sur la figure 1.3. Ces filaments ont tout d'abord été interprétés comme une redistribution horizontale de la chlorophylle due aux interactions entre tourbillons appelées "stirring" (Abraham, 1998). Récemment, il a été montré que des vitesses verticales agéostrophiques intenses étaient associées à ces structures filamentaires. En effet, Hoskins et al. (1978) et Hoskins (1982) ont montré que lorsqu'un gradient de densité s'intensifie (formation d'un front), la circulation géostrophique \mathbf{u}_g brise elle-même son équilibre par l'intermédiaire du vecteur $\mathcal{Q} = (\partial_x \mathbf{u}_g \cdot \nabla \rho, \partial_y \mathbf{u}_g \cdot \nabla \rho)$ qui modifie les deux membres de l'équilibre du vent thermique dans un sens opposé (Hoskins, 1982). Ce mécanisme est compensé par l'apparition d'une circulation agéostrophique qui rétablit l'équilibre du vent thermique. Ceci est traduit par l'équation Omega (Hoskins et al., 1978) qui donne l'expression des vitesses verticales agéostrophiques w capables de compenser le vecteur \mathcal{Q} et de rétablir l'équilibre

géostrophique :

$$N^2 \nabla^2 w + f_0^2 \partial_z^2 w = -2 \frac{g}{\rho_0} \nabla \cdot \mathcal{Q} \quad (3.1)$$

Avec N , la fréquence de Brunt-Väisälä, f_0 , le paramètre de Coriolis et g , l'accélération de la pesanteur.

Ces vitesses verticales agéostrophiques atténuent également le gradient en densité qui est au départ responsable de la perturbation de l'équilibre géostrophique. Cette formation de fronts qui induit des vitesses verticales agéostrophiques est appelée frontogénèse et est illustrée sur la figure 3.1.

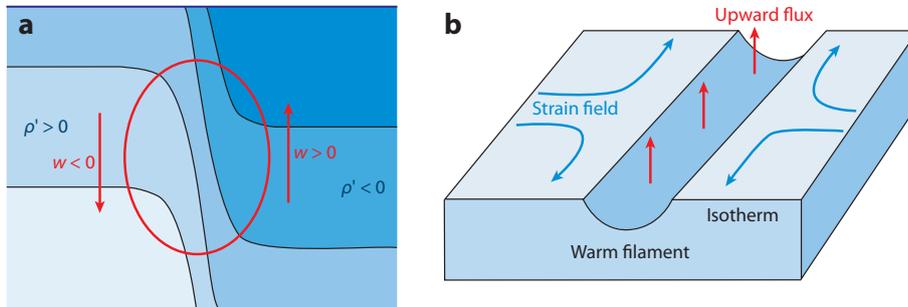


FIGURE 3.1 – (a) Front en densité qui s'intensifie du fait d'une convergence des courants à plus grande échelle (les isopycnas sont tracées en noir). En rouge, la circulation agéostrophique induite par cette intensification. (b) Application du scénario décrit par (a) à un filament (qui est associé à deux fronts en densité). En réponse à un champ de déformation horizontal convergent, des vitesses verticales positives apparaissent au niveau d'un filament chaud (flèches rouge). On aurait des vitesses verticales négatives associées à un filament froid (non montré). D'après Klein and Lapeyre (2009)

Pollard and Regier (1992) et Legal et al. (2007) ont montré que les vitesses verticales associées à la frontogénèse et estimées à partir des données in situ grâce à l'équation Omega (équation 3.1), étaient d'un ordre de grandeur supérieur à celle des tourbillons ($> 10 \text{ m.jour}^{-1}$). Outre son rôle de redistribution de la chlorophylle sur l'horizontale, la dynamique océanique à mésoéchelle et submésoéchelle est donc à même d'induire un pompage vertical de nutriments et donc de forcer le développement des différentes espèces de phytoplancton. Ces vitesses verticales intenses dans les filaments présentent un intérêt certain pour la communauté des biogéochimistes, les filaments étant des sources potentielles de nutriments pour le phytoplancton.

Pour étudier cet impact de la dynamique océanique pleinement turbulente, nous choisissons un modèle quasi-géostrophique de surface (dit SQG). Ce modèle SQG représente la réduction du modèle QG complet à la surface. Comme l'expliquent Lapeyre and Klein (2006a), la dynamique QG peut se décomposer en une dynamique SQG et une dynamique QG intérieure d'après le principe de superposition. Le modèle SQG suppose une vorticité potentielle nulle à l'intérieur de l'océan. De ce fait, il est uniquement forcé par les anomalies de densité en surface. Quant au modèle QG intérieur, il suppose une densité uniforme en surface et la dynamique est donc uniquement régie par les variations de la vorticité potentielle à l'intérieur de l'océan. La dynamique SQG se caractérise par la formation de gradients à très fine-échelle en surface au niveau du champ de densité contrairement à la dynamique QG intérieure. Cette différence vient du fait que dans l'intérieur de l'océan, les mouvements se font essentiellement le long des isopycnes et sont donc peu favorables à la formation de fronts à fine-échelle. Au contraire, en surface, les mouvements sont contraints sur la verticale ($w = 0$ en surface) ce qui amène à la formation de fronts. Ces forts gradients en surface engendrent des vitesses verticales agéostrophiques intenses juste en dessous de la surface. Cette circulation agéostrophique est prédite par l'équation Omega (équation 3.1) établie par Hoskins et al. (1978), elle sert à maintenir l'équilibre du vent thermique en s'opposant à la formation de ces fronts. Les anomalies de densité de surface caractérisant la dynamique SQG génèrent donc du mouvement en surface mais aussi en subsurface. La principale différence avec le modèle QG intérieur est que le modèle SQG laisse plus la frontogénèse se mettre en place (Blumen, 1978). Une autre différence entre modèle QG intérieur et modèle SQG est que lorsqu'on augmente la résolution de ce dernier, les filaments sont de plus en plus étirés et fins. L'échelle spatiale des propriétés du modèle QG, quant à lui, ne change pas significativement si l'on améliore la résolution. Ceci se traduit par des spectres beaucoup plus pentus associés à la dynamique QG intérieure.

Le modèle SQG a l'avantage d'être aussi simple qu'un modèle QG classique, ce qui permet d'y intégrer un module biologique (couteux en temps). En plus d'une bonne représentation de la frontogénèse (dynamique submésoscale), le modèle SQG reproduit correctement la dynamique mésoscale avec les tourbillons interagissant entre eux. Par ailleurs, bien qu'étant très simplifié, le modèle SQG donne des résultats très proches de ceux fournis

par un modèle beaucoup plus complexe basé sur les équations primitives, dans les 500 premiers mètres de la colonne d'eau (Lapeyre and Klein, 2006a).

Dans ce chapitre, on se pose la question du rôle de ces structures mésoéchelles (tourbillons) et submésoéchelles (filaments) sur la compétition entre deux espèces de phytoplancton. Le modèle SQG permettra de reproduire les interactions entre structures mésoéchelles et submésoéchelles qui induisent des mouvements de ‘stirring’ horizontal associés à des vitesses verticales cohérentes prédites par le mécanisme de frontogénèse. La première partie de ce chapitre sera consacrée à la description des équations du modèle SQG, à la caractérisation de ce modèle d’un point de vue énergétique et à l’étude de ses limites. La seconde partie est un article soumis dans ‘Journal of Marine Research’ et en cours de révision. La dernière partie sera dédiée à la conclusion.

3.2 Description du modèle SQG

3.2.1 Les équations

Les équations du modèle SQG (quasi-géostrophique de surface) sont basées sur la théorie quasi-géostrophique. Les équations à la base de la théorie quasi-géostrophique sont les suivantes (Vallis, 2006) :

$$\partial_t u + u\partial_x u + v\partial_y u - f_0 v = -\frac{1}{\rho_0} \partial_x p' \quad (3.2)$$

$$\partial_t v + u\partial_x v + v\partial_y v + f_0 u = -\frac{1}{\rho_0} \partial_y p' \quad (3.3)$$

$$\partial_z p' = -\rho' g \quad (3.4)$$

$$\partial_x u + \partial_y v + \partial_z w = 0 \quad (3.5)$$

$$\partial_t \rho' + u\partial_x \rho' + v\partial_y \rho' + w\frac{d\bar{\rho}}{dz} = 0 \quad (3.6)$$

Avec (u, v, w) , les trois composantes de la vitesse, f_0 le paramètre de Coriolis et g , l’accélération de la pesanteur.

Ces équations sont établies à partir des équations primitives dans lesquelles on a négligé certains termes compte-tenu des hypothèses suivantes :

- Approximation de l’équilibre hydrostatique

- Approximation du "plan-f" : on considère que les mouvements de fluide s'effectuent sur un plan tangent à la sphère terrestre et où la rotation locale est constante ce qui signifie que f_0 est une constante.
- La stratification horizontale est uniforme en moyenne : $p = p_0 + \bar{p}(z) + p'(x, y, z, t)$ et $\rho = \rho_0 + \bar{\rho}(z) + \rho'(x, y, z, t)$
- Approximation de Boussinesq : on a ρ_0 dans les équations du mouvement, ρ' dans l'équilibre hydrostatique
- L'advection verticale est petite devant l'advection horizontale, $\frac{WL}{UH} \ll 1$ avec L et H respectivement les échelles de longueur horizontale et verticale, U et W les échelles de vitesse horizontale et verticale : cela permet de négliger les termes $w\partial_z u$ et $w\partial_z v$ respectivement dans les équations 3.2 et 3.3

Les équations 3.2 et 3.3 sont les équations du mouvement, 3.4 est l'équilibre hydrostatique, 3.5 est l'équation de continuité et 3.6 est l'équation de conservation de la masse.

On définit ensuite le nombre adimensionnel de Rossby R_o tel que $R_o = U/f_0L$. Ce nombre est le rapport d'échelle entre le terme d'avection horizontale et le terme de Coriolis dans les équations 3.2 et 3.3. Dans la théorie quasi-géostrophique, la dynamique est proche de l'équilibre géostrophique. On suppose donc que le nombre de Rossby est petit, $R_o \ll 1$. En première approximation, les forces de pression équilibrent la force de Coriolis dans les équations du mouvement 3.2 et 3.3 ce qui est l'équilibre géostrophique. On considère également une échelle de temps T advective c'est-à-dire $\frac{1}{T} = \frac{U}{L}$. Enfin, on fait l'hypothèse d'une échelle spatiale du mouvement proche du rayon de déformation de Rossby L_d : $L/L_d \sim 1$ avec $L_d = NH/f_0$ et N , la fréquence de Brunt-Väisälä définie telle que $N^2 = -\frac{g}{\rho_0}\partial_z\bar{\rho}$. Ce rayon de déformation de Rossby L_d est l'échelle à partir de laquelle l'effet de la rotation terrestre commence à se faire sentir sur l'écoulement. Le rapport $(L_d/L)^2$ est appelé nombre de Burger. Il est donc proche de 1 dans notre cas.

Avec ces hypothèses, on adimensionnalise les équations 3.2 à 3.6 et on fait un développement asymptotique en nombre de Rossby des variables du système : $\tilde{u} = \tilde{u}_0 + R_o\tilde{u}_1 + \dots$, $\tilde{v} = \tilde{v}_0 + R_o\tilde{v}_1 + \dots$, $\tilde{\rho}' = \tilde{\rho}'_0 + R_o\tilde{\rho}'_1 + \dots$ et de même pour les autres variables. Le symbole $\tilde{}$ désigne une variable adimensionnelle. A l'ordre 0, on obtient l'équilibre géostrophique avec des vitesses horizontales non-divergentes. On peut donc définir la fonction de courant dimensionnelle ψ telle que $(u_0, v_0) = (-\partial_y\psi, \partial_x\psi)$ et $f_0\rho_0\psi = p'_0$ (à une constante près).

A l'ordre 1 en nombre de Rossby, on prend le rotationnel des équations du mouvement. Grâce à l'équation de continuité à l'ordre 1, on obtient l'équation de la vorticit   qu'on   crit ici en dimensionnel :

$$\frac{D}{Dt}(\xi) = f_0 \partial_z w_1 \quad (3.7)$$

o   $\xi = \nabla^2 \psi$ est la vorticit   relative. L'op  rateur de d  riv  e lagrangienne est d  fini de la mani  re suivante : $\frac{D}{Dt} = \partial_t + \mathbf{u}_0 \cdot \nabla = \partial_t + J(\psi, \cdot)$ avec ∇ , le gradient horizontal (∂_x, ∂_y) et J l'op  rateur Jacobien. w_1 est la composante    l'ordre 1 en nombre de Rossby de la vitesse verticale w (sachant qu'   l'ordre 0, $w_0 = 0$).

Pour estimer le dernier terme de l'  quation 3.7, on utilise l'  quation de conservation de la masse 3.6    l'ordre 1. On a donc :

$$\partial_z w_1 = \partial_z \left(-\frac{1}{\partial_z \bar{\rho}} \frac{D\rho'_0}{Dt} \right) \quad (3.8)$$

Gr  ce    l'  quilibre du vent thermique, on d  montre que l'on peut interchanger les d  riv  es partielles horizontales et verticales dans l'  quation qui pr  c  de. On obtient en utilisant l'  quation hydrostatique 3.4 et en introduisant la fr  quence de Brunt-V  is  l   $N^2 = -\frac{g}{\rho_0} \partial_z \bar{\rho}$:

$$\partial_z w_1 = \frac{D}{Dt} \left[\partial_z \left(-\frac{1}{\rho_0 N^2} \partial_z p'_0 \right) \right] \quad (3.9)$$

Comme $f_0 \rho_0 \psi = p'_0$ (   une constante pr  s), on peut remplacer $\partial_z p'_0$ par $f_0 \rho_0 \partial_z \psi$ dans l'  quation pr  c  dente.

L'  quation de la vorticit   3.7 devient donc :

$$\frac{D\xi}{Dt} = -\frac{D}{Dt} \left[\partial_z \left(\frac{f_0^2}{N^2} \partial_z \psi \right) \right] \quad (3.10)$$

C'est l'  quation de conservation de la vorticit   potentielle QG. Sachant que $\xi = \nabla^2 \psi$, elle s'  crit de la mani  re suivante :

$$\frac{DQ}{Dt} = 0$$

avec :

$$Q = \nabla^2 \psi + \partial_z \left(\frac{f_0^2}{N^2} \partial_z \psi \right) \quad (3.11)$$

Deux quantit  s sont conserv  es par l'  coulement g  ostrophique dans la th  orie quasi-g  ostrophique, en l'absence de for  age et de dissipation. La premi  re est la vorticit  

potentielle Q . La seconde est la densité de surface ρ_s (en l'absence de forçage thermique). Cette dernière est obtenue avec la conservation 3D de la masse et l'hypothèse du toit rigide ($w = 0$ à $z = 0$). On a donc :

$$\frac{D_s \rho_s}{Dt} = 0 \quad (3.12)$$

On peut calculer la densité de surface à partir de l'équilibre hydrostatique appliqué en surface :

$$\partial_z p_s = -\rho_s g = f_o \rho_0 \partial_z \psi|_{z=0} \quad (3.13)$$

Lapeyre and Klein (2006a) et Klein and Lapeyre (2009) ont montré que l'on pouvait par le principe de superposition décomposer cette dynamique quasi-géostrophique en une dynamique qui représente correctement l'écoulement en surface et une dynamique qui représente la dynamique intérieure. Nous obtenons donc par cette méthode deux couples d'équations. Le premier, qui nous intéresse plus particulièrement pour étudier la biologie, est caractéristique de l'écoulement de surface et suppose une vorticité potentielle nulle et une densité de surface non-nulle conservée par l'écoulement géostrophique. C'est la dynamique quasi-géostrophique de surface (SQG) décrite par Held et al. (1995).

$$\nabla^2 \psi_{sur} + \partial_z \left(\frac{f_0^2}{N^2} \partial_z \psi_{sur} \right) = 0 \quad (3.14)$$

$$-\frac{f_o}{g} \rho_0 \partial_z \psi_{sur}|_{z=0} = \rho'|_{z=0} = \rho_s \quad (3.15)$$

Le second décrit la dynamique de l'intérieur de l'océan. Il suppose une vorticité potentielle non-nulle conservée par l'écoulement géostrophique et une densité de surface nulle.

$$\nabla^2 \psi_{int} + \partial_z \left(\frac{f_0^2}{N^2} \partial_z \psi_{int} \right) = Q \quad (3.16)$$

$$-\frac{f_o}{g} \rho_0 \partial_z \psi_{int}|_{z=0} = 0 \quad (3.17)$$

La fonction de courant complète est obtenue en sommant les deux fonctions de courant :

$$\psi_{tot} = \psi_{sur} + \psi_{int}$$

Dans notre cas, on s'intéresse uniquement à la dynamique SQG donc on s'attache à la résolution des équations de surface 3.14 et 3.15. Et pour toute la suite, on considère $\psi_{int} = 0$ c'est-à-dire $\psi_{tot} = \psi_{sur} = \psi$. On note ψ la solution des équations 3.14 et 3.15.

3.2.2 Caractéristiques du modèle SQG

3.2.2.1 Equations du modèle SQG dans le domaine spectral

Si l'on considère que la fréquence de Brunt-Väisälä N est une constante et si on fait un changement de variable de la coordonnée verticale telle que $Z = \frac{N}{f_0}z$, on peut écrire d'après l'équation 3.14 que :

$$\nabla_{3D}^2 \psi = 0 \quad (3.18)$$

On cherche d'abord une solution monochromatique de la forme :

$$\psi(x, y, z, t) = \hat{\psi}(k_x, k_y, k_z, t) e^{i(k_x x + k_y y + k_z z)} \text{ et } \rho_s(x, y, t) = \hat{\rho}_s(k_x, k_y, t) e^{i(k_x x + k_y y)}.$$

On a donc, d'après l'équation 3.18, $\psi(-k_x^2 - k_y^2 - k_z^2) = 0$ d'où $k_z^2 = -k_x^2 - k_y^2$ c'est-à-dire :

$$\pm i k_z = \sqrt{k_x^2 + k_y^2} = |\mathbf{k}| = k \quad (3.19)$$

k est la norme du vecteur d'onde 2D, c'est le nombre d'onde scalaire. On retient la solution positive car on veut que la fonction de courant décroisse avec la profondeur. Elle correspond à une décroissance exponentielle de ψ en fonction de la profondeur. La fonction de courant solution de l'équation 3.18 est donc de la forme :

$$\psi(x, y, z, t) = \hat{\psi}(k_x, k_y, k_z, t) e^{i(k_x x + k_y y)} e^{k \frac{N}{f_0} z}, \quad z < 0$$

La densité a donc également une solution de la forme $\rho' = \hat{\rho}_s(k_x, k_y, t) e^{i(k_x x + k_y y)} e^{k \frac{N}{f_0} z}$. $\hat{\rho}_s(k_x, k_y, t)$ est la transformée de Fourier horizontale de $\rho_s(x, y, z, t)$. Dans tout ce qui suit, le symbole $\hat{}$ désignera une variable dans l'espace spectral.

On détermine $\hat{\psi}$ à partir de l'équation hydrostatique en surface 3.15 qui induit la relation $\hat{\psi}(k_x, k_y, k_z, t) = -\frac{g}{\rho_0 N} \hat{\rho}_s(k_x, k_y, t) \frac{1}{k}$. Une fonction de courant ψ est donc entièrement déduite de la densité de surface, $\rho_s = \rho'|_{z=0}$.

On obtient ainsi la solution pour une onde monochromatique :

$$\psi = -\frac{g}{\rho_0 N} \hat{\rho}_s(k_x, k_y, t) \frac{1}{k} \exp(i(k_x x + k_y y)) \cdot \exp(k \frac{N}{f_0} z) \quad (3.20)$$

$$\rho' = \hat{\rho}_s(k_x, k_y, t) \exp(i(k_x x + k_y y)) \cdot \exp(k \frac{N}{f_0} z) \quad (3.21)$$

La solution générale dans un domaine spatial fini bipériodique est une série de Fourier

(somme d'ondes monochromatiques) :

$$\psi(x, y, z, t) = -\frac{g}{\rho_0 N} \sum_{k_x, k_y} \frac{\hat{\rho}_s(k_x, k_y, t)}{k} \exp(i(k_x x + k_y y)) \cdot \exp(k \frac{N}{f_0} z) \quad (3.22)$$

$$\rho'(x, y, z, t) = \sum_{k_x, k_y} \hat{\rho}_s(k_x, k_y, t) \exp(i(k_x x + k_y y)) \cdot \exp(k \frac{N}{f_0} z) \quad (3.23)$$

Ces équations sont facilement manipulables dans l'espace spectral.

Les vitesses verticales à chaque profondeur sont déterminées grâce à l'équation de conservation de la masse 3D. On a $\frac{D\rho'}{Dt} + w\partial_z\bar{\rho} = 0$ avec $\rho = \rho_0 + \bar{\rho}(z) + \rho'(x, y, z, t)$ et $N^2 = -\frac{g}{\rho_0}\partial_z\bar{\rho}$. Ce qui donne, $w = \frac{g}{\rho_0 N^2} (\partial_t \rho' + J(\psi, \rho'))$, c'est-à-dire d'après l'équation 3.21 :

$$w = \frac{g}{\rho_0 N^2} \left[\left(\sum_{k_x, k_y} \partial_t \hat{\rho}_s(k_x, k_y, t) \exp(i(k_x x + k_y y)) \cdot \exp(k \frac{N}{f_0} z) \right) + J(\psi, \rho') \right] \quad (3.24)$$

avec $\partial_t \hat{\rho}_s = -\mathcal{F}(J(\psi_s, \rho_s))$ et $\mathcal{F}(f(x, y))$ est la transformée de Fourier de la fonction $f(x, y)$. On peut donc calculer la vitesse verticale à la profondeur h à partir des termes d'advection de la densité en surface et à la profondeur h . Cette équation est valable sur toute la profondeur. En surface, $\rho = \rho_s$ et $\psi = \psi_s$ donc on a bien $w = 0$.

La particularité de ce modèle est qu'il est forcé uniquement par la densité de surface $\rho_s(t)$. Par la connaissance du champ de température en surface, on peut en déduire le champ de vitesse à chaque profondeur. Lapeyre and Klein (2006a) ont montré que le modèle SQG reproduit une bonne dynamique sur les 500 premiers mètres comparé à un modèle aux équations primitives. Il paraît donc légitime de l'utiliser pour étudier les écosystèmes phytoplanctoniques. Il manque toutefois le couplage avec une dynamique de couche mélangée pour être encore plus fidèle à la réalité. De plus, ce modèle a l'avantage d'être tridimensionnel et de donner une bonne approximation des mécanismes méso- et subméso-échelles proches de la surface. En effet, il permet d'avoir des vitesses verticales agéostrophiques réalistes et en relation de phase avec le champ de déformation 2D de la couche de surface. Ainsi les filaments, lieux de la frontogénèse, sont associés à des vitesses verticales intenses. Celles-ci permettent d'injecter des nutriments dans les différentes structures. L'avantage de ce modèle est qu'on a des vitesses verticales cohérentes avec le champ de déformation 2D à la différence de Martin et al. (2002) et Bracco et al. (2000).

3.2.2.2 Adimensionnalisation et redimensionnement géostrophique

Dans notre modèle, les calculs sont faits avec des variables adimensionnées, ce qui évite d'avoir à définir une multitude de paramètres avant chaque simulation. Ces variables adimensionnées sont définies de la manière suivante :

$$\begin{aligned}
 t &= T\tilde{t} \\
 (x, y) &= L(\tilde{x}, \tilde{y}) \\
 z &= H\tilde{z} \\
 (u, v) &= U(\tilde{u}, \tilde{v}) \\
 w &= W\tilde{w} \\
 p' &= P\tilde{p}' \\
 \rho' &= \sigma\tilde{\rho}'
 \end{aligned}$$

T, L, H, U, W, P, σ sont les ordres de grandeur de chacune des variables des équations QG (équations 3.2 à 3.6). Elles permettent également de normaliser les variables du système de sorte que chaque variable adimensionnée est $\mathcal{O}(1)$.

Les paramètres (dimensionnels) de notre système d'équations et leurs valeurs sont présentés dans le tableau 3.1.

| Symbole | Variable | Valeur | Unité |
|----------|-------------------------------------|-----------------|--------------------|
| f_0 | Paramètre de Coriolis | 7.10^{-5} | s^{-1} |
| N | Fréquence de Brunt-Väisälä | $4.375.10^{-3}$ | s^{-1} |
| g | Accélération de la pesanteur | 9.81 | $m^2.s^{-1}$ |
| ρ_0 | Densité | 1000 | $kg.m^{-3}$ |
| α | Coefficient de dilatation thermique | 0.25 | $kg.m^{-3}.K^{-1}$ |

TABLE 3.1 – Paramètres fixes du modèle SQG

Comme on a supposé que l'échelle de temps est advective, $T = U/L$, et que le nombre de Rossby, $R_o = U/f_0L$ est petit, on peut écrire des relations entre les ordres de grandeur et les paramètres du système (tableau 3.1). Le nombre de Rossby est fixé tel que $R_o = 0.1$, il correspond à des écoulements qui ressentent fortement la rotation terrestre. On définit

par ailleurs l'échelle de longueur L tel que $L = 312.5 \text{ km}$. Elle fixe la longueur du domaine bipériodique $\mathcal{L} = 2\pi L$.

Les équations SQG (ou QG) nous permettent d'exprimer tous les ordres de grandeur des variables du système en fonction de R_o , L et les paramètres fixes du tableau 3.1. Ces relations sont récapitulées dans le tableau 3.2. L'échelle U de la vitesse horizontale est calculée à partir de la définition du nombre de Rossby. On en déduit l'échelle de la fonction de courant Ψ et de la vorticité relative χ . L'équation 3.14 permet de calculer la dimension de la profondeur H . On retrouve $L = L_d = NH/f_0$ qui était une hypothèse de départ. L'échelle de l'anomalie de densité σ est calculée à partir de l'équation 3.15 dont on tire celle de l'anomalie de température Θ grâce à la relation $\sigma = \alpha\Theta$. Enfin, l'échelle de la vitesse verticale W vient de l'équation 3.6.

| Symbole | Description | Relation | Valeur | Unité |
|---------------|-------------------------|---|-------------|-----------------------------|
| U | Vitesse horizontale | $U = R_o f_0 L$ | 2.1875 | $m.s^{-1}$ |
| W | Vitesse verticale | $W = R_o^2 f_0^2 L/N$ | 302.4 | $m.jour^{-1}$ |
| H | Profondeur | $H = f_0 L/N$ | 5000 | m |
| σ | Anomalie de densité | $\sigma = \rho_0 R_o f_0 L N/g$ | 0.98 | $kg.m^{-3}$ |
| \mathcal{P} | Anomalie de pression | $\mathcal{P} = \rho_0 R_o f_0^2 L^2$ | $4.78.10^4$ | $kg.m^{-1}.s^{-2}$ (Newton) |
| Θ | Anomalie de température | $\Theta = \rho_0 R_o f_0 L N/(g\alpha)$ | 3.9 | $^{\circ}C$ |
| Ψ | Fonction de courant | $\Psi = R_o f_0 L^2$ | $6.8.10^5$ | $m^2.s^{-1}$ |
| χ | Vorticité relative | $\chi = R_o f_0$ | 7.10^{-6} | s^{-1} |

TABLE 3.2 – Ordres de grandeur des différentes variables du modèle SQG déduites à partir de R_o et L

Avec ces relations entre échelles dimensionnantes, il nous suffit de fixer la valeur de L et du nombre de Rossby pour en déduire tous les autres échelles des variables du système SQG.

Sous ces conditions, les équations SQG ont donc la forme adimensionnelle suivante :

$$\tilde{\nabla}^2 \tilde{\psi} + \partial_z^2 \tilde{\psi} = 0 \quad (3.25)$$

$$\tilde{\rho}_s = -\partial_z \tilde{\psi}|_{z=0} \quad (3.26)$$

$$\partial_t \tilde{\rho}_s + \tilde{J}(\tilde{\psi}, \tilde{\rho}_s) = 0 \quad (3.27)$$

Notre modèle SQG est un modèle pseudo-spectral, l'équation hydrostatique de surface 3.15 est donc très simple. Soit $\tilde{\psi}$ et $\tilde{\rho}_s$ respectivement la fonction de courant et la densité dans l'espace spectral et adimensionnel. On a :

$$-k\tilde{\psi}(k) = \tilde{\rho}_s(k) \quad (3.28)$$

A partir de l'anomalie densité de surface, on déduit toute la circulation en surface.

3.2.3 Energétique de la dynamique turbulente SQG

3.2.3.1 Invariants

Le système SQG est fortement non-linéaire. Ses solutions peuvent être décomposées en séries de Fourier. Ce sont des sommes de fonctions caractéristiques d'une échelle spatiale donnée. Du fait des équations non-linéaires, ces fonctions interagissent entre elles pour former d'autres échelles spatiales. Certaines structures peuvent donc subir une cascade vers de plus ou moins grandes échelles. Ces transferts éventuels d'énergie entre les différentes échelles spatiales du mouvement peuvent être caractérisés par des invariants que nous allons calculer dans ce paragraphe. Ces invariants sont des grandeurs intégrées sur tout le domaine et invariantes dans le temps.

Les transferts d'énergie, selon leur sens, sont appelés "cascade directe" lorsqu'ils s'effectuent vers les petites échelles ou "cascade inverse" lorsqu'ils s'effectuent vers les grandes échelles.

Dans ce paragraphe, nous considérerons des grandeurs adimensionnées pour la simple raison que nous nous intéressons à l'évolution temporelle des invariants et aux pentes de leur spectre. L'amplitude des grandeurs n'est pas primordiale ici. Pour simplifier les notations, nous omettrons le symbole 'tilde' pour caractériser les variables adimensionnées.

Le premier invariant est calculé à partir de l'équation de conservation de la densité de surface adimensionnelle (équation 3.27) en la multipliant par ρ_s et en intégrant ensuite sur tout le domaine.

$$\iint \rho_s(\partial_t \rho_s + J(\psi, \rho_s)) dx dy = 0$$

On a donc :

$$\iint \frac{1}{2} \partial_t \rho_s^2 dx dy + \iint \rho_s J(\psi, \rho_s) dx dy = 0$$

Le deuxième terme de cette dernière équation est nul en raison de l'égalité suivante :

$$\iint AJ(B, C)dxdy = \iint -BJ(A, C)dxdy = \iint -CJ(B, A)dxdy$$

On a donc l'invariant ζ défini tel que :

$$\frac{d\zeta}{dt} = 0, \quad \zeta = \frac{1}{2} \iint \rho_s^2 dxdy \quad (3.29)$$

Cet invariant est l'énergie potentielle de surface. Cette énergie est égale à l'énergie cinétique de surface d'après le théorème de Parseval et l'égalité 3.19 de la théorie SQG qui suppose la vorticité potentielle nulle. En effet, l'énergie cinétique de surface est égale à :

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \iint |u|^2 + |v|^2 dxdy &= \frac{1}{2} \iint |\partial_x \psi|^2 + |\partial_y \psi|^2 dxdy \\ &= \frac{1}{2} \iint |k_x \hat{\psi}|^2 + |k_y \hat{\psi}|^2 dk_x dk_y \\ &= \frac{1}{2} \iint |k \hat{\psi}|^2 dk_x dk_y \\ &= \frac{1}{2} \iint |\partial_z \psi|^2 dxdy \\ &= \frac{1}{2} \iint |\rho(x, y)|^2 dxdy \end{aligned}$$

Il y a équipartition de l'énergie de surface entre l'énergie potentielle et l'énergie cinétique. Cette égalité est valable à chaque profondeur et en particulier en surface.

Le deuxième invariant est calculé en intégrant le produit ψQ sur le volume de notre bassin (equation 3.25 multipliée par la fonction de courant adimensionnelle). Ce produit est nul puisque par définition la vorticité potentielle est nulle dans la dynamique SQG.

$$\begin{aligned} \iiint \psi Q dxdydz &= 0 \\ \iiint \psi \partial_x^2 \psi dxdydz + \iiint \psi \partial_y^2 \psi dxdydz + \iiint \psi \partial_z^2 \psi dxdydz &= 0 \end{aligned}$$

On intègre par partie chaque terme de l'équation par rapport à une dimension :

$$\begin{aligned} \iint \left([\psi \partial_x \psi]_x - \int (\partial_x \psi)^2 dx \right) dydz &+ \iint \left([\psi \partial_y \psi]_y - \int (\partial_y \psi)^2 dy \right) dx dz \\ &+ \iint \left([\psi \partial_z \psi]_z - \int (\partial_z \psi)^2 dz \right) dxdy = 0 \end{aligned}$$

Comme notre domaine est doublement périodique, les termes $[\psi\partial_x\psi]_x$ et $[\psi\partial_y\psi]_y$ sont nuls. La somme $\iiint (\partial_x\psi)^2 + (\partial_y\psi)^2 + (\partial_z\psi)^2 dx dy dz$ est égale au double de l'énergie totale tridimensionnelle du système E_t . Il nous reste donc :

$$2E_t - \iint [\psi\partial_z\psi]_{z=-\infty}^{z=0} dx dy = 0$$

Or, $\psi\partial_z\psi|_{z=-\infty} = 0$ car la dynamique SQG décroît exponentiellement avec la profondeur et $\psi\partial_z\psi|_{z=0} = -\psi\rho_s$ d'après l'équation 3.13. On a donc finalement :

$$\iint -\psi\rho_s dx dy = 2E_t \quad (3.30)$$

L'énergie tridimensionnelle du système est proportionnelle à l'intégrale sur la surface horizontale de la quantité $\psi\rho_s$. Dans un système non forcé ni dissipé, l'énergie tridimensionnelle est conservée dans le temps. Notre deuxième invariant γ est donc :

$$\frac{d\gamma}{dt} = 0, \quad \gamma = \frac{1}{2} \iint -\psi\rho_s dx dy \quad (3.31)$$

Cet invariant représente l'énergie totale tridimensionnelle du système.

Dans l'espace spectral, les deux invariants peuvent s'écrire avec k , le nombre d'onde scalaire :

$$\gamma = \int \hat{\gamma}(k) dk \quad (3.32)$$

$$\zeta = \int \hat{\zeta}(k) dk = \int k\hat{\gamma}(k) dk \quad (3.33)$$

La configuration SQG que nous avons adoptée est forcée/dissipée. Si en moyenne, l'énergie apportée au système par le forçage est égale à l'énergie dissipée par les différents filtres, les quantités ζ et γ sont conservées en moyenne dans le temps.

3.2.3.2 Cascades d'énergie en SQG

Grâce aux interactions non-linéaires entre les solutions des équations du mouvement, un transfert d'énergie peut s'opérer entre les différentes échelles spatiales du système. Pour estimer ce transfert, on fait l'hypothèse que l'énergie est injectée dans le système à flux constant et que le transfert d'énergie se fait de proche en proche (hypothèse de localité).

On considère le spectre d'énergie potentielle de surface qui est aussi le spectre d'énergie cinétique de surface comme on l'a montré précédemment.

3.2.3.2.1 Cascade d'énergie potentielle de surface

L'énergie cinétique ou potentielle par unité de volume, E , est définie telle que $\zeta = \iint E dx dy = \frac{1}{2} \iint u^2 + v^2 dx dy$. Sa dimension est donnée par : $[E] = [u^2] = [k^2 \psi^2] = m^2 \cdot s^{-2}$. Le spectre d'énergie est défini à partir de l'énergie surfacique : $\zeta = \int \hat{\zeta}(k) dk$. C'est une énergie par unité de nombre d'onde. Les unités de ces différentes grandeurs sont récapitulées dans le tableau 3.3.

| Quantité | Dimension | Unité |
|---------------------------------|-----------|--------------------|
| Energie par unité de masse, E | U^2 | $m^2 \cdot s^{-2}$ |
| Energie de surface, ζ | $[E]L^2$ | $m^4 \cdot s^{-2}$ |
| Spectre d'énergie $\hat{\zeta}$ | $[E]L$ | $m^3 \cdot s^{-2}$ |
| Flux d'énergie ϵ | $[E]/T$ | $m^2 \cdot s^{-3}$ |

TABLE 3.3 – Récapitulatif des dimensions et unités des différentes grandeurs permettant de déterminer la pente du spectre d'énergie potentielle (ou cinétique) de surface

On définit τ le temps de retournement des tourbillons à l'échelle k à l'aide du spectre d'énergie.

$$\tau(k) = (k^3 \hat{\zeta}(k))^{-1/2}$$

L'hypothèse de localité implique que le flux d'énergie au niveau du spectre est égal au taux d'injection d'énergie (forçage à une échelle donnée) et au taux de dissipation de cette énergie au bout de la cascade. Ce flux d'énergie ϵ est une énergie par unité de temps et est estimé grâce à des considérations dimensionnelles (tableau 3.3) :

$$\epsilon = \frac{k \hat{\zeta}(k)}{\tau(k)}$$

Ceci implique que dimensionnellement, on obtienne :

$$\hat{\zeta}(k) \propto \epsilon^{2/3} k^{-5/3} \quad (3.34)$$

La pente sur le spectre d'énergie potentielle de surface due à la cascade de cette même énergie est donc de $-5/3$ en échelle logarithmique.

3.2.3.2 Cascade d'énergie totale tridimensionnelle

L'énergie totale tridimensionnelle, notée Γ , est définie telle que $\gamma = \iint \Gamma dx dy = \iint \psi \rho_s dx dy$. Sa dimension est donnée par : $[\Gamma] = [k\psi^2] = m^3 \cdot s^{-2}$. Le spectre de γ est défini à partir de l'énergie volumique γ : $\gamma = \int \hat{\gamma}(k) dk$. Les unités de ces différentes grandeurs sont récapitulées dans le tableau 3.4.

| Quantité | Dimension | Unité |
|--|--------------------------|--------------------|
| Energie par unité de volume intégrée selon z, Γ | $U^2 L$ | $m^3 \cdot s^{-2}$ |
| Energie totale tridimensionnelle, γ | $[\Gamma] L^2 = [E] L^3$ | $m^5 \cdot s^{-2}$ |
| Spectre d'énergie $\hat{\gamma}$ | $[\Gamma] L$ | $m^4 \cdot s^{-2}$ |
| Flux d'énergie totale η | $[E]/T$ | $m^2 \cdot s^{-3}$ |

TABLE 3.4 – Récapitulatif des dimensions et unités des différentes grandeurs permettant de déterminer la pente du spectre d'énergie totale tridimensionnelle

Cette fois, on définit η , le flux associé au deuxième invariant (l'énergie totale). Il a pour dimension : $[\eta] = [\Gamma]/T = m^3 \cdot s^{-3}$

$$\eta = \frac{\hat{\zeta}(k)}{\tau(k)}$$

Comme précédemment, on a $\tau(k) = (k^3 \hat{\zeta}(k))^{-1/2}$. Ceci implique que dimensionnellement, on obtienne :

$$\hat{\zeta}(k) \propto \eta^{2/3} k^{-1} \quad (3.35)$$

La pente sur le spectre d'énergie potentielle de surface due à la cascade d'énergie totale est donc de -1 en échelle logarithmique.

3.2.3.3 Sens des cascades en SQG

Pour déterminer le sens des cascades associées aux deux invariants, on utilise la méthode des triades (Vallis, 2006; Lesieur, 2008). En effet, du fait des interactions non-linéaires, l'énergie qui se trouve initialement au nombre d'onde k_0 peut être transférée sur les nombres d'onde k_1 et k_2 un intervalle de temps Δt plus tard. Comme l'énergie totale et

l'énergie potentielle de surface sont conservées, on a dans l'espace spectral :

$$\begin{aligned}\hat{\gamma}_0 &= \hat{\gamma}_1 + \hat{\gamma}_2 \\ k_0 \hat{\gamma}_0 &= k_1 \hat{\gamma}_1 + k_2 \hat{\gamma}_2\end{aligned}$$

On suppose, pour simplifier, que les transferts se sont effectués de k_0 vers un nombre d'onde inférieur $k_1 = k_0/2$ et vers un nombre d'onde supérieur $k_2 = 2k_0$. On en déduit les rapports suivants :

$$\begin{aligned}\frac{\hat{\gamma}_1}{\hat{\gamma}_2} &= \frac{k_2 - k_0}{k_0 - k_1} = 2 \\ \frac{\hat{\zeta}_1}{\hat{\zeta}_2} &= \frac{k_1 \hat{\gamma}_1}{k_2 \hat{\gamma}_2} = \frac{k_1 k_2 - k_0}{k_2 k_0 - k_1} = \frac{1}{2}\end{aligned}\tag{3.36}$$

Ces deux rapports montrent que l'énergie totale se propage vers les grandes échelles et l'énergie potentielle de surface se propage vers les petites échelles. Il y a donc une cascade directe d'énergie potentielle de surface $\hat{\zeta}$ et une cascade inverse d'énergie totale $\hat{\gamma}$.

3.2.3.4 Analogie avec les cascades d'énergie cinétique et d'entrophie en turbulence 2D

On peut faire l'analogie entre les invariants trouvés dans la théorie de la turbulence bidimensionnelle (Vallis, 2006; Lesieur, 2008) et ceux de la dynamique SQG. En effet, dans la théorie de la turbulence bidimensionnelle comme dans la théorie SQG, une grandeur est conservée le long de l'écoulement : la vorticit  relative $\xi = \nabla^2 \psi$. Les relations spectrales entre grandeur conserv e et fonction de courant sont  galement tr s similaire :

$$\hat{\rho}_s = -k\hat{\psi} \text{ and } \hat{\xi} = -k^2\hat{\psi}$$

En multipliant l' quation de conservation de la vorticit  relative par ψ d'une part et ξ d'autre part, on obtient  galement deux invariants : l' nergie cin tique \mathcal{E} et l'entrophie \mathcal{Z} (d finie comme le carr  de la vorticit  relative) :

$$\mathcal{E} = \frac{1}{2} \iint (\partial_x \psi)^2 + (\partial_y \psi)^2 dx dy \tag{3.37}$$

$$\mathcal{Z} = \frac{1}{2} \iint (\nabla^2 \psi)^2 dx dy \tag{3.38}$$

Dans l'espace spectral, cela donne avec k le nombre d'onde scalaire tel que $k^2 = k_x^2 + k_y^2$

$$\mathcal{E} = \int \hat{\mathcal{E}}(k) dk \quad (3.39)$$

$$\mathcal{Z} = \int \hat{\mathcal{Z}}(k) dk = \int k^2 \hat{\mathcal{E}}(k) dk \quad (3.40)$$

L'invariant \mathcal{E} en 2D Euler, qui représente l'énergie cinétique, peut être associé à l'invariant γ en SQG, qui représente l'énergie totale tridimensionnelle. L'invariant \mathcal{Z} en 2D Euler, qui représente l'énstrophie, peut être associé à l'invariant ζ en SQG, qui représente l'énergie potentielle de surface.

Il y a de même une cascade inverse d'énergie cinétique et une cascade directe d'énstrophie.

Pierrehumbert et al. (1994) a unifié ces deux théories (SQG et 2D Euler) en définissant une variable V conservée le long de l'écoulement géostrophique. Il montre que pour chacune des théories, on peut écrire une équation dans l'espace spectral de la forme :

$$\hat{\psi}(k_x, k_y) = -k^{-\alpha} \hat{V}(k_x, k_y) \quad (3.41)$$

Avec $k = \sqrt{k_x^2 + k_y^2}$ et α est un entier qui dépend de la théorie considérée. Pour la théorie SQG, $\alpha = 1$ et $V = \rho_s$ (voir l'équation 3.28). Pour la théorie 2D Euler, $\alpha = 2$ et $V = \xi = \nabla^2 \psi$.

3.2.4 Configuration adoptée

3.2.4.1 Aspects numériques

Le domaine considéré pour les simulations de notre modèle SQG est une grille régulière doublement périodique. Les structures qui 'sortent' du domaine par l'une des frontières, y rentrent à nouveau par la frontière opposée. Les simulations sont effectuées sur une grille de 512 points par 512. Cela représente un domaine de 1963 km par 1963 km avec une résolution spatiale de 3.8 km compte-tenu de l'échelle de longueur L considérée et du caractère doublement périodique du domaine. En effet, la longueur totale \mathcal{L} du domaine est donnée par $\mathcal{L} = 2\pi L = 1963 \text{ km}$.

On utilise un code pseudo-spectral. En pratique, toutes les dérivées sont effectuées dans l'espace spectral car elles correspondent à une simple multiplication point à point et on retourne sur la grille spatiale pour effectuer les multiplications classiques. On passe de

l'un des espaces à l'autre par des transformées de Fourier directes ou inverses. On utilise la bibliothèque fortran libfftw3_dbl.a qui fournit les fonctions *Spec2grid* et *Grid2spec* pour passer de l'espace spectral à la grille et inversement.

Le schéma numérique utilisé est un schéma Leap-Frog. Il est appliqué à l'anomalie de densité dans l'espace spectral de la manière suivante :

$$\hat{\rho}_s^{n+1} = \hat{\rho}_s^{n-1} + 2dt\hat{R}^n \quad (3.42)$$

où dt est le pas de temps, \hat{R}^n est l'ensemble des termes qui induisent l'évolution temporelle de l'anomalie de densité entre l'instant n et l'instant $n + 1$.

3.2.4.2 Forçage-Filtrage

Notre objectif est d'avoir une simulation SQG statistiquement équilibrée où forçage et dissipation se compensent. Ainsi, la simulation est stable énergétiquement. Cet équilibre est atteint lorsque les spectres de l'énergie potentielle de surface et de l'énergie totale sont statistiquement invariants.

Comme nous l'avons montré précédemment, la dynamique SQG par nature induit une cascade de l'énergie totale vers les grandes échelles (cascade inverse) et une cascade de l'énergie potentielle de surface vers les petites échelles (cascade directe). Pour compenser ces deux cascades et avoir des spectres d'énergie totale et d'énergie potentielle de surface conservés dans le temps, on applique simultanément un filtre aux fines échelles, un filtre aux grandes échelles et un forçage aléatoire intermédiaire. Le filtre aux petites échelles a deux fonctions. Il permet d'une part de dissiper l'accumulation d'énergie potentielle de surface aux petites échelles et d'autre part, d'empêcher le repliement de spectre (aliasing). Le filtre aux grandes échelles, quant à lui, empêche la formation de structures tourbillonnaires de la taille du bassin.

Un terme de dissipation D est ajouté dans l'équation de la densité de la manière suivante dans l'espace spectral :

$$\partial_t \hat{\rho}_s = \hat{R} + D\hat{\rho}_s$$

Avec R le membre de droite de l'équation d'évolution temporelle de la densité. Il contient l'advection horizontale $-J(\psi, \rho_s)$ et le terme de forçage. D représente les deux filtres décrits plus haut. Il est appliqué de manière implicite dans le schéma numérique Leap-

Frog :

$$\frac{\hat{\rho}_s^{n+1} - \hat{\rho}_s^{n-1}}{2\delta t} = \hat{R}^n + D\hat{\rho}_s^{n+1}$$

Ce qui donne :

$$\hat{\rho}_s^{n+1} = \frac{2\delta t \hat{R}^n + \hat{\rho}_s^{n-1}}{1 - 2\delta t D}$$

Si l'on pose $F = (1 - 2\delta t D)^{-1}$, on a :

$$\hat{\rho}_s^{n+1} = F(2\delta t \hat{R}^n + \hat{\rho}_s^{n-1}) \quad (3.43)$$

Pratiquement, on ne définit pas le filtre D mais directement F que l'on applique juste après le schéma numérique Leap-Frog dans l'espace spectral. On ajoute à ce filtre une partie anti-aliasing qui supprime la densité aux plus fines échelles qui s'écrit sous la forme $F = 0$ pour $k > \sqrt{8/9}k_{max}$. Ainsi, on satisfait au théorème de Shannon qui dit que le nombre d'onde d'échantillonnage, k_e , du domaine doit être supérieur au double du nombre d'onde maximal. Dans notre cas, $k_{max} = 255$ et $k_e = 512$.

Dans notre cas, nous définissons deux filtres de type F : un qui va couper les grandes échelles et un qui va couper les petites échelles. Le premier est un filtre "exponential cutoff" d'ordre 6 décrit par Smith et al. (2002). Le second est un filtre hypovisqueux d'ordre -4.

Pour compenser la perte d'énergie induite par ces deux filtres, un forçage $\hat{\mathcal{F}}$ aléatoire en phase mais déterministe en amplitude (Smith et al., 2002) est appliqué entre les nombres d'ondes $k_{min} = 5$ et $k_{max} = 7$ à mésoéchelle. Ce forçage, appliqué dans l'espace spectral, est de la forme :

$$\begin{aligned} \hat{\mathcal{F}}^n &= \lambda \hat{\mathcal{F}}^{n-1} + \alpha \sqrt{1 - \lambda^2} \exp(2i\pi.Rand), \text{ si } k_{min} < k < k_{max} \\ \hat{\mathcal{F}}^n &= 0, \text{ ailleurs} \end{aligned} \quad (3.44)$$

Avec λ , un coefficient de corrélation ($\lambda = 0.5$), α , l'amplitude du forçage ($\alpha = 0.018 \text{ kg.m}^{-3}.\text{jour}^{-1}$) et $Rand$ est un nombre aléatoire entre 0 et 1.

Avec cette configuration numérique, on obtient une simulation forcée/dissipée équilibrée dans le temps permettant d'étudier l'évolution d'un écosystème phytoplanctonique à l'équilibre statistique soumis à un environnement dynamique turbulent maintenu dans le temps (autant d'un point de vue énergétique que d'un point de vue de la taille des structures dynamiques).

3.2.4.3 Equations des traceurs

Dans notre étude, nous voulons comprendre l'effet d'une dynamique turbulente pleinement développée sur la compétition entre deux espèces de phytoplancton. Pour cela, nous adoptons une configuration à deux couches du modèle SQG. La couche de surface représente la couche euphotique, de profondeur $h = 100 \text{ m}$ qui est séparée de la couche du fond par une nitracline. Dans cette couche, on considère uniquement les valeurs moyennées sur la verticale des différentes variables biologiques afin de s'affranchir de la dimension verticale. Dans le plan horizontal, les variables biologiques sont advectées par l'écoulement géostrophique non-divergent. La lumière est constante ($I = 10 \text{ W.m}^{-2}$) dans la couche de surface. Ainsi, on peut se focaliser sur la compétition entre deux phytoplanctons sur une seule ressource limitante : les nutriments. Les traceurs biologiques sont initialisés à des concentrations faibles et uniformes sur tout le domaine dans la couche de surface. La couche profonde, quant à elle, constitue un réservoir profond de nutriments. Toutes les variables biologiques sont maintenues à une concentration nulle sauf les nutriments qui ont une concentration $N_{DL} = 5 \text{ mmol N.m}^{-3}$.

Les équations des traceurs biologiques sont les suivantes :

$$\frac{\partial N}{\partial t} + J(\psi, N) = \tau D - \alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} P_1 - \alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} P_2 - \frac{N - N_{DL}}{h} w^+ \quad (3.45)$$

$$\frac{\partial P_1}{\partial t} + J(\psi, P_1) = \left(\alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} - m_p \right) P_1 - g \frac{P_1}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (3.46)$$

$$\frac{\partial P_2}{\partial t} + J(\psi, P_2) = \left(\alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} - m_p \right) P_2 - g \frac{P_2}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (3.47)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} + J(\psi, Z) = \left[g\beta \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} - \varepsilon \right] Z \quad (3.48)$$

$$\frac{\partial D}{\partial t} + J(\psi, D) = \left[g(1 - \beta) \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} \right] Z + m_p(P_1 + P_2) + \varepsilon Z - \tau D - V_s D \quad (3.49)$$

Avec $w^+ = \max(w(-h), 0)$, $\alpha_1 = \mu_1(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I1}}))$ et $\alpha_2 = \mu_2(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I2}}))$.

Le modèle d'écosystème dont on reconnaît les différents termes est intégré au modèle SQG par l'intermédiaire du terme d'advection horizontale se trouvant dans le membre de gauche de chacune des équations. On rajoute un terme d'injection verticale de nutriments et un terme de sédimentation des détritux.

Le terme d'injection verticale de nutriments $-w^+ \frac{N - N_{DL}}{h}$ est déterminé en intégrant

l'équation des traceurs entre 0 et $-h$ (Flierl and Davis, 1993). L'équation des traceurs à une profondeur donnée s'écrit de la manière suivante :

$$\partial_t N + u\partial_x N + v\partial_y N + w\partial_z N = B(N) \quad (3.50)$$

Avec N , la concentration de nutriments et $B(N)$, le terme de variation de la concentration du traceur due au modèle d'écosystème. On intègre chacun des termes entre 0 et $-h$, h étant la profondeur de la nitracline. Comme h est indépendant du temps, on a $\int_{-h}^0 \partial_t N dz = h\partial_t \bar{N}$ avec $\bar{N} = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 N dz$. On pose $N = \bar{N} + N'$ et on a $\int_{-h}^0 N' dz = 0$.

$$\begin{aligned} \int_{-h}^0 (\mathbf{u}\nabla N + w\partial_z N) dz &= \int_{-h}^0 (\partial_x(uN) + \partial_y(vN) + \partial_z(wN)) dz \\ &= \nabla \int_{-h}^0 \mathbf{u}(\bar{N} + N') dz + w(0)N(0) - w(-h)N(-h) \\ &= \bar{N}\nabla \int_{-h}^0 \mathbf{u} dz + \int_{-h}^0 \mathbf{u} dz \nabla \bar{N} + \nabla \int_{-h}^0 (\bar{\mathbf{u}} + \mathbf{u}') N' dz - w(-h)N(-h) \\ &= \bar{N}w(-h) + h\bar{\mathbf{u}}\nabla \bar{N} + \nabla \int_{-h}^0 \mathbf{u}' N' dz - w(-h)N(-h) \end{aligned}$$

Dans ce calcul, le terme $\int_{-h}^0 \bar{\mathbf{u}} N' dz$ est nul par définition de N' . De plus, on a utilisé $w(0) = 0$ du fait de l'hypothèse du toit rigide. $w(-h)$ est la vitesse agéostrophique au niveau de la nitracline. On peut également négliger le terme $\nabla \int_{-h}^0 \mathbf{u}' N' dz$ qui est d'ordre 2. On obtient donc l'équation intégrée des traceurs :

$$\partial_t \bar{N} + \bar{\mathbf{u}}\nabla \bar{N} = \bar{B}(N) - \frac{1}{h} (\bar{N} - N(-h)) w(-h) \quad (3.51)$$

On fait enfin l'hypothèse que $\bar{B}(N) = B(\bar{N})$ et on prend $N(-h) = N_{DL}$. Dans l'équation 3.51, si $w > 0$, il y a injection de nutriments dans la couche de surface jusqu'à ce que $N = N_{DL}$. Lorsque N devient supérieur à N_{DL} , le terme $-\frac{1}{h} (\bar{N} - N(-h)) w(-h)$ agit en sens inverse pour ramener la concentration N à N_{DL} (c'est comme une force élastique). Si $w < 0$, le terme n'a pas d'effet car on impose que la concentration N_{DL} dans la couche profonde soit constante. C'est comme si N_{DL} s'équilibrait instantanément à la valeur dans la couche de surface (couche euphotique) (Flierl and Davis, 1993). On ne considère donc que le cas $w > 0$ et on définit $w^+ = \max(w(-h), 0)$ dans l'équation 3.51. On a une asymétrie entre les upwellings et downwellings locaux en ce qui concerne leur impact sur la concentration de traceur (Flierl and Davis, 1993). Ainsi, si l'on s'affranchit

du symbole “ $\bar{\cdot}$ ” pour désigner la moyenne dans la couche, l’équation 3.51 correspond bien à l’équation 3.45. Au niveau des autres traceurs biologiques dans les équations 3.46 à 3.49, les injections dans la couche mélangée sont impossibles puisqu’il n’y aucune matière organique dans la couche profonde. Aucun terme d’injection verticale n’est donc rajouté à ces équations. Un tel terme, similaire à celui des nutriments dans l’équation 3.45 entraînerait une dilution des propriétés dans la couche de surface c’est-à-dire à une sorte d’export vers le fond. Dans notre configuration, l’export de matière organique vers la couche profonde est assuré par un terme de sédimentation $V_s D$ dans l’équation 3.49. Ceci permet de compenser les injections de nutriments dans la couche de surface. Celles-ci sont constantes en moyenne du fait de l’équilibre statistique. Ainsi la matière azotée dans la couche de surface est constante en moyenne. La reminéralisation des détritiques exportés dans la couche du fond est instantanée.

3.2.5 Limitations du modèle

Le modèle SQG est capable de reproduire le phénomène de frontogénèse. De plus, sa simplicité permet de descendre à une résolution suffisamment fine pour observer la frontogénèse. Néanmoins, compte-tenu des approximations consenties pour simplifier le modèle, la dynamique SQG a certaines limites. Tout d’abord, il y a une symétrie complète entre cyclones et anticyclones ou entre filaments de vorticit  positive et n gative. En effet, il y a autant d’injections verticales dans les cyclones que dans les anticyclones. Cette sym trie vient du fait que l’on ne consid re que l’advection des quantit s g ostrophiques par les vitesses g ostrophiques. Si l’on prenait en compte l’advection par les vitesses ag ostrophiques des quantit s g ostrophiques, on pourrait r tablir l’asym trie cyclone-anticyclone. C’est ce qu’a fait Hakim et al. (2002) dans son mod le SQG+1 qui reproduit l’asym trie cyclone-anticyclone dans la tropopause.

Ensuite, lorsqu’on augmente la r solution, les filaments deviennent plus fins et plus  tir s. Or, la vorticit  augmente   mesure que le filament s’affine (Held et al., 1995). Lorsque la r solution est suffisante, la vorticit  relative ξ devient du m me ordre de grandeur que la vorticit  plan taire f_0 . Comme ξ est de dimension $R_0 f_0$ (cf tableau 3.2), cela correspond   un nombre de Rossby de l’ordre de 1 ce qui ne rentre plus dans les hypoth ses de la th orie SQG. Pour descendre   des r solutions plus fines, il faut consid rer des dynamiques plus

complexes de type semi-géostrophique ou équations primitives.

Enfin, notre configuration à deux couches, l'une active et l'autre passive, ne permet pas de s'intéresser à la distribution verticale des écosystèmes et d'étudier l'impact du gradient de lumière dans la colonne d'eau. Enfin, avec cette configuration, on omet la dynamique de la couche mélangée, qui, dans la réalité, est couplée à la dynamique tridimensionnelle advective et a une forte influence sur le développement et la structure des écosystèmes comme on l'a vu dans le chapitre 2.

3.3 Effects of Surface Quasi-Geostrophic turbulence on phytoplankton competition and coexistence

Publication soumise dans 'Journal of Marine Research'

3.3.1 Abstract

This paper aims at studying the competition between two mutually exclusive phytoplankton species in a fully-turbulent field consisting of interacting mesoscale and submesoscale structures. A simple NPPZD ecosystem model is embedded in a Surface Quasi-Geostrophic model which is able to reproduce frontogenesis and the associated nutrient vertical pump. The two phytoplankton species differ by their size and their affinity for nutrients. In this study, we rationalize the role played by eddies and filaments in the distribution of the two phytoplankton species. We show that the SQG dynamics are responsible for the coexistence of the two phytoplankton species on a single limiting resource at statistical steady state. In addition, we show that as a result of strong vertical injections, filaments contain 64% of the phytoplankton biomass. The two phytoplankton species coexist in filaments but the large phytoplankton is predominant. By contrast, this latter is completely excluded from eddy cores where only the small phytoplankton develops. Since eddies are coherent structures (unlike filaments) and since their edges are almost impermeable to horizontal transport, the large phytoplankton can barely enter eddies. Therefore, eddies are ecological niches which shelter the small phytoplankton. Finally we show that interactions between eddies such as eddy merger can favor the survival of phytoplankton species within eddies on long time scales in the ocean.

3.3.2 Introduction

The high diversity of phytoplankton species observed in the global ocean has been the subject of questioning among scientists for a few decades. Large numbers of species stably coexist in limited regions of the ocean. However plankton species live on a very limited number of resources, primarily solar energy and nutrients, and according to competitive exclusion principle (Hardin, 1960) only a few number of species (equal to the number of limiting resources) should survive. Thus the high phytoplankton diversity observed in reality appears contradictory with the competitive exclusion principle. This was defined as the ‘paradox of the plankton’ by Hutchinson (1961).

Three main solutions to the ‘paradox of the plankton’ have been put forward (Roy and Chattopadhyay, 2007). Firstly, the influence of external forcings on the ecosystem has been explored. In this case, a fluctuating environment causes the ecosystem to be always out of equilibrium and thus can favor one species at one time, and another species at another. This external forcing can be either purely temporal, such as meteorological forcing, or spatio-temporal, such as ocean dynamics. Secondly, the cause of phytoplankton coexistence can also be found inside the ecosystem itself. Huisman and Weissing (1999) and Huisman et al. (2006) showed that an ecosystem can display self-sustained oscillations and even chaos that allow the coexistence of many phytoplankton species. Lastly, predator-prey interactions are another explanation. Predators, switching from one prey to another, can control the more competitive species, leaving room for the others.

The ocean dynamics and in particular, mesoscale and associated submesoscale dynamics, have a tremendous effect on biological distribution and production. The ocean is filled all year round by interacting mesoscale eddies. Ubiquitous eddies can be seen in altimeter data (Le Traon and Morrow, 2001) or in the chlorophyll distribution via color satellite images (Williams and Follows, 2003). The ocean can therefore be represented at first order as a statistically stationary turbulent flow with mesoscale and submesoscale structures permanently forcing planktonic ecosystems. The major results concerning the effects of mesoscale and submesoscale dynamics, and in particular the vertical pump of nutrients, have been obtained during the last decade with numerical process studies (see

Klein and Lapeyre, 2009, for a review). Stirring processes were shown to be responsible for the phytoplankton patchiness (Abraham, 1998). At mesoscale, eddies were shown to account for 20 to 30% of vertical tracer injections (McGillicuddy et al., 2003). Recently it was proved that submesoscale structures were even stronger upwelling regions than eddies. They are therefore key potential sources of nutrients to surface layers. Lévy et al. (2001) showed a doubling of the primary production when submesoscale processes were taken into account, particularly on eddy edges. Martin et al. (2002) compared the effect of large versus small scale upwelling spots in a fully developed mesoscale turbulent field. They showed that primary production almost doubled when vertical pump of nutrients were at mesoscale for the same total rate of upwelling. Finally, Lapeyre and Klein (2006b) extended these results using a very fine-scale (Surface Quasi-geostrophic) model representing strongly interacting eddies and diagnosed that almost 50% of the vertical nutrient fluxes occurred in elongated filaments, well outside eddies, resulting from frontogenesis mechanisms. They also pointed out the importance of intermittent but very strong vertical nutrient fluxes into filamentary structures induced by eddy-eddy interactions during merging processes.

The strong impact of mesoscale and submesoscale motions and especially vertical velocities on phytoplankton production is partly explained by the inverse distribution of nutrients and light in the vertical dimension. Vertical velocities induce nutrient injections in the euphotic layer. As phytoplankton species have different affinities for light and nutrients, mesoscale and submesoscale dynamics are also expected to have a strong influence on the competition between phytoplankton species and on the competitive exclusion of some of them. Numerous studies based on in situ observations actually showed different species associations outside, at the periphery and inside eddies (Jeffrey and Hallegraeff, 1980; Vidussi et al., 2001; Sweeney et al., 2003; Vaillancourt et al., 2003) or at a mesoscale front and away from it (Claustre et al., 1994). Eddies may provide shelter for phytoplankton species. They are structures with long life spans in which some phytoplankton species can be isolated from exterior conditions (McGillicuddy et al., 1995). All these studies based on in situ data are very difficult to interpret because they result from the cumulative effects of fluctuating weather, ocean dynamics, etc. This is particularly true at mesoscale and submesoscale for which the sampling has not been sufficient yet

to resolve the biological spatio-temporal variability. Numerical modeling offers an alternative to disentangle the effects of the different physical mechanisms which constrain phytoplankton distribution.

In this context we address the general question of the influence of mesoscale and sub-mesoscale dynamics on the competition between phytoplankton species via numerical modeling. Bracco et al. (2000) and Pasquero et al. (2004) tackled this question with two phytoplankton species in competition in a fully turbulent mesoscale field at statistical steady state. They used a quasi-geostrophic model to represent the physical ocean dynamics. Concerning the ecosystem, one phytoplankton was more competitive than the other whatever external conditions of nutrient concentration. Pasquero et al. (2004) added vertical nutrient injections prescribed through a parameterization using the deformation field (Okubo-Weiss criterion). Both simulations lead to the disappearance of the less competitive species but this process was delayed in such a highly turbulent system. Eddies came out to have a shielding effect on the weakest phytoplankton species which was trapped and sheltered inside vortices. Further studies were undertaken with Primitive Equation (PE) models. Martin et al. (2001), Lima et al. (2002a) and Rivière and Pondaven (2006) studied the response of an ecosystem with two phytoplankton species to a baroclinically unstable zonal jet. These three studies used ecosystem models of different complexity and revealed that competition between phytoplankton species was strongly constrained by 3D dynamics. However they gave very different results on which species (large or small) dominates the other in the turbulent structures of the front. Primitive equation models take into account simultaneously the effects of light gradient, nutrient injections by vertical velocities and dynamics of the mixed layer. Because of the highly non-linear coupling of these mechanisms, the studies of Martin et al. (2001), Lima et al. (2002a) and Rivière and Pondaven (2006) eventually did not give a rationalization of the impact of mesoscale and submesoscale dynamics on the phytoplankton competition outcome.

All these results on competition between phytoplankton species motivate the two following questions : (1) Is coexistence between two phytoplankton species possible on one limiting resource in a fully-turbulent field involving mesoscale and submesoscale processes at statistical steady state? (2) Which dynamical processes govern phytoplankton com-

petition in the different dynamical structures such as eddies and filaments?

To explore these issues, we adopt a process study approach, using an SQG (Surface Quasi-Geostrophic) model (Lapeyre and Klein, 2006a) which is able to properly represent mesoscale and submesoscale processes involving horizontal stirring and coherent vertical velocities associated with frontogenesis (Klein and Lapeyre, 2009). This model was first proposed by Lesieur and Sadourny (1981) to explain phytoplankton spectra. This differs from studies based on QG equations which do not reproduce properly frontogenesis and the induced strong vertical velocities (Bracco et al., 2000; Pasquero et al., 2004). In addition, we use an NPPZD ecosystem model whose intrinsic dynamics were thoroughly studied (Perruche et al., 2010). Unlike the studies of Martin et al. (2001), Lima et al. (2002a) and Rivière and Pondaven (2006) who used a more realistic ocean dynamics, our purpose is to focus on the effect of one precise mechanism on phytoplankton competition : the three-dimensional dynamics of frontogenesis and the induced nutrient injections. In the following section, we will describe both the SQG model, the ecosystem model and the numerical settings. Then we will examine the distribution of two competing phytoplankton species in a fully turbulent field with interacting eddies and rationalize the key-processes responsible for this distribution. Last, we will sum up the main conclusions and show in what extent this study improves our knowledge of phytoplankton patchiness in terms of diversity.

3.3.3 Model description

3.3.3.1 Surface Quasi-Geostrophic dynamics

The Surface Quasi-Geostrophic (SQG) model describes a surface flow in geostrophic balance, with a small Rossby number over a stably stratified fluid. The density stratification is assumed uniform on average ; the density thus takes the form $\rho = \rho_0 + \bar{\rho}(z) + \rho'(x, y, z, t)$. SQG dynamics assume a Lagrangian advection of the surface density by the geostrophic flow. Here, we only consider the surface density anomaly $\rho_s = \rho'|_{z=0}$. The two-dimensional SQG system takes the form (Held et al., 1995) :

$$\frac{d\rho_s}{dt} = 0 \tag{3.52}$$

$$-\frac{f_o}{g}\rho_0\partial_z\psi|_{z=0} = \rho_s \quad (3.53)$$

where $d/dt = \partial_t + \mathbf{u}\cdot\nabla()$, $\mathbf{u} = (u, v)$ are the geostrophic velocities, ψ is the streamfunction, f_0 the Coriolis parameter and N , the Brunt-Vaisala frequency. The streamfunction ψ is related to the geostrophic velocities via $\mathbf{u} = (u, v) = (-\partial_y\psi, \partial_x\psi)$. The flow is extended vertically by assuming a zero potential vorticity Q in the interior.

$$Q = \nabla^2\psi + \partial_z\left(\frac{f_0^2}{N^2}\partial_z\psi\right) = 0, \quad z < 0 \quad (3.54)$$

In this system, when $N^2 = -\frac{g}{\rho_0}\frac{d\bar{\rho}}{dz}$ is a constant, the solution to equations 3.53 and 3.54 is $\psi(x, y, z, t) = \hat{\psi}(k, l, t)e^{i(kx+ly)+mz}$ and $\rho_s(x, y, t) = \hat{\rho}_s(k, l, t)e^{i(kx+ly)}$ for a monochromatic wave with $m = \frac{N}{f_0}|\mathbf{k}|$ and $|\mathbf{k}| = \sqrt{k^2+l^2}$. ψ decreases exponentially towards zero as $z \rightarrow -\infty$. The general solution is obtained by decomposition of the surface density in the spectral space where $\hat{\rho}_s(k, l, t)$ is the horizontal Fourier transform of $\rho_s(x, y, t)$. Using the hydrostatic balance (equation 3.53) leads to :

$$\psi = -\frac{g}{\rho_0 N} \sum_{\mathbf{k}} \frac{\hat{\rho}_s(k, l, t)}{|\mathbf{k}|} \exp(i(kx + ly) + \frac{N}{f_0}|\mathbf{k}|z) \quad (3.55)$$

$$\rho' = \sum_{\mathbf{k}} \hat{\rho}_s(k, l, t) \exp(i(kx + ly) + \frac{N}{f_0}|\mathbf{k}|z) \quad (3.56)$$

The ageostrophic vertical velocities are diagnosed from the equation of mass conservation :

$$w = -\frac{g}{\rho_0 N^2} (\partial_t \rho' + \mathbf{u}\cdot\nabla \rho') \quad (3.57)$$

As for two-dimensional turbulence, the unforced SQG system has two invariants. The first one ζ is obtained by multiplying equation 3.52 (surface density conservation) by ψ and integrating it over the surface of the domain :

$$\zeta = \frac{1}{2} \left(\frac{g}{N\rho_0} \right)^2 \iint \rho_s^2 dx dy \quad (3.58)$$

ζ represents the surface potential energy. The second one ε is obtained by integrating the product ψQ over the three-dimensional domain :

$$\varepsilon = -\frac{1}{2} \frac{g f_0}{N^2 \rho_0} \iint \psi \rho_s dx dy \quad (3.59)$$

ε represents the three-dimensional total energy. With similar arguments as in two-dimensional turbulence (triad interactions), it can be shown that the two invariants imply a dual

cascade : surface potential energy ζ is transferred towards small scales (direct cascade) whereas total energy ε is transferred towards large scale (inverse cascade) as discussed by Blumen (1978) and Capet et al. (2008).

The SQG model was chosen because it accurately reproduces the mesoscale and submesoscale processes of the first 500 meters of the water column (Lapeyre and Klein, 2006a; Klein et al., 2008). Small scale horizontal motions in SQG are much more energetic than in classical QG dynamics. Because surface density is horizontally strained by the eddies, small scale fronts are formed with high relative vorticity. This mechanism is related to frontogenesis as described by Hoskins (1982). The eddies are coherent structures associated with a long life span, whereas filaments are transient dynamical structures. The velocity field of vortex-dominated flows contains hyperbolic points characterized at the same time by contraction along a compression axis and by stretching along an extension axis. A patch of tracer initialized near a hyperbolic point, simultaneously stretches in one direction and contracts in another so that it results in an increasingly thinner filament, eventually aligned along the extension axis, which acts as a transport barrier (see Fig. 3 of Lehahn et al. (2007) for an illustration of the mechanism).

Here, to free ourselves from the dependency on z , we consider only two layers : a surface layer of constant depth and a dynamically inactive deep layer. In the surface layer, variables are averaged over depth. Physical initial conditions are provided by an SQG streamfunction field from the simulation of Lapeyre and Klein (2006b). The depth of the surface layer is set to $h = 100$ m.

Our numerical SQG simulation is run in a doubly-periodic domain with a spectral resolution of 512×512 and is adapted from the SQG model of Lapeyre and Klein (2006b). To properly represent the fully turbulent ocean dynamics, our simulation needs to reach a statistical steady state. For this purpose, one part of the large scale signal has to be filtered to compensate for the total energy inverse cascade. Similarly, one part of the small scale signal has to be filtered to compensate for the direct cascade of surface potential energy. So, classical low-pass and high-pass filters are used to damp the energy at the smallest and largest scales. The low-pass filter is an exponential cutoff filter of order 6 as described by Smith et al. (2002). The high-pass filter is a hypoviscosity filter (hyperviscosity with negative exponent) of order -4 treated implicitly. Simultaneously,

for the two invariants to be conserved on average in time, a forcing term has to be added. Therefore, the density field is forced at large scale with a random field (Smith et al., 2002) with wavenumbers ranging between 5 and 7 and of magnitude $0.018 \text{ kg.m}^{-3}.\text{day}^{-1}$ so that the surface potential energy and the total energy are statistically conserved. For seek of simplicity, density is considered to be proportional to temperature. From now on we will speak about temperature instead of density.

3.3.3.2 Ecosystem model

The ecosystem model is the model used by Perruche et al. (2010); it is a classical NPZD model with 5 biological variables, N, P_1, P_2, Z, D , which are, respectively, nutrients, small phytoplankton, large phytoplankton, zooplankton, and detritus. Each variable is quantified by its equivalent scalar nitrogen concentration (mmol N.m^{-3}). This model is based on the structure of classical NPZD models like those of Fasham et al. (1990), Denman and Pena (1999), Busenberg et al. (1990), Lima et al. (2002b) and Olson and Hood (1994). It is of intermediate complexity with two variables at the autotroph level allowing the study of phytoplankton competition. It is aimed at a pelagic and oligotrophic environment. The non-linear equations of this ecosystem model embedded in SQG dynamics are :

$$\frac{dN}{dt} = \tau D - \alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} P_1 - \alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} P_2 - \frac{N - N_{DL}}{h} w^+ \quad (3.60)$$

$$\frac{dP_1}{dt} = \left(\alpha_1 \frac{N}{K_{N1} + N} - m_p \right) P_1 - g \frac{P_1}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (3.61)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = \left(\alpha_2 \frac{N}{K_{N2} + N} - m_p \right) P_2 - g \frac{P_2}{K_Z + P_1 + P_2} Z \quad (3.62)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left[g \beta \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} - \varepsilon \right] Z \quad (3.63)$$

$$\frac{dD}{dt} = \left[g(1 - \beta) \frac{P_1 + P_2}{K_Z + P_1 + P_2} \right] Z + m_p(P_1 + P_2) + \varepsilon Z - \tau D - V_s D \quad (3.64)$$

with $w^+ = \max(w(-h), 0)$, $\alpha_1 = \mu_1(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I1}}))$ and $\alpha_2 = \mu_2(1 - \exp(\frac{-I}{K_{I2}}))$ where I is light intensity. Definitions and values of the parameters are given in Table 3.5. We let the reader refer to Perruche et al. (2010) for a complete discussion of the ecosystem model parameters.

The main motivation of this model choice is related to our process study approach. To address the question of the role of mesoscale and submesoscale dynamics on phytoplankton competition, we need to choose a simple biological set of equations for which exact

0-D intrinsic dynamics (when $u = v = w = V_s = 0$) is known as a dynamical system, and in which phytoplankton competition is possible. The plankton model used here is one of the simplest models of this kind. The two phytoplankton species (see Table 1) have different preferences for nutrients and light. P_1 is better adapted to low-nutrient and high-light conditions while P_2 is better adapted to high-nutrient and low-light conditions. The zooplankton species has fixed preferences for the two phytoplankton species. Thus, it has a mean control on the two species.

A full description of the biological system equilibria and their stability in the parameter space can be found in Perruche et al. (2010). We only give here the two main conclusions. First, the coexistence of the two species of phytoplankton is not possible at all in the parameter space in 0-D (when $u = v = w = V_s = 0$). The ecosystem reaches different equilibria with either P_1 or P_2 . Second, the ecosystem is particularly sensitive to the variations in light and total nitrogen (see their Fig. 3). Total nitrogen, that will be called C_0 in the following, is the sum of the five biological variables : $C_0 = N + P_1 + P_2 + Z + D$. In 0-D, total nitrogen C_0 is conserved along time, but it is strongly variable in an oceanic basin. Horizontally, nitrogen mater varies due to the combined advection and diffusion processes.

The five biological variables of equations 3.60 to 3.64 are considered as vertically averaged values over the surface layer which represents the euphotic layer ($h = 100$ m). Biological tracers are initialized in the surface layer to uniformly small values ($N_0 = 0$, $P_{10} = 0.1$, $P_{20} = 0.1$, $Z_0 = 0.1$ and $D_0 = 0$ in $mmol N.m^{-3}$). The deep layer corresponds to the deep ocean nutrient reservoir. It is supposed to be nutrient abundant with nutrient concentration N_{DL} maintained to a constant value of $5 mmol N.m^{-3}$. The other biological variables are set to zero in the deep layer. The interface between surface and deep layers is the nitracline.

The ecosystem model is embedded in SQG dynamics via the 2D Lagrangian derivative (left-hand side of equations 3.60 to 3.64). All biological variables are advected horizontally by the geostrophic flow. In addition, a nutrient injection term (last term of equation 3.60) is prescribed at the base of the surface layer as was done by Flierl and Davis (1993). Nutrients are advected upwards by ageostrophic vertical velocities at $z = -h$. Only the case $w > 0$ is considered because of the asymmetry between upwelling and

EFFECTS OF SURFACE QUASI-GEOSTROPHIC TURBULENCE ON PHYTOPLANKTON
COMPETITION AND COEXISTENCE

| Parameter | Value | Unit | Description |
|------------------------------|-------|-----------------|--|
| <i>Phytoplankton species</i> | | | |
| μ_1 | 1.9 | day^{-1} | Maximal P_1 growth rate |
| μ_2 | 1.5 | day^{-1} | Maximal P_2 growth rate |
| K_{N1} | 0.15 | $mmol N.m^{-3}$ | Half saturation constant of P_1 for nutrient uptake |
| K_{N2} | 0.6 | $mmol N.m^{-3}$ | Half saturation constant of P_2 for nutrient uptake |
| K_{I1} | 30 | $W.m^{-2}$ | P_1 affinity for light |
| K_{I2} | 5 | $W.m^{-2}$ | P_2 affinity for light |
| m_p | 0.045 | day^{-1} | Phytoplankton mortality rate |
| <i>Zooplankton</i> | | | |
| g | 1.5 | day^{-1} | Maximum ingestion rate |
| K_z | 1.4 | $mmol N.m^{-3}$ | Half saturation constant for ingestion |
| β | 0.2 | | Gross Growth Efficiency for P_1 and P_2 |
| ε | 0.06 | day^{-1} | Mortality rate |
| <i>Detritus</i> | | | |
| τ | 0.1 | day^{-1} | Specific remineralization rate |
| V_s | 0.24 | day^{-1} | Sedimentation speed |
| <i>Nutrients</i> | | | |
| N_{DL} | 5 | $mmol N.m^{-3}$ | Deep ocean nutrient concentration |

TABLE 3.5 – Ecosystem model parameters

downwelling : an upwelling can either enrich or dilute the nutrient concentration of the surface layer whereas a downwelling does not change the concentration in the surface layer. No downward flux of P_1 , P_2 , Z and D are considered. As a pseudo-spectral model is used, negative values of biological variables can appear due to the Fourier transform. In this case, they are set to zero and the mean value over the whole domain is maintained to its value before the forcing to zero. An exponential filter is also used for small-scale dissipation in the tracer equations (3.60 to 3.64). As mentioned before, the physical SQG model is brought towards statistical equilibrium. This implies that the magnitude of the nutrient pump is statistically conserved. To keep the concentration of nitrogen matter constant on average in the surface layer, the export of nitrogen matter from this layer is provided by the sedimentation term on detritus $V_s D$. For purposes of mass balance, this compensates the nutrient injections into the surface layer. The value of the sedimentation speed V_s is indicated in Table 3.5. It was estimated with the mean value of injection velocities into the surface layer and it is very close to the value chosen by Martin et al. (2002). Remineralization of detritus is supposed to be instantaneous when they enter the bottom layer.

Phytoplankton in the surface layer is submitted to a constant light intensity (set to $I = 10 \text{ W.m}^{-2}$). If we consider an absorption coefficient of 0.045 m^{-1} , which is close to the pure water absorption (no self-shading), the mean value $I = 10 \text{ W.m}^{-2}$ corresponds to a surface irradiance about 45 W.m^{-2} which is a mean value characteristic of regions near 50° N (mid to high latitudes) in winter.

This model configuration is aimed at studying competition between the two phytoplankton species in terms of segregation or coexistence in the physical space and especially in dynamical structures like eddies and filaments. We chose a very simple configuration with two layers to free ourselves from the vertical gradient of light. Thus, there is only one limiting resource (nutrients) and we can focus on the role of nutrient vertical pump and of horizontal advection on competition between two phytoplankton species.

3.3.4 Results

3.3.4.1 Physical fields

We run a 3-year long simulation. We first study the physical properties of this simulation. Fig. 3.2 shows total energy and surface potential energy. After a transient period of 200 days, these quantities are statistically balanced. All the statistics performed hereafter will concern the last two years of this simulation.

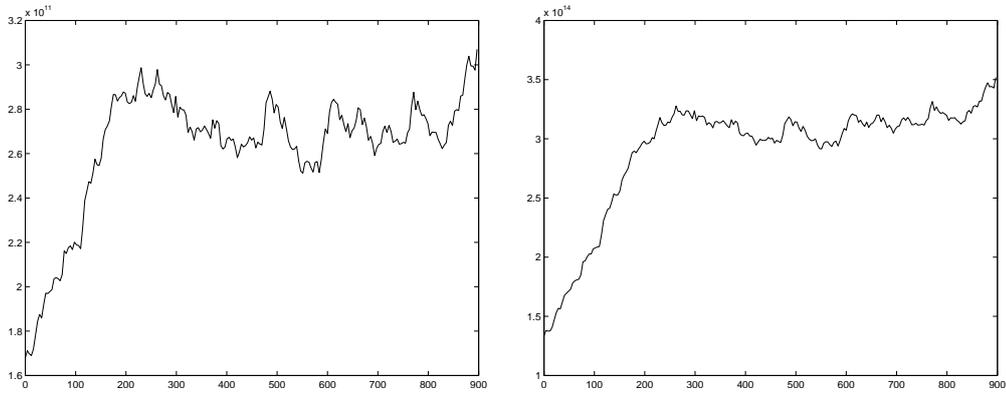


FIGURE 3.2 – (left) Surface potential energy ζ (unité : $m^4.s^{-2}$) as a function of time (days); (right) Total energy ε (unité : $m^5.s^{-2}$) as a function of time

Fig. 3.3 shows the temperature anomaly, the relative vorticity in the surface layer and the 100-m depth vertical velocity field after 2 years of simulation (day 722). This moment of the simulation was chosen for its representativity of the statistical steady state, both for the physical fields and for the biological ones. The temperature field in the surface layer (Fig. 3.3a) consists in interacting mesoscale eddies and displays, between them, quite weak small-scale temperature gradients. In the vorticity field (Fig. 3.3b) filaments are much thinner. Eddies, in the temperature field, are quite homogeneous whereas in the vorticity field they can be divided in a homogeneous eddy core and in curled filaments at their periphery. Vorticity has the same magnitude in eddies and filaments. The vertical velocity at 100 m depth (Fig. 3.3c) also involves small scales with thin filaments. The magnitude of vertical velocity is rather weak in eddy cores, it is stronger at the periphery and it is maximum in filaments between eddies. Most eddies (with elliptical shape) are associated with quadrupolar structures in vertical velocity field whereas filaments are associated with

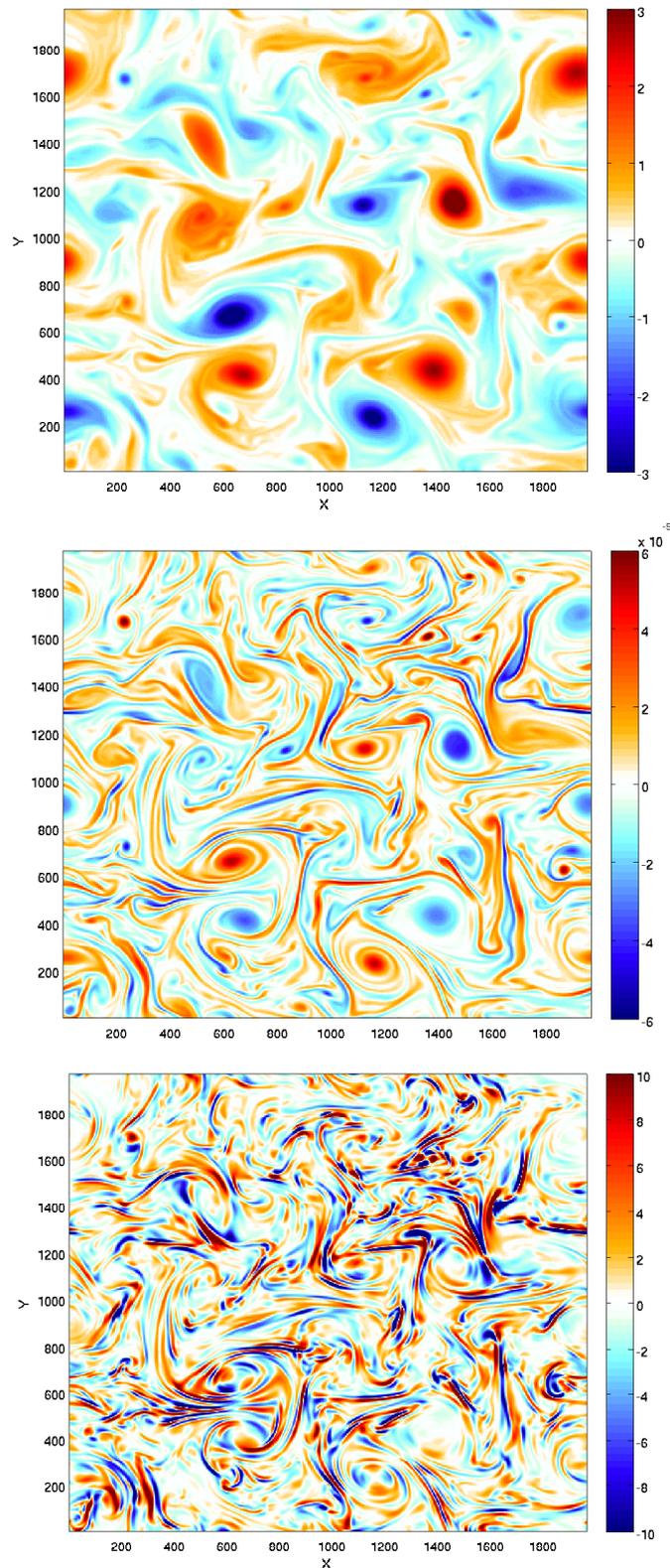


FIGURE 3.3 – Physical fields at day 722; (top) : temperature anomaly (in Celsius degree); (middle) : vorticity anomaly (s^{-1}); (bottom) : vertical velocity anomaly ($m \cdot day^{-1}$). Axes are in km.

dipolar patterns. This is consistent with previous results (Lévy et al., 2001; Lapeyre and Klein, 2006b). Vertical velocity within filaments has a magnitude on order of 10 m.day^{-1} and can reach up to 40 m.day^{-1} . This order of magnitude corresponds to values diagnosed from a high-resolution survey by Legal et al. (2007) in density-compensated fronts far-off eddies during the POMME experiment. It is expected that these strong vertical velocities outside eddies will have a crucial effect on the vertical nutrient pump (Lapeyre and Klein, 2006b) and therefore on primary production and phytoplankton competition.

At first glance, a noticeable difference on spatial scales between the temperature field and the two other fields can be noticed. Temperature mainly consists in mesoscale structures whereas vorticity and vertical velocity are much more filamentary. This physical property is due to the ageostrophic circulation which restores the thermal wind balance (Hoskins, 1982). As shown by the classical ω -equation (Hoskins et al., 1978), still valid in SQG theory, ageostrophic vertical velocities are a response to the formation of density gradients and inhibit too strong gradients. They compensate the formation of strong temperature gradients. As a consequence, the temperature field is smoother than the other dynamical variables.

As we have shown in the previous paragraph, the physical fields of Fig. 3.3 are typical of SQG dynamics. One can mention a few differences with the freely decaying simulation of Lapeyre and Klein (2006b). In particular, eddies are larger and the physical property anomalies are stronger in our simulation. This is due to the randomly forced stream-function which causes the system to be overall more energetic. As the eddies are larger, the interactions between them are more frequent, which creates more filamentary structures (clearly visible in the vorticity field) associated with intense vertical velocities. The spectrum of density variance gives further information on the spatial scales of our SQG simulation (Fig. 3.4). Its slope is comparable to the results based on data of Martin and Srokosz (2002) (slope of -2.11) and to ‘512×512’ numerical simulation of Capet et al. (2008). The energy spectrum slope is steeper than the theoretical $-5/3$.

We can examine in detail three interacting eddies in the fully-turbulent field (at different times). These three cases are presented on Fig. 3.5, both in vorticity (left) and vertical velocity (right) and illustrate three typical eddy interactions of the reference simulation. First, Fig. 3.5a and 3.5b show a cyclonic eddy, ‘isolated’ from other eddies, and interacting

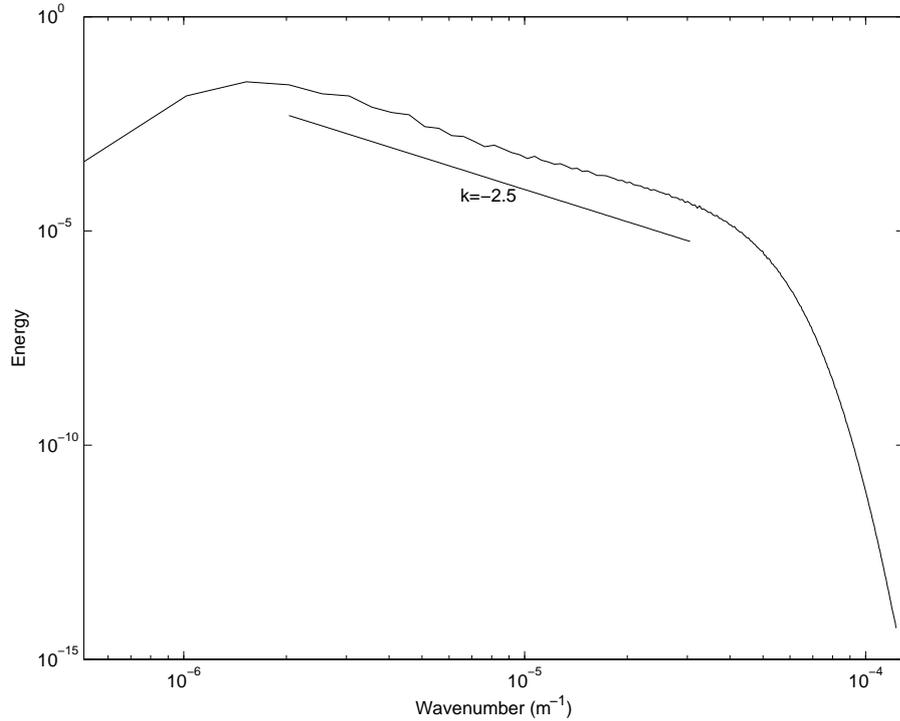


FIGURE 3.4 – *Surface potential energy spectrum averaged over time between day 300 and 900 ($m^2 \cdot s^{-2}$)*

with filaments surrounding it. It moves only slightly and is weakly distorted by the interactions with the surrounding flow, so it remains clearly elliptical; it is associated with a quadrupole in vertical velocity. In vorticity, this eddy has a spiral-like shape. This shape can be interpreted following Lehahn et al. (2007) who argue that since trajectories and streamlines are different for a time-dependent velocity field, a spiral flow can be induced. Then, Fig. 3.5c to 3.5f show eddy-eddy interactions whose outcome depends on their polarity. On Fig. 3.5c and 3.5d, the two eddies have the same sign. In that case, they mutually attract each other so as they begin to interact and to distort their partner leading to the merger of the two eddies. When they are sufficiently close, a hyperbolic point appears between them. A filament of opposite vorticity separates them (Fig. 3.5c) until they merge. The corresponding vertical velocity field (Fig. 3.5d) displays strong vertical velocities at the periphery of eddies and relatively weak velocities in their cores. If two eddies of opposite sign meet (Fig. 3.5e and 3.5f), the pairing of the two vortices occurs and they form a propagating dipole of eddies. At the dipole front (bottom of the

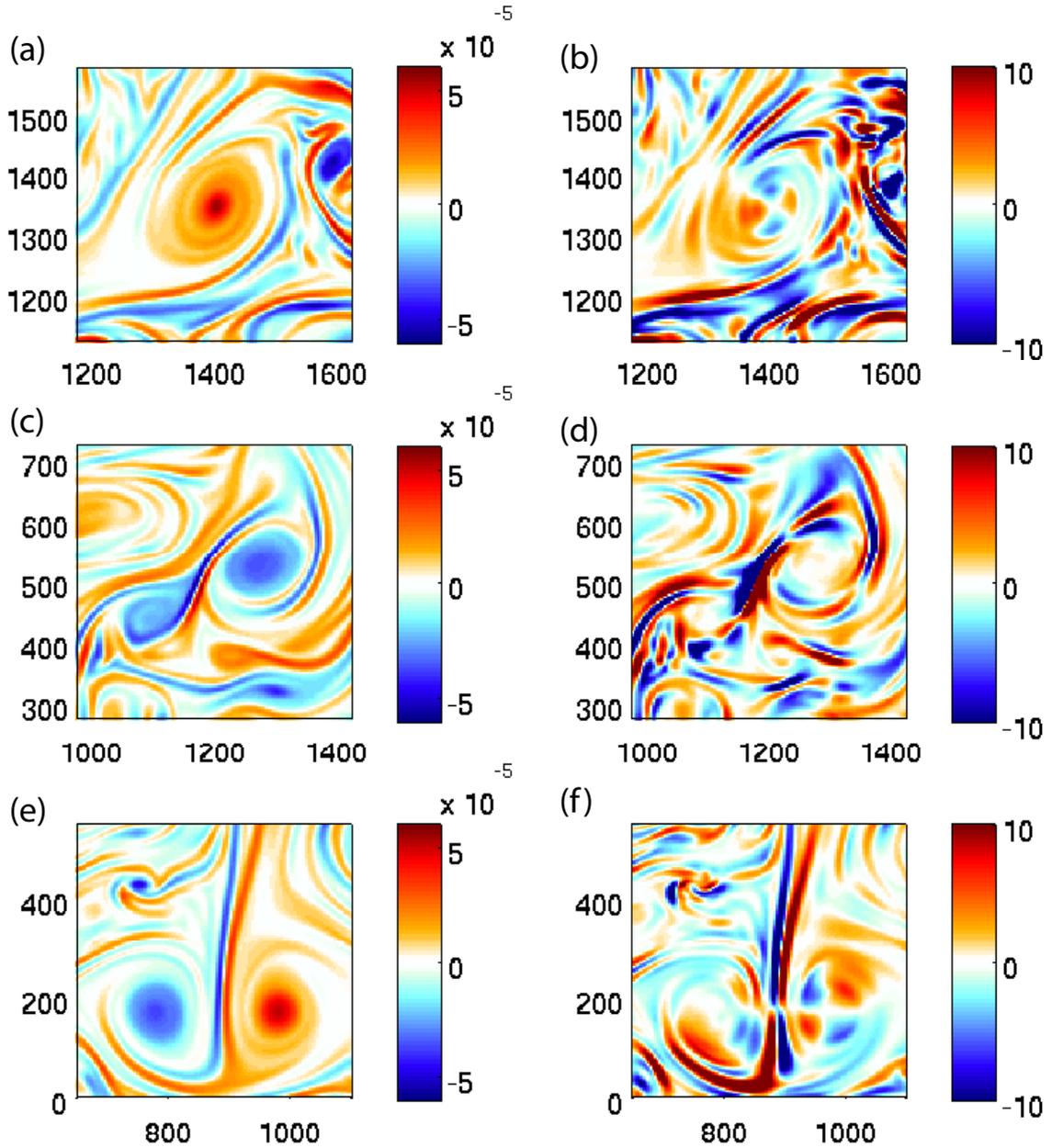


FIGURE 3.5 – Three zooms at different times of the simulation, illustrating three cases of eddy interaction. (Top) Cyclonic ‘Isolated’ eddy; (Middle) Like-signed eddies; (Bottom) A dipole of opposite sign; (left) vorticity anomaly (s^{-1}); (right) vertical velocity anomaly ($m.day^{-1}$). Axes are in km.

snapshots), a few filaments of alternate signs in vorticity form perpendicularly to the dipole route and collide with the structures encountered by the dipole (Fig. 3.5e). At the dipole tail, there are filaments of opposite sign. Each filament of the pair curls around the eddy of the same sign. This dipole results in two quadrupolar structures in vertical velocity field (Fig. 3.5f) and in intense vertical injection in filaments at eddy front and tail.

In addition to these interactions between eddies, we also observe eddy-filament interactions which are of two types (not shown). Either eddy and filament have the same polarity and the filament curls around the eddy and can be absorbed, or they are of opposite sign and the filament can not be absorbed. In the latter case, the filament curls around the eddy and is then dissipated or it forms at a hyperbolic point and stretches until it splits in two parts that move away from each other.

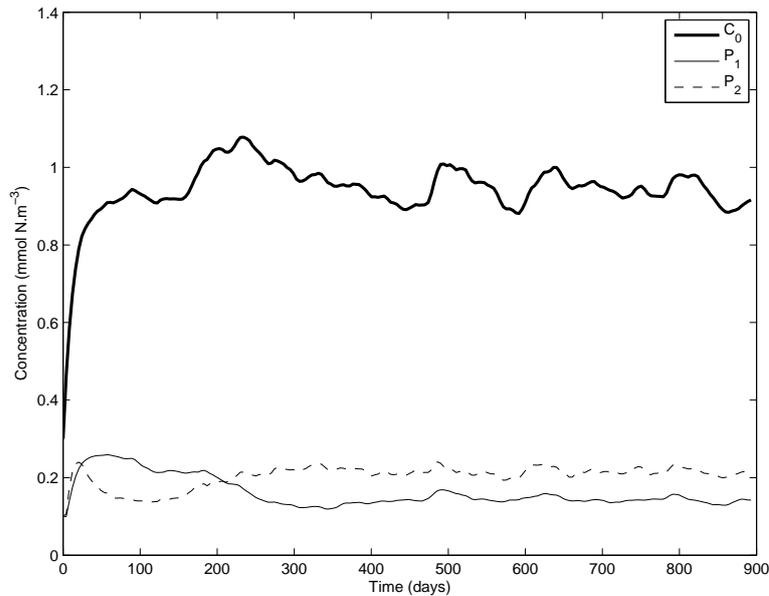


FIGURE 3.6 – Time series of C_0 , P_1 and P_2 averaged over the whole domain (mmol N.m^{-3})

3.3.4.2 Biological fields

We now examine the outcome of the competition between the two phytoplankton species P_1 and P_2 in this fully turbulent eddy field at statistical steady state. Fig. 3.6 shows the mean value of C_0 , P_1 and P_2 over the domain as a function of time. As for the physi-

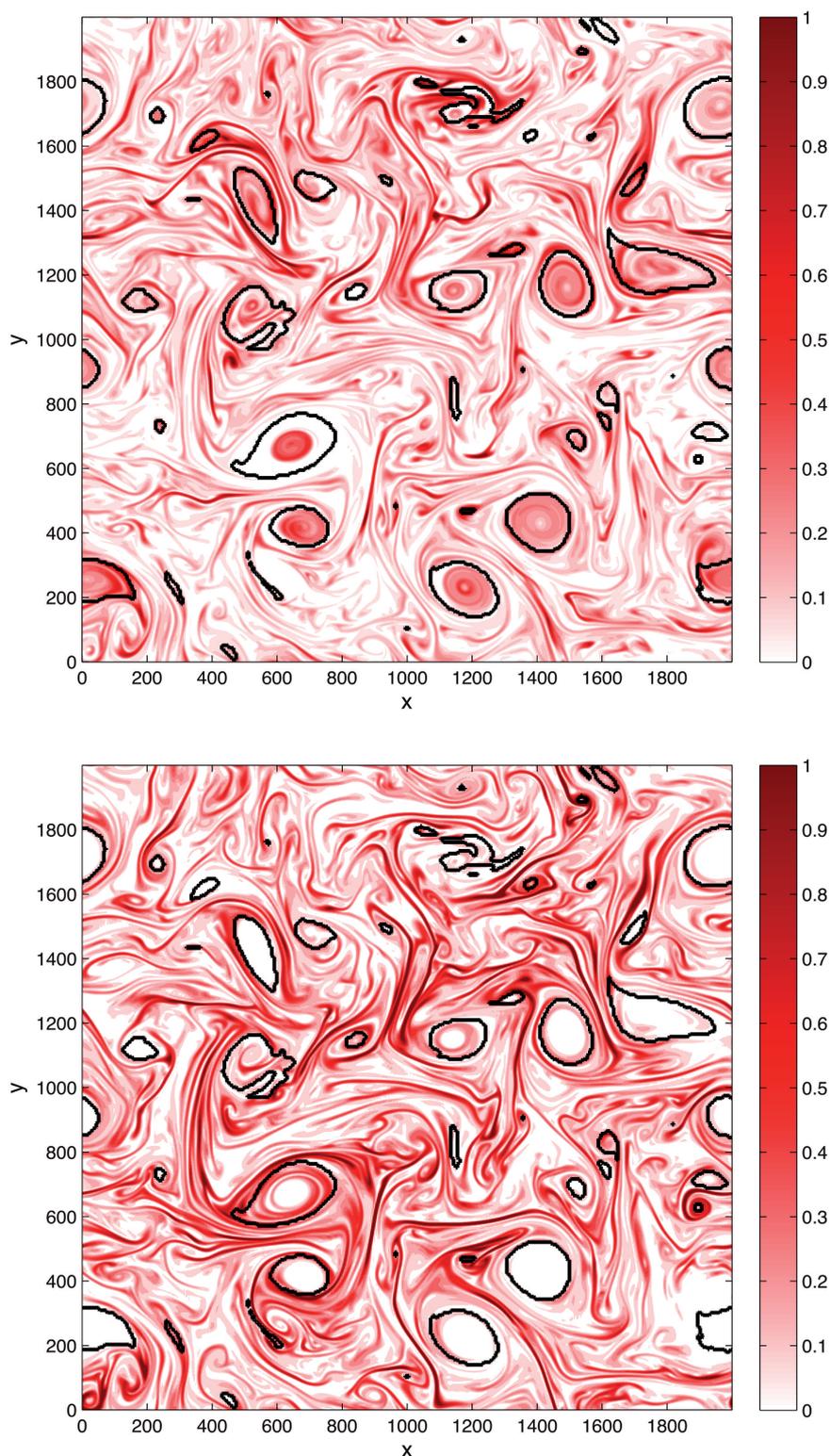


FIGURE 3.7 – *Phytoplankton snapshots after 2 years of simulation (day 722) in mmol N.m^{-3} : (top) P_1 ; (bottom) P_2 . The time of these snapshots is the same as the one of Fig. 3.3. Superimposed are the contours of eddies as diagnosed by the partition algorithm. Axes are in km*

cal fields, biology achieves a statistical equilibrium for all five variables after a 200 day transient period (N , Z and D not shown). As a consequence, total nitrogen C_0 is also statistically balanced in the surface layer. This statistical equilibrium is characterized by phytoplankton coexistence when submitted to a fully-turbulent flow (see again Fig. 3.6). Their averaged concentrations over the spatial domain are of the same order, about $0.14 \text{ mmol N.m}^{-3}$ for P_1 and $0.21 \text{ mmol N.m}^{-3}$ for P_2 . It should be recalled that in a motionless ocean, these species P_1 and P_2 would not be able to coexist (Perruche et al., 2010). This shows that in this simulation, mesoscale and submesoscale dynamics allow P_1 and P_2 to coexist on a long period of time.

Although the two phytoplankton species coexist on average over the whole domain with similar concentrations, they do not have the same spatial distribution as shown on snapshots of Fig. 3.7. Most of the biomass is located in filaments and P_2 is dominant in these structures. On the other hand, P_2 is completely excluded from eddy cores where only P_1 manages to develop. In addition, it appears that P_2 develops at smaller scales than P_1 . This feature is visible on the normalized power spectral density of the two phytoplankton species (Fig. 3.8). The spectrum of P_1 is slightly steeper than that of P_2 . We conclude that P_2 is therefore stronger than P_1 at small scales and conversely.

To distinguish the different dynamical structures and to perform calculations over them, an algorithm first separates eddies from filaments through a wavelet decomposition and then separates curved from elongated filaments using a quantification of the curvature (Lapeyre and Klein, 2006b). The choice of this spatial decomposition is motivated by the fact that P_1 is clearly dominant in eddies, and P_2 in very stretched filaments, which are completely detached from eddies. This segregation is less clear in the curved filaments around eddies. So this decomposition applies to our observations concerning the distribution of phytoplankton in dynamical structures. One example of the eddy partition is shown on Fig. 3.7 by the black contours. It is important to notice that P_1 develops preferentially in eddy cores and P_2 at their periphery. The eddy detection includes both the core and periphery of eddies. This decomposition results in respectively 10%, 27% and 63% of the domain occupied by eddies, curved and elongated filaments when one averages the decomposition over 600 days (Table 3.6). The features described in the physical field

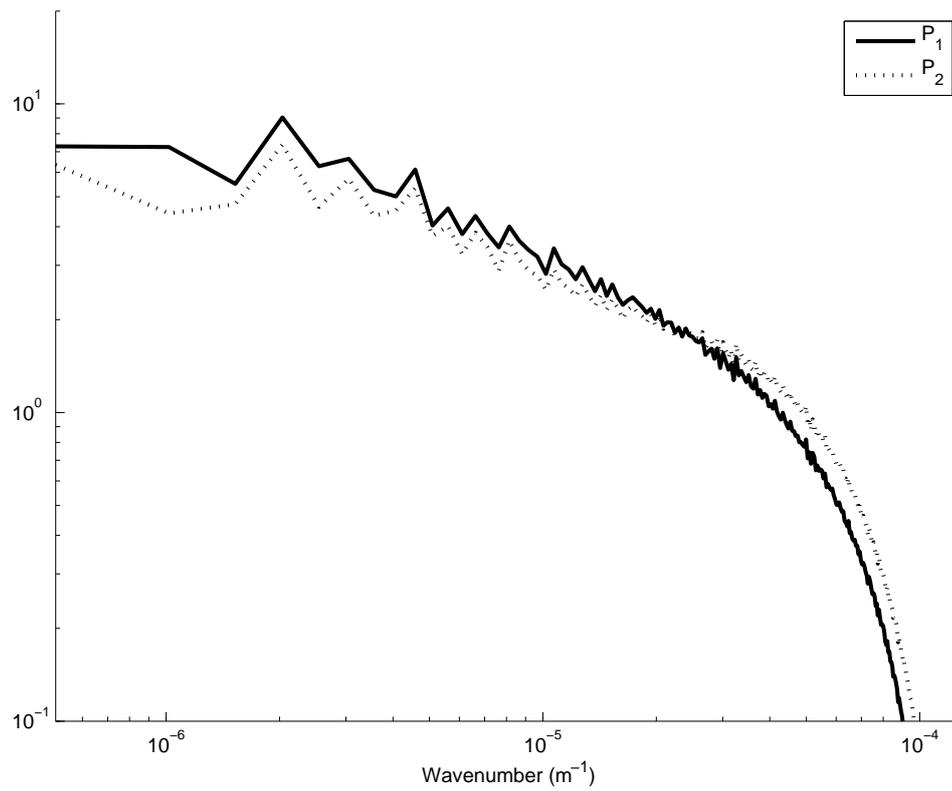


FIGURE 3.8 – Normalized power spectral density of P_1 (continuous line) and P_2 (dotted line) averaged over 600 days (between day 300 and 900)

section are confirmed by the partition of temperature anomaly variance (θ^2) and vertical velocity anomaly variance (w^2) over these types of structures. 59% of the temperature anomaly variance compared with only 8% of vertical velocity anomaly variance is actually located inside eddies which corroborates the fact that temperature consists of mesoscale structures whereas vertical velocity is stronger in filaments (Table 3.6).

| Property | %S | % θ^2 | % w^2 | %biomass |
|---------------------|----|--------------|---------|----------|
| Eddies | 10 | 59 | 8 | 10 |
| Curved filaments | 27 | 15 | 17 | 26 |
| Elongated filaments | 63 | 26 | 75 | 64 |

TABLE 3.6 – *Partition of property P (given in % of total) between the different types of structures (eddies, curved and elongated filaments) over a period of 600 days between day 300 and 900. Properties : surface area (S), temperature anomaly variance (θ^2), vertical velocity anomaly variance (w^2) and biomass amount in the surface layer*

Mean and standard deviation are determined over eddies, elongated and curved filaments on a period of 600 days at steady state. These statistical calculations (Table 3.7) corroborate preliminary observations. P_1 is indeed more concentrated in eddies ($0.22 \text{ mmol } N.m^{-3}$ to be compared with $0.13 \text{ mmol } N.m^{-3}$ in curved as well as in elongated filaments) and P_2 is more concentrated in filaments (0.21 and $0.23 \text{ mmol } N.m^{-3}$ respectively in curved and elongated filaments, to be compared with $0.14 \text{ mmol } N.m^{-3}$ in eddies). These concentrations of P_1 and P_2 in the eddies reflect both the dominance of P_2 at the eddy periphery and the exclusion of P_2 by P_1 in eddy core. The concentrations of the two phytoplankton species in eddies are not negligible and are the consequence of the spatial segregation of phytoplankton species inside eddies (see for instance eddy at $x = 600, y = 600$ on Fig. 3.7). The dominance $(P_2 - P_1)/(P_1 + P_2)$ is on average -0.25 in eddies, 0.17 in curved filaments and 0.20 in elongated filaments. This confirms the dominance of P_1 in eddies and of P_2 in filaments. Furthermore, the spatially averaged standard deviation is more important for P_2 in filaments than P_1 (Table 3.7). This means that P_2 undergoes wider variations than P_1 and it supports the fact that the field of P_2 displays more small scales.

In terms of phytoplankton biomass, eddies contain only 10% of the total phytoplankton biomass. Curved and elongated filaments, on the other hand contain respectively 26%

| | P_1 | | P_2 | |
|---------------------|-------|------|-------|------|
| | Mean | Std | Mean | Std |
| Eddies | 0.22 | 0.20 | 0.14 | 0.20 |
| Curved filaments | 0.13 | 0.13 | 0.21 | 0.22 |
| Elongated filaments | 0.13 | 0.15 | 0.23 | 0.27 |

TABLE 3.7 – Mean and standard deviation (Std) of P_1 and P_2 concentrations inside eddies, curved and elongated filaments averaged over a period of 600 days (between day 300 and 900)

and 64% of total phytoplankton biomass (Table 3.6). As the area occupied by filaments is larger than the area of eddies, phytoplankton biomass is mainly contained in filaments. We obtain very similar percentages for primary production (not shown). Filaments play a significant role in the biomass and primary production balance as expected by Lapeyre and Klein (2006b). This result is in accordance with the conclusions of Lévy et al. (2001) and Lévy (2003).

Our purpose now is to understand which physical mechanisms drive this phytoplankton distribution. Let us recall the intrinsic features of the two phytoplankton species. With an irradiance of 10 W.m^{-2} , the ecosystem model alone predicts that P_1 is dominant for low C_0 (total nitrogen) and P_2 for high C_0 (Perruche et al., 2010, see their Fig. 3). Therefore, we expect the growth of P_2 when strong injections occur and conversely the growth of P_1 when low injections occur. Lapeyre and Klein (2006b) studied the spatial organization of a passive tracer and proved that significant amount of tracers (almost 50%) was found within elongated filaments and that almost 50% of the vertical injections occurred within or close to them. This result is explained by the large area occupied by elongated filaments and by the strong values of vertical velocities in these structures. Thus, one can expect the development of P_2 preferentially within elongated filaments. Concerning P_1 , the situation is less clear : eddy colonization by P_1 may be either due to the horizontal advection of nutrients inside eddies or to the vertical nutrient injections inside eddies.

To better understand this distribution, we run two experiments from day 600 of our

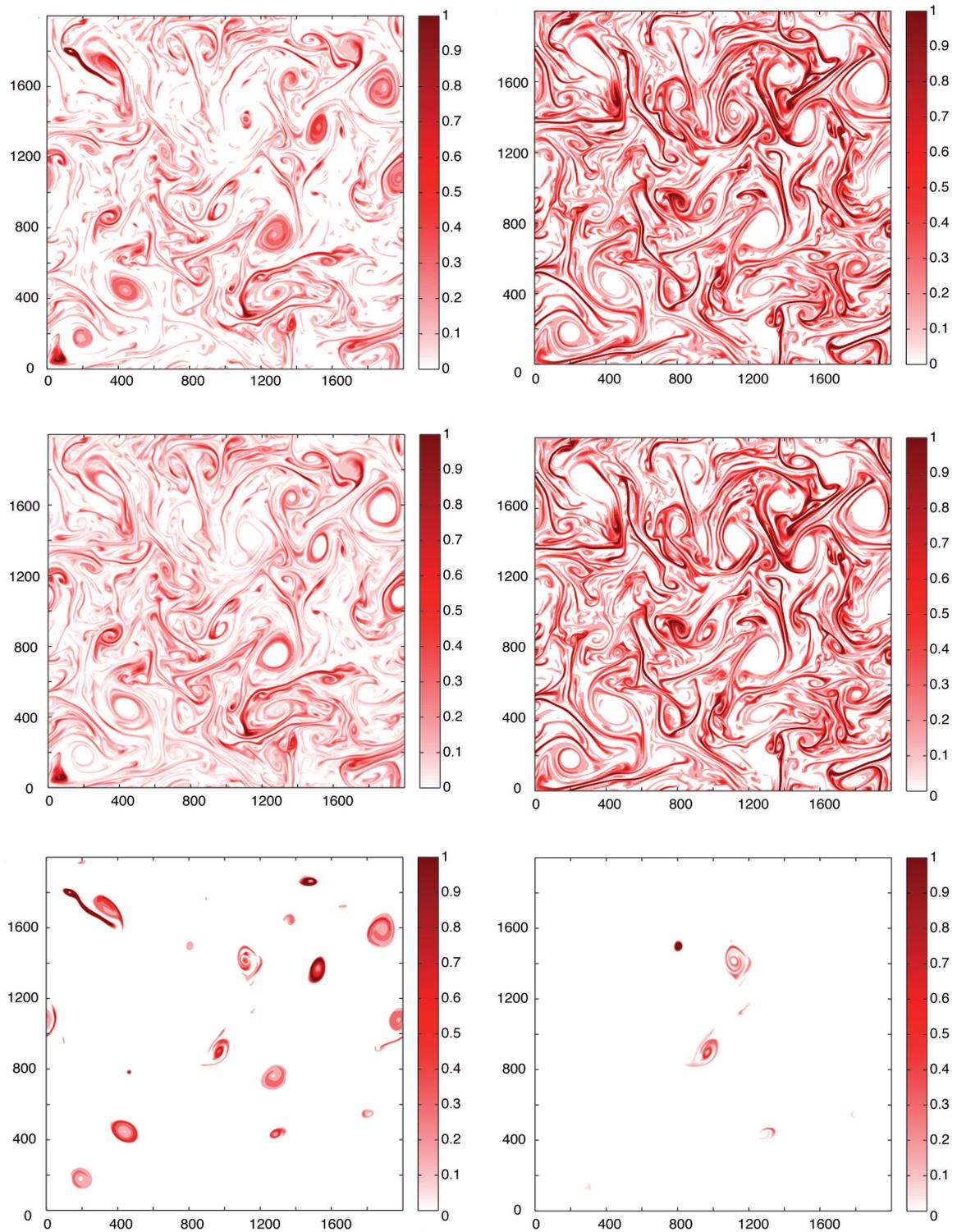


FIGURE 3.9 – Snapshots at day 786 of P_1 (left) and P_2 (right) concentration (mmol N.m^{-3}); (top row) reference simulation; (middle row) cut-off of nutrient vertical injections within eddies; (bottom row) cut-off of nutrient vertical injections outside eddies. Axes are in km

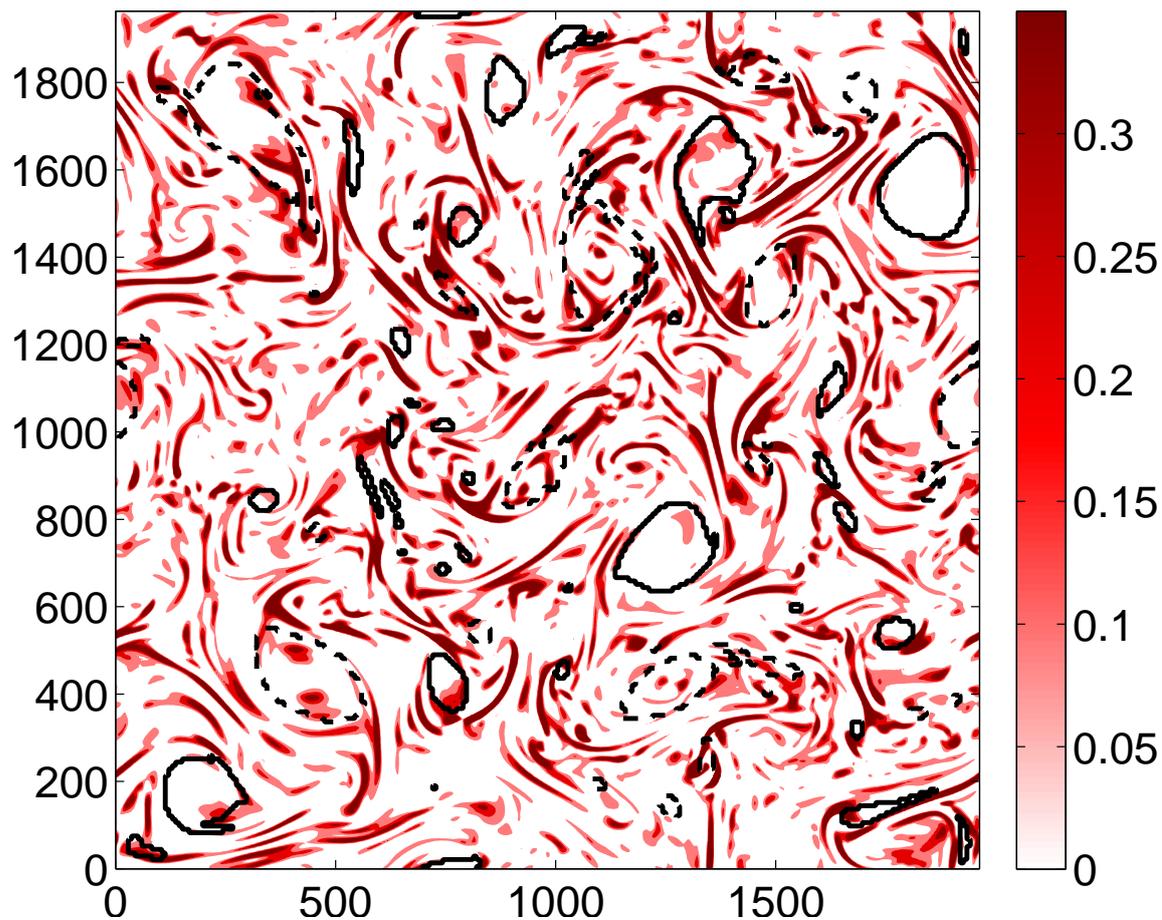


FIGURE 3.10 – Snapshot at day 786 of nutrient vertical injections in the reference simulation, $-\frac{w^+}{h}(N - N_{DL})$ in $\text{mmol N.m}^{-3}.\text{day}^{-1}$. Superimposed are the contours of eddies (continuous contours for warm eddies, dash contours for cold eddies) as diagnosed by the partition algorithm. Axes are in km

reference simulation (at steady state at that time). These simulations have exactly the same properties as the reference one, except that we cut off the nutrient vertical injections within eddy cores in one case, and out of eddy cores in the other. These contours are determined on-line through a temperature criterion (isoline 1.5°C). The goal is to determine why P_1 is able to survive inside eddies. Snapshots of the reference simulation and of each experiment are presented on Fig. 3.9 with one row for each after 186 days of simulation (from day 600). The maps of P_1 and P_2 are presented in the left and right columns respectively. The main result is that without vertical injection in eddy cores, P_1 does not develop there anymore. This shows that mainly vertical injections, and not the horizontal stirring of nutrients, allow P_1 to survive in eddy cores. Fig. 3.10 represents the injections of nutrients of the reference simulation at the same time as snapshots of Fig. 3.9 and shows that injections in eddies are actually limited in comparison with injections in filaments. Since the growth rate of P_1 is larger than that of P_2 with limited nutrients (see the growth terms in equations 3.61 and 3.62), P_1 is competitive against P_2 in eddies.

In addition, it is almost isolated from P_2 within eddy cores. Eddies are coherent structures which form 'ecological niches' where P_1 can develop, sheltered from P_2 . When vertical injections are set only outside eddies, the two phytoplankton species still coexist over the domain at statistical equilibrium, but P_2 is more dominant on average ($0.13\text{ mmol N.m}^{-3}$ for P_1 and $0.22\text{ mmol N.m}^{-3}$ for P_2). When nutrient injections are performed inside eddies, P_2 almost dies whereas P_1 persists durably within eddies but with very low values of spatially-averaged biomass at statistical steady state ($0.02\text{ mmol N.m}^{-3}$ for P_1 and $0.002\text{ mmol N.m}^{-3}$). Considering the strong vertical injections within filaments, this analysis reveals that filaments are the place where phytoplankton grows and lives preferentially. Despite their temporary nature, filaments allow the two phytoplankton species, P_1 and P_2 , to survive and coexist within them. The frequency of nutrient injections is sufficiently high to prevent the two phytoplankton species from dying between two injections.

To quantify the role of vertical advection compared with horizontal one in the reference simulation, we diagnose integrated vertical ($-w^+(N - N_{DL})/h$), horizontal ($-\mathbf{u}\cdot\nabla N$) and biological (three first terms of the right hand side of equation 3.60) fluxes of nutrients within several eddies by following them off-line. A temperature criterion is again used

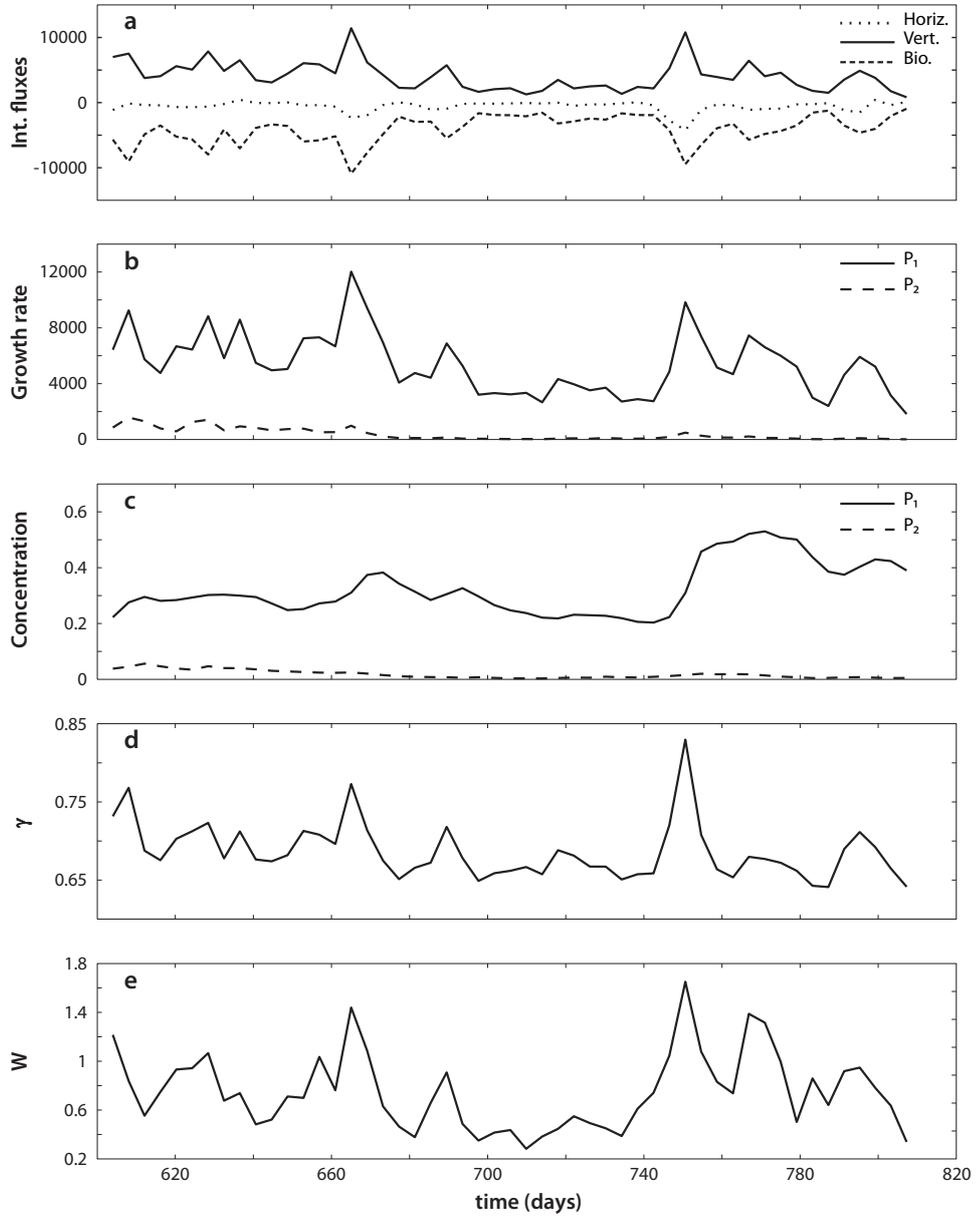


FIGURE 3.11 – (a) Integrated fluxes ($\text{mmol N.m}^{-3}.\text{s}^{-1}$) along the trajectory of one eddy : horizontal flux of nutrients (dotted line); biological flux (dashed line); vertical flux of nutrients (solid line); (b) Integrated growth of phytoplankton ($\text{mmol N.m}^{-3}.\text{s}^{-1}$) along the eddy trajectory : P_1 (solid line); P_2 (dashed line); (c) Integrated concentration (mmol N.m^{-3}) along the eddy trajectory : P_1 (solid line); P_2 (dashed line); (d) Growth rate ratio (γ) along the eddy trajectory; (e) Mean vertical velocity inside the eddy (m.day^{-1})

to define eddy cores (isoline 1.5°C) and the fluxes are integrated over them. Fig. 3.11 illustrates the results for one of them, representative of the others. This analysis confirms that the magnitude of vertical injections is of one order larger than that of horizontal ones (Fig. 3.11a). Biological uptakes of nutrients are nearly balanced by vertical injections. Fig. 3.11a and b show that peaks of vertical injections are instantaneously correlated with peaks of P_1 growth ($\alpha_1 \frac{N}{K_{N_1} + N} P_1$) and followed by peaks of P_1 concentration. In addition, the P_2 versus P_1 growth rate ratio, $\gamma = \frac{\alpha_2 N / (K_2 + N)}{\alpha_1 N / (K_1 + N)}$ (equations 3.61 and 3.62), indicates that P_1 is all the time more efficient in the eddy core (always < 1). The peaks of vertical injections are actually correlated with turbulent interactions between eddies or between an eddy and a filament.

Observing that eddy-eddy or eddy-filament interactions contribute to P_1 survival in eddy cores at statistical equilibrium, we describe here the effect of these transient processes on phytoplankton distribution. Fig. 3.12 shows the two phytoplankton species distributions (P_1 on the left and P_2 on the right) corresponding to the three types of interactions of Fig. 3.5. The top panel represents an isolated eddy which interacts with filaments surrounding it. This induces quite strong vertical injections in the eddy core and the development of P_1 . On the other hand, P_2 is almost excluded from this eddy. The filamentation of the eddy in a spiral like shape is clearly visible in the P_1 biomass field as was diagnosed by Lehahn et al. (2007). The middle panel shows the interaction of two like-signed eddies that eventually merge. Merging is the strong interaction via which the stronger eddy ‘swallows’ all or part of the weaker one. It is characterized by the collapse of the two eddies toward their mid point and by the production of strong small-scale filaments associated with strong vertical velocities as shown on Fig. 3.5 and by Lapeyre and Klein (2006b) in their simulation with three eddies and the merger of two of them (see their Fig. 2). Eddy cores are usually colonized by P_1 , but we observe that a merger can sometimes induce a temporary change of predominance depending on the size of the absorbed eddy. Here, our two merging eddies induce a colonization of the eddy cores by P_1 and a strong development of P_2 at the eddy peripheries. The bottom panel shows a propagating dipole of eddies of opposite sign. During its propagation, the dipole interacts with filaments surrounding it. These interactions form strong filaments between and around the two interacting eddies of the dipole (see Fig. 3.5). P_1 grows slightly in the eddies and in

filaments curled around them whereas P_2 grows strongly in filaments. These three types of eddy interactions highlight the diversity of transient interactions that favors either P_1 or P_2 and make their coexistence possible for long time scales (preferentially in eddies for P_1 and in filaments for P_2). They also show the key role of eddy interaction in the development of P_1 in eddy cores.

Concerning the distribution of the two phytoplankton species in eddies, as stated before, there is a significant contrast between the periphery and the core of eddies. We know that P_2 develops through the strong vertical injections in filaments outside eddies. These filaments circle the eddies and thus P_2 may have the opportunity to colonize eddies. We can assume that these nutrients become rapidly depleted when P_2 is entrained within the eddy. As the nutrient injections are weaker in eddy cores, P_2 becomes less competitive. Furthermore, even if the eddies are not completely isolated from the external flow, the residence time within eddies is very long compared with biological time scales (and so is the time to reach the eddy core); therefore P_1 which develops in eddy core is shielded against the exterior. In this sense, eddies represent ecological niches. This result is consistent with the conclusions of Lehahn et al. (2007) who diagnosed small spots of high chlorophyll in eddy cores, not mixed with the surrounding poorer waters. They attributed them to the 'eddy pumping' (McGillicuddy et al., 1998) or to 2D horizontal cascade. Here, we attribute this P_1 growth in eddy cores to the nutrient vertical pump inside eddies. The spiral like shape of eddies prevents P_2 from being directly confronted to P_1 . Indeed, when P_2 reaches the eddy core, there does not remain enough nutrients for it to outcompete P_1 .

3.3.5 Conclusion

Using an SQG dynamical model coupled with an NPPZD ecosystem model, this study showed that a statistically stationary turbulent flow, characterized by the simultaneous presence of eddies and filaments, can assure a long term coexistence of two phytoplankton species on a single limiting resource, whereas these species would be mutually exclusive in a quiescent ocean. Fine-scale dynamics with consistent nutrient injections are therefore one further possible explanation of the 'paradox of the plankton' (Hutchinson, 1961) :

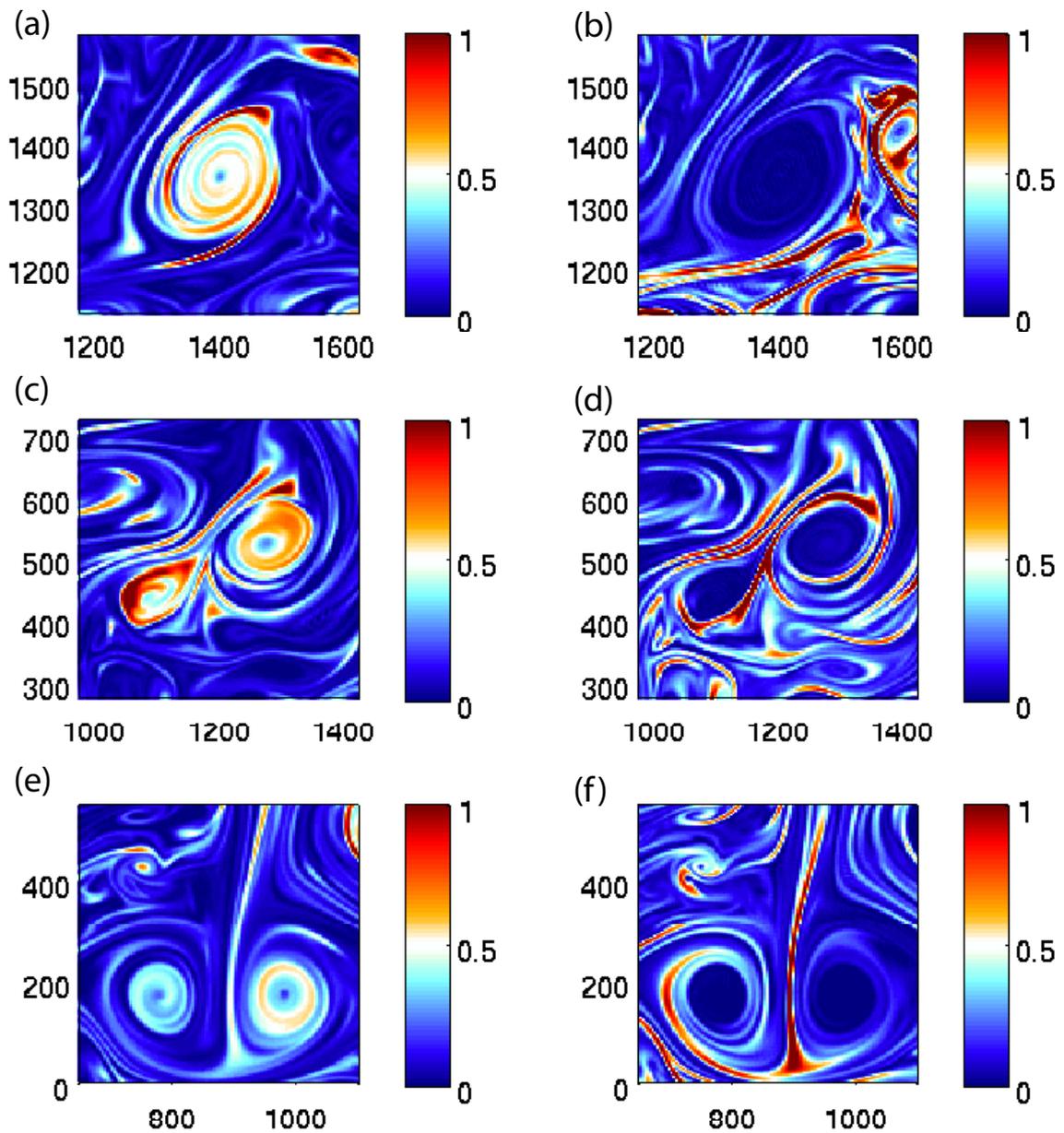


FIGURE 3.12 – P_1 (left) and P_2 (right) concentrations in mmol N.m^{-3} corresponding to the three cases of eddy interactions of Fig. 3.5. Axes are in km.

they favor phytoplankton diversity in oligotrophic regions where phytoplankton species are strongly limited in nutrients. Depending on the flow structures in which they take place, namely eddy or filament, the vertical injections of nutrients favor either one phytoplankton species or the other. The spatial distribution of phytoplankton reveals that the biomass is mainly located in filaments well outside eddies. Furthermore, on average over the domain, the biomass is dominated by P_2 , the large species which is better adapted to high nutrient conditions. In filaments, P_2 is dominant because of the strong vertical injection of nutrients. On the contrary, in eddy cores, the nutrient injection is weaker and the eddies are able to horizontally trap tracers on long time scales. As a result, P_1 (small species) competitively excludes P_2 on long time scales. It was also shown that, during eddy merger, the two phytoplankton species strongly develop, each in its preferential type of dynamical structure (filaments or eddy cores).

In our simulation, the initial state is perfectly uniform. Hence, the phytoplankton distribution results only from the mesoscale and submesoscale dynamics which induce vertical injections of nutrients via the mechanism of frontogenesis and at the eddy center. Unlike previous studies, the only source of spatial heterogeneity at the start is the vertical injections of nutrients (within eddies and filaments). Indeed most studies on the impact of fine-scale dynamics on phytoplankton distribution were based on an initial large-scale gradient. Abraham (1998) defined an initial large-scale variability of the carrying capacity (which has the effect of a limiting nutrient). Stirring processes of this initial state resulted in a very fine-scale phytoplankton field and an even finer zooplankton field. Then, Lévy (2003), using a PE simulation with a large-scale density gradient, showed that positive chlorophyll anomalies in eddies resulted from the 2D cascade of large scale pattern of chlorophyll towards smaller scale. These eddies stemmed from the productive side of the front and invaded the other side. Lastly, Bracco et al. (2000), with two species spatially segregated initially showed the shielding effect of vortices. Concerning eddies, we showed in addition to these studies that they can also be intrinsically productive due to vertical nutrient injections in their core and to one phytoplankton species adapted to these weak injections. In the real ocean, the history of eddies and the phytoplankton species within them have to be examined to conclude on the origin of biomass within them. Concerning filaments, we showed that 64% of the biomass was found within elongated ones (far from

eddies) due to strong injections of nutrients induced by frontogenesis. This is consistent with the assumption of Klein and Lapeyre (2009) of filaments being key structures to close the primary production balance of the global ocean. Filaments are hardly detectable on altimeter data (SSH) or on radiometer data (SST) and synoptic in situ data are not available at these scales for the time being. But future measurements will undoubtedly allow the verification of this conclusion based on numerical experiments and allow to improve our understanding of plankton diversity.

Knowing now which processes drive the phytoplankton coexistence in this simplified configuration with a crude parameterization of biology and physics, a more complete understanding of the effect of submesoscale processes on plankton diversity requires to further investigate the influence of the vertical light gradient and vertical mixing into the mixed layer. Moreover the phytoplankton response depends not only on nutrient and light limitation (directly linked to dynamical forcing) but also on the structure of the ecosystem itself. We know that the ecosystem response to nutrient enrichment strongly depends on the number of trophic levels involved and in particular on the functional groups in the zooplankton community. It is clear that submesoscale dynamics will strongly affect such ecosystem structuration. This is left to future investigations.

Acknowledgements

This work was funded by the INSU-CNRS CYBER-LEFE programme through the TWISTED action, and the French Ministry of Research .

3.4 Conclusion - Discussion

Cette étude a permis de montrer que deux espèces de phytoplancton pouvaient coexister sur une seule ressource limitante à l'équilibre statistique dans un milieu pleinement turbulent à mésoéchelle et submésoéchelle, chaque espèce ayant ses structures de prédilection pour se développer. P_1 et P_2 coexistent dans les filaments avec une nette dominance de P_2 . Dans le coeur des tourbillons, seul P_1 subsiste et il y a exclusion compétitive de P_2 . On a montré que cette distribution était principalement due à l'intensité des injections verticales de nutriments dans la couche de surface.

Référons nous à présent au diagramme de bifurcation présenté dans l'article du chapitre 2 (figure 2.4). L'intensité lumineuse moyenne dans la couche de surface étant fixée à 10 W.m^{-2} (valeur typique pour une couche euphotique hivernale), l'écosystème intégré dans la dynamique SQG se déplace sur une droite verticale du diagramme de bifurcation telle que $I = 10 \text{ W.m}^{-2}$. En effet, comme le système n'est plus fermé, la matière azotée ressentie par une particule de phytoplancton varie au cours du temps (C_0 varie). Comme on le voit sur la figure 3.13, la droite $I = 10 \text{ W.m}^{-2}$ est à cheval sur des points fixes où P_1 émerge et sur des points fixes et des cycles limites où P_2 émerge. Selon les concentrations en matière azotée dans le milieu turbulent généré par la dynamique SQG, chaque espèce de phytoplancton est susceptible d'être plus compétitive que l'autre. Cela explique et conforte nos résultats concernant le rôle-clé de l'intensité des injections de nutriments dans la compétition entre espèces de phytoplancton. L'intermittence des injections dans les différents filaments explique la coexistence des deux espèces dans ceux-ci. L'écosystème n'a pas le temps d'atteindre un équilibre 0D qu'il est à nouveau perturbé. Il oscille sur la droite $I = 10 \text{ W.m}^{-2}$. Dans le coeur des tourbillons, par contre, l'issue de la compétition est conforme aux équilibres du système 0D dans la mesure où l'un des phytoplanctons est exclu (P_2). Cela est dû à des injections plus modérées dans les tourbillons que dans les filaments. Du fait des longues échelles de temps associées aux tourbillons, les nutriments sont piégés dans les tourbillons et ont le temps d'être consommés ce qui implique que leur concentration reste faible (et donc C_0 aussi) d'où l'exclusion de P_2 .

La coexistence de plusieurs espèces de phytoplancton soumis à des injections de nutriments variables dans le temps a déjà été montrée dans une étude numérique de Ebenhöh (1988) dans le cas d'injections périodiques. Ceci conforte notre résultat sur la coexistence de nos deux phytoplanctons dans les filaments. Le modèle d'écosystème que Ebenhöh (1988) utilise, est très simplifié : les phytoplanctons sont différenciés uniquement par leur taux de croissance, un seuil de nutriments permettant la croissance et leur mortalité. Il y a une seule ressource limitante et aucun zooplancton. Les nutriments sont injectés par pulses à intervalles réguliers. L'étude de Ebenhöh (1988) révèle en outre que plus la période entre deux injections est longue, plus le nombre d'espèces coexistantes est élevé. Dans notre simulation SQG, des quantités de nutriments importantes sont injectées ponctuellement dans les filaments. On peut les assimiler à des pulses. L'explication de

la coexistence de nos deux phytoplanctons dans les filaments réside donc probablement dans les injections ponctuelles et espacées de nutriments localisées dans ces structures turbulentes.

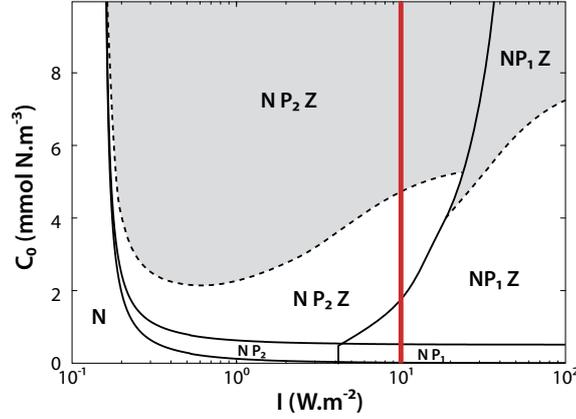


FIGURE 3.13 – Diagramme de bifurcation de l'écosystème NPPZD en fonction de la lumière I et de la quantité de matière azotée C_0 comme sur la figure 2.4. La droite $I = 10 \text{ W.m}^{-2}$ est tracée en rouge.

Il est légitime de s'interroger sur la robustesse de cette coexistence à l'équilibre statistique quand on considère d'autres valeurs d'intensité lumineuse. En effet, si l'on s'éloigne des bifurcations, on s'attend à ce que l'une des espèces exclut totalement l'autre. Pour tester cette hypothèse, on a fait des simulations SQG avec $I = 5 \text{ W.m}^{-2}$ et $I = 20 \text{ W.m}^{-2}$. Dans le premier cas, on a exclusion compétitive de P_1 et dans le second cas, exclusion compétitive de P_2 (cohérent avec la figure 2.4). Pour ce dernier cas, $I = 20 \text{ W.m}^{-2}$, comme on ne peut guère dépasser la valeur $C_0 = 5 \text{ mmol N.m}^{-3}$ en surface du fait du rappel vers cette valeur, P_2 n'est jamais compétitif (d'après la figure 2.4).

Ce résultat sur la sensibilité de la coexistence à l'intensité lumineuse I considérée n'est cependant pas problématique. On peut citer deux raisons à cela. La première raison est que dans la réalité, il y a un grand nombre d'espèces phytoplanctoniques ayant chacune ses spécificités en terme d'affinités pour les nutriments et la lumière. On pourrait donc généraliser notre modèle à de nombreuses espèces. Avec un modèle multi-espèces, on peut s'attendre à ce que la droite $x = I$ soit toujours à cheval sur plusieurs zones, chacune étant associée à la prédominance d'une des espèces. Ceci permettrait la coexistence de plusieurs espèces quelque soit l'intensité lumineuse I considérée. La seconde raison est que la profondeur de la couche de surface que l'on étudie devrait varier pour être plus

réaliste et induire une variation de l'intensité lumineuse I . En effet, cette couche de surface pourrait représenter une couche mélangée dont la profondeur varie du fait des échanges air-mer et de l'advection par la dynamique SQG. Dans ce cas, l'écosystème subirait des variations temporelles de lumière ce qui reviendrait à se déplacer horizontalement dans le diagramme de bifurcation (figure 3.13). Ce degré de liberté supplémentaire est également susceptible de favoriser la coexistence phytoplanctonique.

Chapitre 4

Conclusion générale et Perspectives

La coexistence de nombreuses espèces de phytoplancton océanique a suscité de nombreuses interrogations et son explication a été le point focal de nombreuses études. Hutchinson (1961) l'a attribuée à un environnement variable qui favorise la coexistence au sein des écosystèmes (fluctuations du cycle saisonnier). Huisman and Weissing (1999) ont montré que la dynamique propre de l'écosystème pouvait également promouvoir la diversité si cette dynamique était cyclique voire chaotique. Les niveaux trophiques supérieurs participent aussi au maintien de nombreuses espèces de phytoplancton dans la mesure où ils contrôlent le développement des espèces dominantes (Krivan, 1996, 1997). Enfin, d'autres études principalement à l'aide de modèles numériques se sont focalisées sur le rôle de la dynamique mésoéchelle et ont montré que ce type de dynamique peut agir sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, Bracco et al. (2000) et Pasquero et al. (2004) ont mis en évidence qu'une espèce moins compétitive survivait plus longtemps lorsqu'elle était advectée dans un milieu turbulent que si elle était advectée de façon aléatoire. Dans ce contexte, ce travail de thèse visait à étudier l'impact de deux dynamiques physiques importantes dans les couches de surface sur la compétition phytoplanctonique au sein d'un écosystème : le mélange turbulent vertical et la dynamique mésoéchelle et submésoéchelle. Sa philosophie est de travailler avec des modèles numériques idéalisés, un modèle physique et un modèle biologique, afin d'identifier des mécanismes clés de la dynamique océanique responsables de la distribution des espèces phytoplanctoniques. Notre attention s'est focalisée tout d'abord sur l'analyse détaillée du comportement intrinsèque d'un écosystème indépendamment des processus physiques.

Cet écosystème a été ensuite intégré dans une dynamique de couche mélangée et enfin, dans une dynamique surface quasi-géostrophique à submésoséchelle.

Le chapitre 2 a été consacré à l'étude analytique approfondie, grâce à la théorie des systèmes dynamiques, des équilibres et bifurcations du modèle d'écosystème NPPZD (utilisé tout au long de ce manuscrit de thèse). Plusieurs conclusions concernant (1) les types d'équilibre et leur stabilité, (2) la structure de l'écosystème à l'équilibre, (3) la sensibilité aux paramètres internes à l'écosystème, (4) les échelles de temps propres à l'écosystème découlent de cette étude. Premièrement, deux types d'équilibre sont diagnostiqués : points fixes et cycles limites. Les équilibres atteints dépendent fortement de l'intensité lumineuse et de la quantité de matière azotée totale dans le système. Les points fixes sont atteints pour de faibles quantités de matière azotée dans le système tandis que les cycles limites apparaissent pour de grandes quantités de matière azotée. Ils sont de plus caractérisés par une grande amplitude d'oscillation (de l'ordre de C_0) donc induisent des variations très fortes des concentrations d'espèces phytoplanctoniques. Deuxièmement, cette étude analytique révèle que dans ce modèle d'écosystème, il y a ségrégation complète des deux espèces de phytoplancton dans tout l'espace des paramètres. Les deux espèces ne peuvent jamais coexister à l'équilibre. Troisièmement, grâce au traitement analytique, nous avons également déterminé la sensibilité des équilibres aux variations des paramètres internes à l'écosystème. Il en résulte que la modification des paramètres biologiques dans des intervalles réalistes ne change pas le comportement global de l'écosystème dans l'espace lumière-quantité de matière azotée mais agit sur la disponibilité en nutriments pour le phytoplancton et sur la compétitivité d'une espèce par rapport à l'autre. Finalement, la détermination analytique des échelles de temps associées aux points fixes montre que la dynamique océanique et la dynamique intrinsèque de l'écosystème sont fortement susceptibles d'interagir si l'écosystème est intégré dans un modèle océanique. En effet, les échelles de temps de l'écosystème déduites de l'étude analytique sont de l'ordre de 1 à 20 jours pour les points fixes et les oscillations au niveau des cycles limites ont une période d'environ 50 jours, ce qui est comparable aux échelles de temps de la dynamique mésoéchelle (10-100 jours), submésoséchelle (de l'ordre du jour) et de la dynamique de la couche mélangée (1-100 jours).

Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus numériquement par Lima et al. (2002b) avec un modèle NPPZD à préférences fixes (broutage) : on retrouve les mêmes types

d'équilibre, points fixes et cycles limites et les valeurs à l'équilibre en fonction de l'intensité lumineuse et de la quantité de matière azotée sont du même ordre de grandeur. Par contre, à la différence du modèle NPPZD de Lima et al. (2002b) avec préférences fixes, nos deux espèces ont chacune un domaine de prédominance de taille équivalente alors qu'avec le modèle NPPZD qu'ils ont choisi, seule une espèce survit à l'équilibre dans l'espace des paramètres (I, C_0) qu'ils ont investigué. Dans notre modèle NPPZD, il y a ségrégation des deux espèces mais chacune est compétitive dans une partie de l'espace des paramètres.

Dès lors que la dynamique intrinsèque était parfaitement connue, l'écosystème a pu être intégré dans une dynamique océanique pour étudier l'influence du mélange vertical d'une part, et de la turbulence méso- et subméso-échelle d'autre part sur la compétition entre espèces phytoplanctoniques.

Pour étudier l'influence du mélange vertical sur la structure de l'écosystème, un modèle 1D idéalisé de couche mélangée est utilisé. Ce modèle est caractérisé par une diffusivité turbulente ainsi qu'une profondeur de couche mélangée constantes. Ce système couplé couche mélangée - écosystème présente un comportement nouveau en terme de compétition phytoplanctonique par rapport aux équilibres du modèle d'écosystème pris isolément : à l'équilibre, les deux espèces peuvent coexister dans la couche mélangée, chaque espèce ayant des conditions optimales de croissance à une certaine profondeur de la couche mélangée. La généralisation du modèle d'écosystème à dix espèces permet d'atteindre la coexistence de six espèces à l'équilibre. Cette coexistence et le nombre d'espèces en présence sont fortement dépendants de la valeur de la diffusivité dans la couche mélangée. Le maximum de diversité et de degré de coexistence est atteint pour des valeurs de diffusivité de l'ordre de $5 \cdot 10^{-4} - 10^{-3} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$. Pour des valeurs supérieures, il y a disparition de toutes les espèces sauf une qui prend le dessus sur toutes les autres. Dans ce cas, l'écosystème retrouve une configuration avec une seule espèce de phytoplancton comme c'était le cas lorsque l'écosystème était pris séparément de la dynamique océanique. Cela indique qu'au delà d'une certaine valeur de diffusivité, les dynamiques physiques et biologiques ne sont plus couplées.

Jusqu'à présent, les études ont montré que la couche mélangée jouait un rôle important pour la coexistence de nombreuses espèces du fait des forçages saisonniers à l'interface air-mer (voir les reviews de Passarge and Huisman, 2002; Roy and Chattopadhyay,

2007). Nous montrons en outre qu'à l'équilibre, sans forçage saisonnier, la coexistence est également rendue possible par la diffusion turbulente verticale.

Au delà de sa vocation à étudier les processus qui gèrent la compétition et la coexistence phytoplanctonique, le modèle d'écosystème a démontré sa valeur dans le contexte réaliste d'une couche mélangée soumise aux forçages saisonniers dans une région oligotrophe (station BATS dans la Mer des Sargasses). Grâce aux forçages à l'interface air-mer, le modèle de couche mélangée prédit la valeur du mélange et la profondeur de la couche mélangée au cours du temps. Le modèle d'écosystème est ensuite forcé par cette couche mélangée. La comparaison aux données de chlorophylle a tout d'abord permis de montrer que la prédiction de notre modèle était tout à fait correcte et comparable à un autre modèle plus complexe (Anderson and Pondaven, 2003). Pour caractériser la fiabilité de notre modèle au niveau de la succession phytoplanctonique, nous avons ensuite comparé les distributions de nos deux phytoplanctons avec des données de pigments. Ceci a révélé un comportement global satisfaisant des deux espèces de phytoplancton soumises au cycle saisonnier même s'il s'est avéré que le maximum de petit phytoplancton était trop superficiel et que la couche mélangée était moins profonde qu'en réalité. Cette dernière limitation du modèle avait également été identifiée dans le modèle d'Anderson and Pondaven (2003). En conclusion, notre modèle très simplifié a un comportement satisfaisant. Il est donc légitime de l'utiliser dans une étude de processus.

L'objet du chapitre 3 était d'étudier l'effet de la turbulence surface quasi-géostrophique sur la compétition phytoplanctonique. La première conclusion forte est que la dynamique mésoéchelle et submésoéchelle pleinement turbulente garantit la coexistence des deux espèces de phytoplancton à l'équilibre statistique alors que ces deux espèces ne pourraient pas cohabiter dans un océan au repos. La turbulence submésoéchelle favorise donc la diversité phytoplanctonique. Deuxièmement, 64% de la biomasse phytoplanctonique est diagnostiquée dans les filaments allongés, qui se trouvent loin des interactions entre tourbillons. Le phytoplancton, quelque soit son espèce d'appartenance, colonise préférentiellement les filaments. Néanmoins, on observe une nette différence dans la distribution des deux espèces. Le gros phytoplancton domine clairement dans les filaments. Par contre, il est complètement exclu du coeur des tourbillons où c'est le petit phytoplancton qui se développe. Cette différence de distribution phytoplanctonique entre

structures turbulentes, à savoir filaments et tourbillons, est due à plusieurs facteurs : l'affinité de chaque espèce de phytoplancton pour les nutriments, la modulation des injections de nutriments en fonction du type de structure turbulente et la nature de ces structures turbulentes. En effet, l'intensité des injections favorise l'une ou l'autre des espèces : le gros phytoplancton a un taux de croissance supérieur lorsque les nutriments sont à profusion c'est-à-dire pour de fortes injections alors que le petit phytoplancton est plus réactif lorsque les nutriments sont rares. Les filaments étant associés à de fortes injections et les tourbillons à de faibles injections, on retrouve donc préférentiellement le gros phytoplancton dans les filaments et le petit dans les tourbillons. Par ailleurs, les filaments sont des structures très temporaires tandis que les tourbillons sont des structures très cohérentes à longue durée de vie qui 'abritent' le petit phytoplancton. Ces derniers constituent une niche écologique pour le petit phytoplancton. Enfin, nous avons examiné les interactions entre tourbillons, menant ou non à une fusion, et leur implication dans la compétition entre les deux espèces de phytoplancton. Les interactions entre tourbillons sont réellement le moteur des injections de nutriments à mésoéchelle et submésoéchelle et donc de la croissance des phytoplanctons. Elles jouent un rôle clé pour ensemençer régulièrement les tourbillons dans lesquels le petit phytoplancton est quasi-isolé de l'extérieur et ainsi, pour assurer sa survie et sa prédominance au coeur des tourbillons.

Toute cette étude montre que la dynamique océanique fine-échelle (mélange vertical et turbulence mésoéchelle et submésoéchelle) peut faire subsister un écosystème plus complexe et plus diversifié que dans un océan au repos. Elle étend les résultats de Bracco et al. (2000) et Pasquero et al. (2004) qui montraient la survie plus longue d'un phytoplancton moins compétitif dans un champ turbulent que dans une dynamique complètement aléatoire. Elle est également en accord avec l'étude de Barton et al. (2010) (modélisation numérique) qui montre une diversité phytoplanctonique accrue dans les régions très turbulentes de l'océan comme le Gulf Stream ou le Kurushio (régions appelées 'hot spots' dans l'étude). Nos simulations montrent que deux espèces mutuellement exclusives dans un océan au repos peuvent coexister à l'équilibre dans un océan turbulent, chacune ayant ses structures préférentielles pour se développer. Martin et al. (2001) et Lima et al. (2002a) avec une simulation en décroissance libre et Rivière and Pondaven (2006) avec une simulation à l'équilibre statistique, ont montré que la turbulence mésoéchelle voire

submésoséchelle contraignait fortement la distribution de deux espèces de phytoplancton. Ces trois études ont été réalisées à l'aide d'un modèle aux équations primitives avec une configuration en jet zonal instable barocliniquement. Comme nous l'avons discuté dans l'introduction générale, ces modèles sont capables de reproduire une grande richesse de processus physiques ou biologiques et les interactions entre eux : la dynamique de la couche mélangée, la frontogénèse, la dynamique complexe de l'écosystème, une asymétrie nord-sud, le 'vortex-stretching', le mécanisme d'eddy-pumping'... Cependant, l'inconvénient est que ces études n'aboutissent pas à une véritable rationalisation des processus responsables de la distribution des deux espèces de phytoplancton modélisées. Notre configuration SQG, plus simple, permet de se focaliser sur un unique processus avec une résolution spatiale très fine (submésoséchelle) : l'effet de la frontogénèse sur la compétition phytoplanctonique. On montre que selon les structures turbulentes (tourbillons ou filaments), l'issue de la compétition phytoplanctonique peut être différente en raison des injections de nutriments dues à la frontogénèse et à l'interaction entre tourbillons. Jusqu'à présent, les seules études ayant mis en évidence une différence de distribution entre espèces de phytoplancton, avaient considéré un gradient grande-échelle (Martin et al., 2001; Lima et al., 2002a; Rivière and Pondaven, 2006; Bracco et al., 2000; Pasquero et al., 2004). Elles ont montré une distribution différente selon l'espèce, mais elles ne permettent pas de faire la part entre le rôle des injections verticales de nutriments et celui de l'advection horizontale ('stirring'). Dans notre simulation, à l'état initial, seules les injections verticales sont source d'hétérogénéité spatiale. Nous avons donc montré que les injections verticales sont un mécanisme clé dans l'organisation spatio-temporelle des espèces phytoplanctoniques.

Cette étude a été réalisée avec des modèles idéalisés ayant permis de mener une étude de processus. L'influence de la dynamique de la couche mélangée, d'une part et de la turbulence à méso- et submésoséchelle d'autre part sur la structure d'un écosystème à l'équilibre, ont pu être étudiées indépendamment l'une de l'autre. Nous avons rationalisé d'une part l'effet d'un mélange constant dans la couche mélangée et d'autre part le rôle clé des injections verticales dans les structures turbulentes telles que les tourbillons et les filaments sur la compétition et la coexistence phytoplanctonique. Ce travail a néanmoins plusieurs limitations. Tout d'abord, l'intensité lumineuse est considérée constante dans

notre configuration SQG, alors que c'est un paramètre clé pour la croissance du phytoplancton. Comme les nutriments, c'est une ressource qui contraint le développement phytoplanctonique. Ensuite, le rôle de dynamique SQG est étudié indépendamment de la dynamique de la couche mélangée alors que ces deux dynamiques sont en réalité couplées de façon non-linéaire. Ceci peut avoir une incidence sur la distribution des espèces de l'écosystème. Enfin, notre paramétrisation du broutage par le zooplancton est malgré tout très simplifiée même si elle donne des résultats satisfaisants en terme de distribution phytoplanctonique dans un contexte 1D.

Pour pallier la limitation du modèle concernant la variabilité de la lumière dans la couche de surface, une première solution serait de considérer une profondeur de la couche de surface variable en temps et en espace. La configuration décrite par Flierl and Davis (1993) (leur 'non-entraining case') serait appropriée à cette étude. Dans cette configuration, les vitesses prédites par le modèle SQG servent, cette fois à advecter la base de la couche de surface. Dans ce cas, l'intensité lumineuse moyenne dans la couche de surface varie en fonction de la profondeur de celle-ci. Comparé à notre configuration du modèle SQG, celle-ci implique une intensité lumineuse variable mais pas d'injections verticales à la base de la couche de surface. Cette solution permettrait d'explorer la compétition dans l'autre direction du diagramme de bifurcation (I, C_0) .

Une deuxième solution serait de coupler notre modèle SQG à un modèle de couche mélangée très simplifié du type 'bulk mixed layer model' (Klein and Hua, 1988) basé sur l'équation de l'énergie cinétique turbulente (TKE) intégrée sur la couche de surface et qui permet de prédire la vitesse d'entraînement à travers la base de la couche de surface (à partir du critère de Richardson). Cette couche mélangée serait notre couche de surface. Les propriétés y sont instantanément homogénéisées (diffusivité infinie à l'intérieur de la couche). Avec cette configuration, la profondeur h de la couche mélangée serait variable et il y aurait entraînement de nutriments à travers la base de la couche mélangée. Cette seconde configuration permettrait de considérer la compétition et la distribution des deux espèces lorsqu'elles sont soumises à deux éléments limitants : les nutriments et la lumière.

Dans la réalité, de nombreux mécanismes sont susceptibles d'avoir un impact sur la compétition entre phytoplanctons. En particulier, McGillicuddy et al. (1998) ont défini

le mécanisme d'‘eddy pumping’ (figure 1.6) qui leur a permis d'expliquer les anomalies positives de chlorophylle dans les cyclones. Lévy (2003) a par ailleurs montré que le transport horizontal induit par les tourbillons associé à un gradient de nutriments grande-échelle pouvait expliquer des maxima de biomasse phytoplanctonique observés dans certains tourbillons. De plus, dans cette expérience de Lévy (2003), les tourbillons étant générés par instabilité barocline, la conservation de la vorticité potentielle implique que la formation d'un cyclone est associée au mécanisme de ‘vortex stretching’ (Williams and Follows, 2003) et donc à un downwelling de la base du cyclone (et inversement pour un anticyclone). Ces ‘vortex stretching/squeezing’ peuvent par conséquent influencer le développement phytoplanctonique du fait de l'advection verticale de l'écosystème dans le gradient de lumière. Lévy (2003) en a conclu que la connaissance de l'histoire d'un tourbillon est nécessaire pour discriminer l'origine des anomalies de chlorophylle. Ces mécanismes s'ajoutent aux injections de nutriments à submésos-échelle dues à la frontogénèse et dont le rôle sur la distribution de deux espèces phytoplanctoniques a été rationalisé durant cette thèse. Le but ultime de ces investigations serait de quantifier les influences relatives de la frontogénèse, du transport horizontal, du mécanisme de ‘vortex stretching/squeezing’ et du mécanisme d'‘eddy pumping’ sur les compétitions entre espèces phytoplanctoniques. Et ceci ne pourra être réalisé qu'en lien direct avec des observations in situ à fine-échelle lorsque ces observations atteindront une résolution spatio-temporelle suffisante.

Par ailleurs, notre approche avec une espèce de zooplancton exerçant un contrôle moyen sur les deux espèces phytoplanctoniques nous a permis d'étudier l'influence de la limitation par les nutriments (‘bottom-up control’) sur la compétition phytoplanctonique, puis d'en déduire le rôle de la dynamique océanique sur cette compétition. Cependant, on sait que la structuration des écosystèmes planctoniques n'est pas contrôlée uniquement par la limitation par les nutriments (‘bottom-up control’) mais aussi par la prédation (‘top-down control’). En particulier, la réponse fonctionnelle d'un écosystème planctonique aux injections de nutriments dépend très fortement de sa structure (Hulot et al., 2000). La question du contrôle par la prédation est une question cruciale mais qui est loin d'être simple. Plusieurs voies en modélisation sont explorées actuellement pour mieux représenter le rôle des maillons trophiques supérieurs. La première vise à représenter fi-

nement les cascades trophiques en développant des modèles structurés continûment en classes de taille (Maury et al., 2007a,b, Baird and Suthers, A paraître, Franks, Comm. Pers). La seconde vise à représenter seulement un certain nombre de groupes clés tels que les copépodes par exemple (Stibor et al., 2004) ou des structures de réseaux trophiques à branches multiples (“ecosystem models with multiple food chains”) (Armstrong, 1994, 2003). Ceci permettrait d’étudier l’influence de la structure de l’écosystème et de la longueur des chaînes trophiques sur la diversité phytoplanctonique. En effet, une chaîne alimentaire avec une longueur paire ou impaire peut profondément changer la dynamique intrinsèque d’un écosystème. Dans notre étude, nous avons deux chaînes alimentaires parfaitement symétriques (quatre compartiments pour chaque branche, NPZD) mais ce n’est pas forcément le cas dans la réalité. Le déséquilibre en terme de longueur entre chaînes alimentaires dans l’écosystème peut considérablement modifier le comportement de l’écosystème.

En adoptant la même démarche que dans cette thèse, on pourrait étudier préalablement la dynamique intrinsèque de l’écosystème ainsi raffiné (au moins numériquement) isolé de toute dynamique océanique. Puis on pourrait regarder comment la dynamique submésoscale pleinement turbulente organise la distribution des espèces de l’écosystème dans chacune des deux voies proposées.

Enfin, un autre axe de recherche est porteur actuellement : l’influence de la sédimentation sur la structuration d’écosystème. En effet, les espèces de phytoplancton sont soumises à la gravité et ne pouvant se mouvoir, elles coulent irrémédiablement vers le fond de l’océan. La vitesse de sédimentation dépend de la taille de l’espèce de phytoplancton considérée. Les vitesses verticales intenses induites par la dynamique à submésoscale sont susceptibles de compenser la sédimentation de certaines espèces (Rodriguez et al., 2001) et donc de jouer, par cet intermédiaire, un rôle clé sur la compétition entre espèces de phytoplancton.

Bibliographie

- Abraham, E., 1998. The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* 391, 577–580.
- Agustí, S., Satta, M., Mura, M., Benavent, E., 1998. Dissolved esterase activity as a tracer of phytoplankton lysis : evidence of high phytoplankton lysis rates in the northwestern Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, 1836–1849.
- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., Bréon, F., 2005. Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery. *Deep-Sea Research Part I* 52 (11), 1989–2004.
- Anderson, T., 2005. Plankton functional type modelling : running before we can walk ? *Journal of Plankton Research* 27, 1073–1081.
- Anderson, T., Pondaven, P., 2003. Non-redfield carbon and nitrogen cycling in the sargasso sea : pelagic imbalances and export flux. *Deep-Sea Research I* 50, 573–591.
- André, J., Navarette, C., Blanchot, J., Radenac, M., 1999. Picophytoplankton dynamics in the equatorial Pacific : Growth and grazing rates from cytometric counts. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 104 (C2).
- Armstrong, R., 1994. Grazing limitation and nutrient limitation in marine ecosystems : steady state solutions of an ecosystem model with multiple food chains. *Limnology and Oceanography*, 597–608.
- Armstrong, R., 2003. A hybrid spectral representation of phytoplankton growth and zooplankton response : the “control rod” model of plankton interaction. *Deep-Sea Research Part II* 50 (22-26), 2895–2916.

BIBLIOGRAPHIE

- Baas Becking, L., 1934. *Geobiology*. Stockum & Zoon, NV, The Netherlands, 263pp.
- Banse, K., 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr* 27 (105), 9–107.
- Barth, J., Cowles, T., Pierce, S., 2001. Mesoscale physical and bio-optical structure of the Antarctic Polar Front near 170 W during austral spring. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 106 (C7).
- Barton, A., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J., Follows, M., 2010. Patterns of Diversity in Marine Phytoplankton. *Science*.
- Benincà, E., Huisman, J., Heerkloss, R., Johnk, K., Branco, P., Van Nes, E., Scheffer, M., Ellner, S., 2008. Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature* 451 (7180), 822–825.
- Biddanda, B., Pomeroy, L., 1988. Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. Microbial succession. *Marine ecology progress series*. Oldendorf 42 (1), 79–88.
- Blumen, W., 1978. Uniform potential vorticity flow : Part I. Theory of wave interactions and two-dimensional turbulence. *Journal of the Atmospheric Sciences* 35 (5), 774–783.
- Bracco, A., Provenzale, A., Scheuring, I., 2000. Mesoscale vortices and the paradox of the plankton. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 267, 1795–1800.
- Bricaud, A., Claustre, H., Ras, J., Oubelkheir, K., 2004. Natural variability of phytoplanktonic absorption in oceanic waters : Influence of the size structure of algal populations. *J. Geophys. Res* 109 (C11).
- Busenberg, S., Kumar, S., Austin, P., Wake, G., 1990. The dynamics of a model of a plankton-nutrient interaction. *Bulletin of Mathematical Biology* 52 (5), 677–696.
- Campbell, J., Aarup, T., 1989. Photosynthetically available radiation at high latitudes. *Limnology and Oceanography*, 1490–1499.
- Capet, X., Klein, P., Hua, B., Lapeyre, G., McWilliams, J., 2008. Surface kinetic energy transfer in surface quasi-geostrophic flows. *Journal of Fluid Mechanics* 604, 165–174.

- Carton, X., 2009. Oceanic vortices. Springer Verlag.
- Chisholm, S., 1992. Phytoplankton size. Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea, 213–237.
- Claustre, H., Kerhervé, P., Marty, J.-C., Prieur, L., Videau, C., Hecq, J.-Y., 1994. Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front : Ecological and biogeochemical implications. *Journal of Marine Research* 52, 711–742.
- Dandonneau, Y., Montel, Y., Blanchot, J., Giraudeau, J., Neveux, J., 2006. Temporal variability in phytoplankton pigments, picoplankton and coccolithophores along a transect through the north atlantic and tropical southwestern pacific. *Deep-Sea Research I* 53, 689–712.
- Denman, K., Pena, M., 1999. A coupled 1-D biological/physical model of the northeast subarctic Pacific Ocean with iron limitation. *Deep-Sea Research Part II* 46 (11-12), 2877–2908.
- Ebenhöh, W., 1988. Coexistence of an unlimited number of algal species in a model system. *Theoretical Population Biology* 34 (2), 130–144.
- Edwards, A., Brindley, J., 1999. Zooplankton mortality and the dynamical behaviour of plankton population models. *Bulletin of mathematical biology* 61 (2), 303–339.
- Edwards, A. M., 2001. Adding detritus to a nutrient-phytoplankton-zooplankton model : a dynamical-systems approach. *Journal of Plankton Research* 23, 389–413.
- Edwards, C., Powell, T., Batchelder, H., 2000. The stability of an NPZ model subject to realistic levels of vertical mixing. *Journal of Marine Research* 58 (1), 37–60.
- Eppley, R., Rogers, J., McCarthy, J., 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 14 (6), 912–920.
- Falkowski, P., 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biochemical cycles. *Photosynthesis Research* 39 (3), 235–258.

BIBLIOGRAPHIE

- Falkowski, P., Raven, J., 1997. Aquatic photosynthesis. Blackwell science, Massachusetts. US.
- Fasham, M., Ducklow, H., McKelvie, S., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research* 48 (3), 591–639.
- Flierl, G., Davis, C., 1993. Biological effects of Gulf Stream meandering. *Journal of Marine Research* 51 (3), 529–560.
- Flierl, G., McGillicuddy, D., 2002. Mesoscale and submesoscale physical-biological interactions. *The Sea* 12, 113–185.
- Flöder, S., Sommer, U., 1999. Diversity in planktonic communities : An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnology and Oceanography* 44 (4), 1114–1119.
- Follows, M., Dutkiewicz, S., Grant, S., Chisholm, S., 2007. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* 315 (5820), 1843.
- Franks, P., Wroblewski, J., Flierl, G., 1986. Behavior of a simple plankton model with food-level acclimation by herbivores. *Marine Biology* 91 (1), 121–129.
- Fryxell, G., Gould, R., Balmori, E., Theriot, E., 1985. Gulf Stream warm core rings : phytoplankton in two fall rings of different ages. *Journal of Phytoplankton Research* 7, 339–364.
- Gaspar, P., Grégoris, Y., Lefevre, J., 1990. A simple eddy kinetic energy model for simulations of the oceanic vertical mixing : Tests at Station Papa and long-term upper ocean study site. *Journal of Geophysical Research* 95 (C9).
- Hakim, G., Snyder, C., Muraki, D., 2002. A new surface model for cyclone-anticyclone asymmetry. *Journal of Atmospheric Sciences* 59, 2405–2419.
- Hardin, G., 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131 (3409), 1292–1297.
- Harding, L., Meeson, B., Prézelin, B., Sweeney, B., 1981. Diel periodicity of photosynthesis in marine phytoplankton. *Marine Biology* 61 (2), 95–105.

-
- Harrison, W., Harris, L., Irwin, B., 1996. The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer : Nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentrations. *Limnology and Oceanography* 41 (1), 16–32.
- Held, I., Pierrehumbert, R., Garner, S., Swanson, K., 1995. Surface quasi-geostrophic dynamics. *Journal of Fluid Mechanics* 282, 1–20.
- Hess, W., Rocap, G., Ting, C., Larimer, F., Stilwagen, S., Lamerdin, J., Chisholm, S., 2001. The photosynthetic apparatus of *Prochlorococcus* : Insights through comparative genomics. *Photosynthesis Research* 70 (1), 53–71.
- Hirst, A., Kiørboe, T., 2002. Mortality of marine planktonic copepods : global rates and patterns. *Marine Ecology Progress Series* 230, 195–209.
- Hodges, B. A., Rudnick, D. L., 2004. Simple models of steady deep maxima in chlorophyll and biomass. *Deep-Sea Research I* 51, 999–1015.
- Hoskins, B., 1982. The Mathematical Theory of Frontogenesis. *Annual Reviews in Fluid Mechanics* 14 (1), 131–151.
- Hoskins, B., Draghici, I., Davies, H., 1978. A new look at the ω -equation. *Quart. J. R. Met. Soc.* 104, 31–38.
- Huisman, J., Pham Thi, N. N., Karl, D., Sommeijer, B., 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* 439, 322–325.
- Huisman, J., Weissing, F., 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402, 407–410.
- Hulot, F., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., Loreau, M., 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405 (6784), 340–344.
- Hutchinson, G., 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95, 137–145.
- Jeffrey, S., Hallegraeff, G., 1980. Studies of phytoplankton species and photosynthetic pigments in a warm core eddy of the east australian current. i. summer populations. *Marine Ecology Progress Series* 3, 285–294.

BIBLIOGRAPHIE

- Kiørboe, T., 1997. Population regulation and role of mesozooplankton in shaping marine pelagic food webs. *Hydrobiologia* 363 (1), 13–27.
- Klein, P., Hua, B., 1988. Mesoscale heterogeneity of the wind-driven mixed layer : influence of a quasigeostrophic flow. *Journal of Marine Research* 46 (3), 495–525.
- Klein, P., Hua, B., Lapeyre, G., Capet, X., Le Gentil, S., Sasaki, H., 2008. Upper Ocean Turbulence from High-Resolution 3D Simulations. *Journal of Physical Oceanography* 38 (8), 1748–1763.
- Klein, P., Lapeyre, G., 2009. The oceanic vertical pump induced by mesoscale turbulence. *Annual Review of Marine Science* 1, 361–375.
- Koszalka, I., Bracco, A., Pasquero, C., Provenzale, A., 2007. Plankton cycles disguised by turbulent advection. *Journal of Theoretical Biology*.
- Krivan, V., 1996. Optimal Foraging and Predator–Prey Dynamics. *Theoretical Population Biology* 49 (3), 265–290.
- Krivan, V., 1997. Dynamic Ideal Free Distribution : Effects of Optimal Patch Choice on Predator-Prey Dynamics. *American Naturalist* 149 (1), 164–178.
- Lapeyre, G., Klein, P., 2006a. Dynamics of the upper oceanic layers in terms of surface quasigeostrophy theory. *Journal of Physical Oceanography* 36, 165–176.
- Lapeyre, G., Klein, P., 2006b. Impact of the small-scale elongated filaments on the oceanic vertical pump. *Journal of Marine Research* 64, 835–851.
- Le Traon, P., Morrow, R., 2001. Ocean currents and eddies. *International Geophysics Series* 69, 171–216.
- Legal, C., Klein, P., Treguier, A., Paillet, J., 2007. Diagnosis of the vertical motions in a mesoscale stirring region. *Journal of Physical Oceanography* 37 (5), 1413–1424.
- Lehahn, Y., d'Ovidio, F., Lévy, M., Heifetz, E., 2007. Stirring of the northeast Atlantic spring bloom : A Lagrangian analysis based on multisatellite data. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 112 (C8), C08005.

- Lesieur, M., 2008. Turbulence in fluids. Springer Verlag.
- Lesieur, M., Sadourny, R., 1981. Satellite-sensed turbulent ocean structure. *Nature*.
- Lévy, M., 2003. Mesoscale variability of phytoplankton and of new production : Impact of the large-scale nutrient distribution. *Journal of Geophysical Research-Oceans* 108 (C11), 3358.
- Lévy, M., 2008. The Modulation of Biological Production by Oceanic Mesoscale Turbulence. *Lecture Notes in Physics* 744, 219–261.
- Lévy, M., Klein, P., Tréguier, A., 2001. Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *Journal of Marine Research* 59, 535–565.
- Lima, I. D., Olson, D. B., Doney, S. C., 2002a. Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments : Biological production and community structure. *Journal of Geophysical Research* 107, 25–1.
- Lima, I. D., Olson, D. B., Doney, S. C., 2002b. Intrinsic dynamics and stability properties of size-structured pelagic ecosystem models. *Journal of Plankton Research* 24, 533–556.
- Lønborg, 2009. Bioavailability and bacterial degradation rates of dissolved organic matter in a temperate coastal area during an annual cycle. *Marine chemistry* 113 (3-4), 219–226.
- Longhurst, A., 1998. *Ecological geography of the sea*. Academic Press.
- Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., Caverhill, C., 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research* 17 (6), 1245–1271.
- Löptien, U., Eden, C., Timmermann, A., Dietze, H., 2009. Effects of biologically induced differential heating in an eddy-permitting coupled ocean-ecosystem model. *Journal of Geophysical Research* 114 (C06011).

BIBLIOGRAPHIE

- MacIntyre, H., Kana, T., Anning, T., Geider, R., 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of phycology* 38 (1), 17–38.
- Marbà, N., Duarte, C., Agustí, S., 2007. Allometric scaling of plant life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (40), 15777–15780.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1 (4), 493–509.
- Martin, A., 2003. Phytoplankton patchiness : the role of lateral stirring and mixing. *Progress in Oceanography* 57 (2), 125–174.
- Martin, A., Richards, K., Bracco, A., Provenzale, A., 2002. Patchy productivity in the open ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 16, 9 :1–9 :9.
- Martin, A., Richards, K., Fasham, M., 2001. Phytoplankton production and community structure in an unstable frontal region. *Journal of Marine Systems* 28, 65–89.
- Martin, A., Srokosz, M., 2002. Plankton distribution spectra : inter-size class variability and the relative slopes for phytoplankton and zooplankton. *Geophysical Research Letters* 29, 66 :1–66 :4.
- Maury, O., Faugeras, B., Shin, Y., Poggiale, J., Ari, T., Marsac, F., 2007a. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1 : The model. *Progress in Oceanography* 74 (4), 479–499.
- Maury, O., Shin, Y., Faugeras, B., Ben Ari, T., Marsac, F., 2007b. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 2 : Simulations. *Progress in Oceanography* 74 (4), 500–514.
- McCauley, E., Murdoch, W., 1987. Cyclic and stable populations : plankton as paradigm. *American Naturalist*, 97–121.
- McGillicuddy, D., Robinson, A., McCarthy, J., 1995. Coupled physical and biological modelling of the spring bloom in the North Atlantic (II) : three dimensional bloom and post-bloom processes. *Deep-Sea Research Part I* 42 (8), 1359–1398.

-
- McGillicuddy, D., Robinson, A., Siegel, D., Jannasch, H., Johnson, R., Dickey, T., McNeil, J., Michaels, A., Knap, A., 1998. Influence of mesoscale eddies on new production in the sargasso sea. *Nature* 394, 263–265.
- McGillicuddy, D. J., Anderson, L. A., Doney, S. C., Maltrud, M. E., 2003. Eddy-driven sources and sinks of nutrients in the upper ocean : Results from a 0.1 ° resolution model of the North Atlantic. *Global Biogeochemical Cycles* 17, 4–1.
- McGurk, M., 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae : role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34, 227–242.
- Moloney, C., Field, J., 1989. General allometric equations for rates of nutrient uptake, ingestion, and respiration in plankton organisms. *Limnol. Oceanogr* 34 (7), 1290–1299.
- Moloney, C., Field, J., 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *Journal of Plankton Research* 13 (5), 1003–1038.
- Morel, A., 1991. Light and marine photosynthesis : A spectral model with geochemical and climatological implications. *Progress in Oceanography* 26 (3), 263–306.
- Moum, J. N., Smyth, W. D., 2001. Upper ocean mixing processes. In : *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, pp. 3093 – 3100.
- Newell, R., Lucas, M., Linley, E., 1981. Rate of degradation and efficiency of conversion of phytoplankton debris by marine microorganisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6, 123–136.
- Olson, D., Hood, R., 1994. Modelling pelagic biogeography. *Progress in Oceanography* 34 (2), 161–205.
- Oschlies, A., Garçon, V., 1998. Eddy-induced enhancement of primary production in a model of the north atlantic ocean. *Nature* 394, 266–269.
- Panagiotopoulos, C., Sempéré, R., Obernosterer, I., Striby, L., Goutx, M., Van Wambeke, F., Gautier, S., Lafont, R., 2002. Bacterial degradation of large particles in the southern Indian Ocean using in vitro incubation experiments. *Organic Geochemistry* 33 (8), 985–1000.

BIBLIOGRAPHIE

- Pasquero, C., Bracco, A., Provenzale, A., 2004. Coherent vortices, lagrangian particles and the marine ecosystem. *Shallow flows*, 399–412.
- Passarge, J., Huisman, J., 2002. Competition in well-mixed habitats : From competitive exclusion to competitive chaos. *Ecological Studies* 161, 7–42.
- Perruche, C., Rivière, P., Pondaven, P., Carton, X., 2010. Phytoplankton competition and coexistence : intrinsic ecosystem dynamics and impact of vertical mixing. *Journal of Marine Systems* 81, 99–111.
- Pierrehumbert, R., Held, I., Swanson, K., 1994. Spectra of local and nonlocal two-dimensional turbulence. *Chaos, Solitons & Fractals* 4 (6), 1111–1116.
- Pollard, R., Regier, L., 1992. Vorticity and vertical circulation at an ocean front. *Journal of Physical Oceanography* 22 (6), 609–625.
- Rhines, P., 2001. Mesoscale eddies. *Academic Press Encyclopedia of Ocean sciences*, 1717–1730.
- Riley, G., 1957. Phytoplankton of the north central sargasso sea, 1950-52. *Limnology and Oceanography* 2, 252–270.
- Rivière, P., Pondaven, P., 2006. Phytoplankton size classes competitions at sub-mesoscale in a frontal oceanic region. *Journal of Marine Systems* 60, 345–364.
- Robinson, A., McGillicuddy, D., Calman, J., Ducklow, H., Fasham, M., Hoge, F., Leslie, W., McCarthy, J., Podewski, S., Porter, D., Saure, G., Yoder, J., 1993. Mesoscale and upper ocean variabilities during the 1989 JGOFS bloom study. *Deep-Sea Res* 40 (1-2), 9–35.
- Rodriguez, J., Tintoré, J., Allen, J., Blanco, J., Gomis, D., Reul, A., Ruiz, J., Rodriguez, V., Echevarria, F., Jiménez-Gomez, F., 2001. Mesoscale vertical motion and the size structure of phytoplankton in the ocean. *Nature* 410, 360–363.
- Roy, S., Chattopadhyay, J., 2007. Towards a resolution of 'the paradox of the plankton' : A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecological Complexity* 4 (1-2), 26–33.

-
- Schlitzer, R., 2000. Applying the adjoint method for biogeochemical modeling : export of particulate organic matter in the world ocean. *Geophysical Monograph* 114, 107–124.
- Smith, K., Boccaletti, G., Henning, C., Marinov, I., Tam, C., Held, I., Vallis, G., 2002. Turbulent diffusion in the geostrophic inverse cascade. *Journal of Fluid Mechanics* 469, 13–48.
- Steele, J., Henderson, E., 1992. The role of predation in plankton models. *Journal of Plankton Research* 14 (1), 157–172.
- Stibor, H., Vadstein, O., Diehl, S., Gelzleichter, A., Hansen, T., Hantzsche, F., Katechakis, A., Lippert, B., Loseth, K., Peters, C., et al., 2004. Copepods act as a switch between alternative trophic cascades in marine pelagic food webs. *Ecology Letters* 7 (4), 321–328.
- Straile, D., 1997. Gross growth efficiencies of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group. *Limnology and Oceanography* 42 (6), 1375–1385.
- Strass, V., 1992. Chlorophyll patchiness caused by mesoscale upwelling at fronts. *Deep-Sea Research* 39 (1), 75–96.
- Sverdrup, H., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil* 18 (3), 287.
- Sweeney, E., McGillicuddy, D., Buesseler, K., 2003. Biogeochemical impacts due to mesoscale eddy activity in the sargasso sea as measured et the bermuda atlantic time-series study (bats). *Deep-Sea Research II* 50, 3017–3039.
- Taguchi, S., 1976. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. *J. Phycol* 12 (2), 185–189.
- Tang, E., 1995. The allometry of algal growth rates. *Journal of Plankton Research* 17 (6), 1325–1335.
- Vaillancourt, R., Marra, J., Seki, M., Parsons, M., Bidigare, R., 2003. Impact of a cyclonic eddy on phytoplankton community structure and photosynthetic competency in the subtropical north pacific ocean. *Deep-Sea Research I* 50, 829–847.
-

BIBLIOGRAPHIE

- Vallis, G., 2006. Atmospheric and oceanic fluid dynamics : fundamentals and large-scale circulation. Cambridge University Press.
- Veldhuis, M., Timmermans, K., Croot, P., van der Wagt, B., 2005. Picophytoplankton ; a comparative study of their biochemical composition and photosynthetic properties. *Journal of Sea Research* 53 (1-2), 7–24.
- Vidussi, F., Claustre, H., Manca, B., Luchetta, A., Marty, J.-C., 2001. Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern mediterranean sea during winter. *Journal of Geophysical Research* 106, 939–956.
- Williams, R., Follows, M., 2003. Physical transport of nutrients and the maintenance of biological production. *Ocean biogeochemistry : The role of the ocean carbon cycle in global change*, 19–51.
- Wroblewski, J., O'Brien, J., 1976. A spatial model of phytoplankton patchiness. *Marine Biology* 35 (2), 161–175.

Abstract

The ocean is characterized by a high degree of turbulence with energetic eddies interacting together. In surface layers, observations and modeling studies reveal that mesoscale and submesoscale dynamics associated with the mixed layer dynamics strongly constrain the distribution of phytoplankton species. The aim of this PhD thesis is to carry out a numerical process study in order to rationalize the effect of mesoscale and submesoscale turbulence firstly, and of vertical mixing secondly, on phytoplankton diversity.

The analytical study of the intrinsic dynamics of a simple ecosystem model with two phytoplankton species allowed us to determine the non-linear equilibria and their stability in the parameter space thanks to the dynamical system theory.

Then, we showed that turbulent vertical diffusion is able to drive the coexistence between phytoplankton species. A sensitivity analysis to the depth of the mixed layer, to the mixing intensity and to the number of species was performed.

Finally, we showed that surface quasi-geostrophic dynamics also allow the coexistence of two phytoplankton species on one single limiting resource at statistical steady state. Moreover phytoplankton species distribution depends on the turbulent structure considered : filaments are better adapted to the large phytoplankton whereas eddies are found out to be ecological niches for the small phytoplankton. Whatever the turbulent structure, this study reveals that vertical nutrient injections are a key mechanism inducing these features concerning the distribution of phytoplankton species.

Résumé

L'océan est un milieu fortement turbulent caractérisé notamment par de nombreuses structures tourbillonnaires très énergétiques interagissant entre elles. Dans les couches de surface, les observations ainsi que les modèles montrent que cette dynamique mésoéchelle et submésoéchelle combinée à la dynamique de la couche mélangée, contraint fortement la distribution des espèces phytoplanctoniques. L'objet de cette thèse est de réaliser une étude de processus en modélisation numérique afin de rationaliser l'effet de la turbulence méso- et subméso-échelle d'une part et du mélange vertical d'autre part, sur la diversité phytoplanctonique.

L'étude analytique de la dynamique intrinsèque d'un modèle d'écosystème simple avec deux espèces de phytoplancton à l'aide de la théorie des systèmes dynamiques a tout d'abord permis de déterminer les équilibres non-linéaires ainsi que leur stabilité en fonction des paramètres.

Nous avons montré ensuite que la diffusion verticale turbulente est un moteur de la coexistence des espèces phytoplanctoniques. La sensibilité de ces résultats a été testée à la fois vis à vis de la profondeur de la couche mélangée, de l'intensité du mélange et du nombre d'espèces phytoplanctoniques.

Enfin, nous avons montré que la turbulence quasi-géostrophique de surface permet également la coexistence de deux espèces phytoplanctoniques sur une ressource limitante à l'équilibre statistique. De plus, ce type de turbulence organise différemment les espèces selon les structures : les structures filamentaires sont favorables au grand phytoplancton alors que les tourbillons apparaissent comme des niches écologiques pour le petit phytoplancton. Cette étude révèle que dans tous les cas, les injections verticales de nutriments sont un facteur important induisant cette différence de distribution entre les espèces.