

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

ABAISSEMENT DE LA THERMOCLINE D'UN LAC: LE LIEN
ENTRE LE MAXIMUM DE CHLOROPHYLLE PROFOND, LA
SUPERPOSITION SPATIALE ET LA DIVERSITÉ DU
PHYTOPLANCTON

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

VINCENT OUELLET JOBIN

FÉVRIER 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Ce projet de maîtrise s'insère dans le cadre plus global du projet TIMEX (*Thermocline Induced Mixing Experiment*). Ce projet a eu lieu de 2007 à 2012 et avait pour but d'investiguer les conséquences possibles sur un écosystème aquatique d'un abaissement de la thermocline causé par les changements climatiques. Il s'agit d'une collaboration entre 4 chercheurs : Yves Prairie (UQAM), Beatrix Beisner (UQAM), John Gunn (Laurentian University, Sudbury) et Marc Amyot (Université de Montréal). Ce mémoire a pour but d'examiner l'effet de l'abaissement de la thermocline sur les dynamiques compétitives du phytoplancton mais aussi d'améliorer les connaissances actuelles sur les mécanismes de coexistence en milieu naturel.

En premier lieu, je tiens à remercier Beatrix Beisner pour toutes ces nombreuses qualités qui font d'elle une directrice de recherche exceptionnelle. Elle a un don pour faire sortir le meilleur de chacun et d'être toujours là pour nous supporter, même dans les moments les plus difficiles.

Merci également à mes collègues de laboratoire et de bureau, Joanna Gauthier, Sara Mercier-Blais, Geneviève Thibodeau et Nicolas Fortin St-Gelais, pour les nombreux conseils, coups de main, discussions et cafés en votre compagnie. Une aide de terrain et en laboratoire précieuse a été fournie par Julien Arsenault, Marie-Pierre Beauvais, Simon Gauthier-Fauteux, Laura Marziali, Vincent Pilorge, Judith Plante, Akash Sastri, Anne Tremblay-Gratton et Katherine Velghe. Je suis également reconnaissant du personnel de la Station de Biologie des Laurentides pour leur soutien. Je tiens aussi à remercier Peter Leavitt et Zoraida Quiñones-

Rivera de l'Université de Regina pour leur aide avec les analyses au HPLC. Merci également à toutes mes rencontres extraordinaires pour leur accueil hors du commun qui a fait de mon séjour dans la capitale de la Saskatchewan un moment mémorable.

Je désire aussi manifester ma gratitude pour le financement m'ayant été accordé sous forme de bourses de maîtrise par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) ainsi qu'au Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies (FRQNT), une bourse à la mobilité offerte par le Ministère de l'Éducation, du Loisir et du Sport (MELS), ainsi que les bourses du CRSNG et du FRQNT accordées à ma directrice de recherche pour le projet TIMEX.

Un tout dernier merci à ma famille et mes amies et amis ; une grande part de ma réussite vous revient.

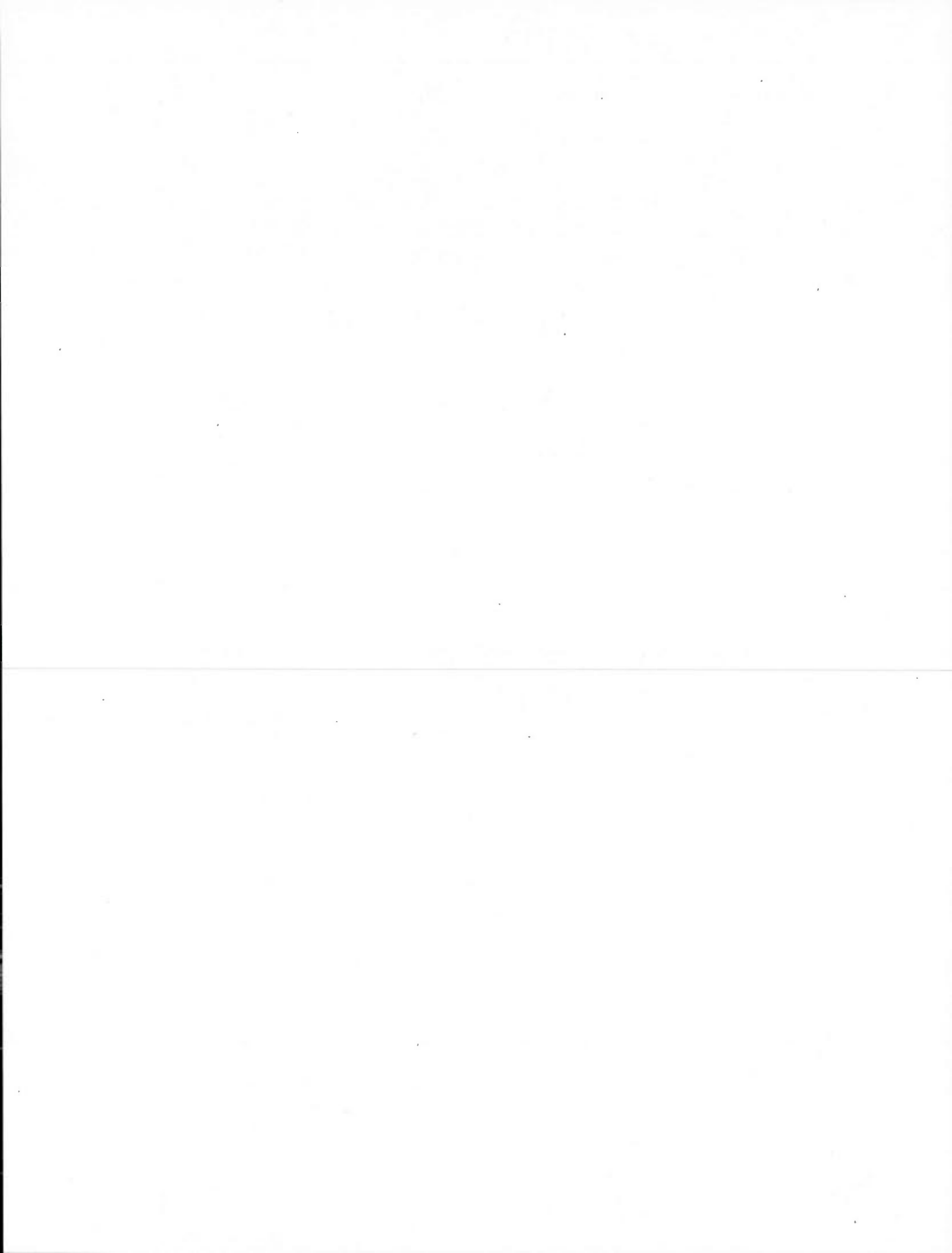
TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xi
RÉSUMÉ	xiii
INTRODUCTION	1
0.1 Stratification thermique et hétérogénéité de l'habitat	1
0.2 Coexistence et compétition dans un milieu mélangé	3
0.3 Coexistence et compétition en absence de mélange	5
0.4 Coexistence et compétition dans un milieu stratifié	7
0.5 Superposition spatiale et diversité	11
CHAPITRE I	
DEEP CHLOROPHYLL MAXIMA, SPATIAL OVERLAP AND DIVERSITY IN PHYTOPLANKTON EXPOSED TO EXPERIMENTALLY ALTERED THERMAL STRATIFICATION	15
1.1 Abstract	16
1.2 Introduction	17
1.3 Materials and methods	21
1.3.1 Experimental setup	21
1.3.2 Abiotic data	23
1.3.3 Biotic data	24
1.3.4 Statistical analyses	26
1.4 Results	27
1.4.1 Thermal stratification and stability	27
1.4.2 Phosphorus - light gradients	30

1.4.3	Deep chlorophyll maxima	31
1.4.4	Spatial Overlap (<i>SO</i>)	33
1.4.5	Phytoplankton Diversity	35
1.5	Discussion	36
1.5.1	What drives <i>SO</i> in a stratified north temperate lake?	36
1.5.2	What drives diversity in a stratified north temperate lake?	39
1.6	Acknowledgements	43
	CONCLUSION	45
	BIBLIOGRAPHIE	49

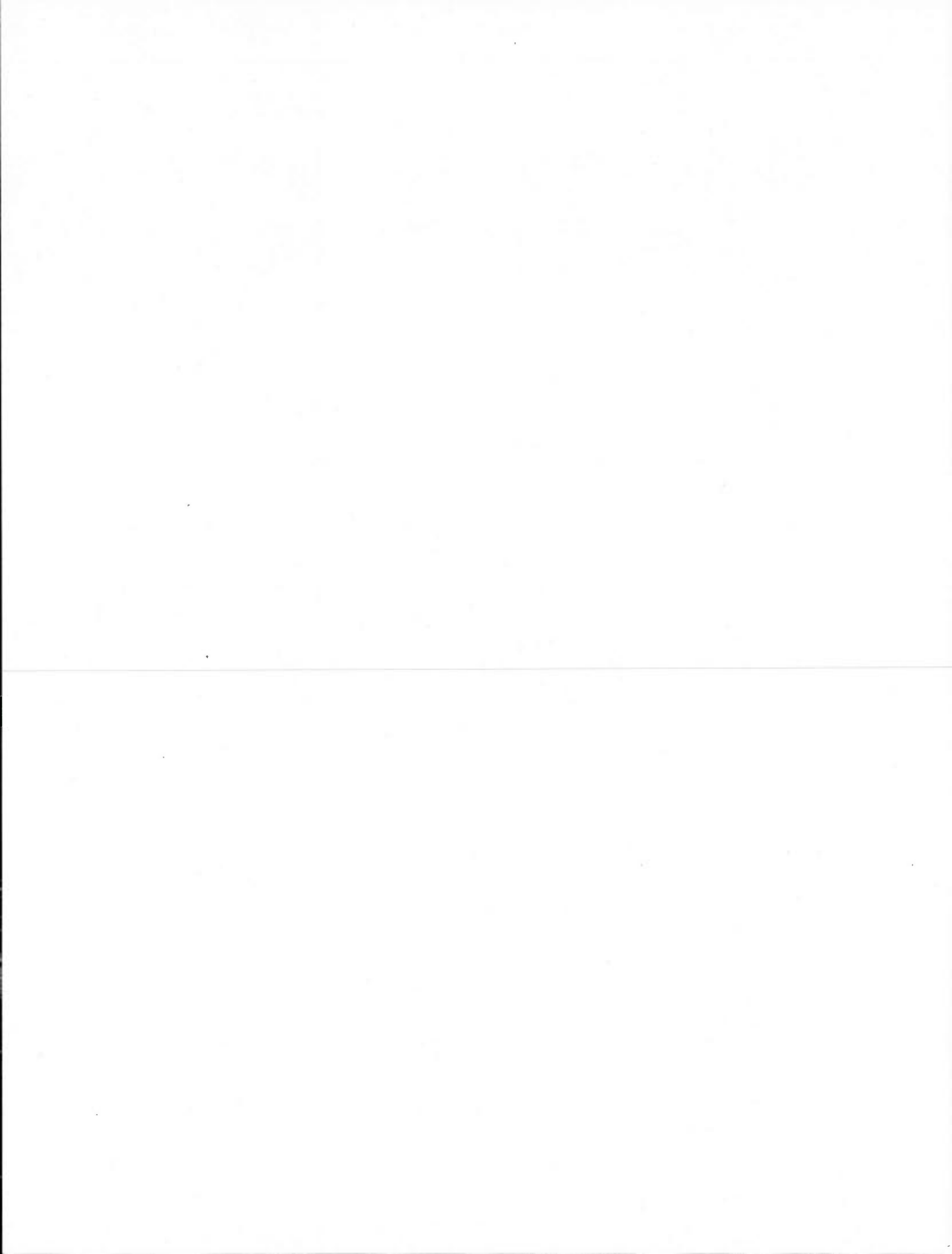
LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Map of Canada with the approximate location of Lake Croche in the Laurentides region along with a bathymetric map of the lake .	22
1.2 Vertical temperature profiles obtained from thermistor chains and total Chl <i>a</i> biomass along the vertical gradient throughout the sampling period in each basin	29
1.3 Average (\pm SE) total phosphorus and percentage of incident light by depth in each basin	30
1.4 Comparison of mean total phosphorus (\pm SE) for non-experimental and experimental years in each basin	31
1.5 Standardized biomass vertical profiles for the four FluoroProbe spectral group and temperature in each basin midway through the experiment (July 21 st 2012)	32
1.6 Average Chl <i>a</i> values in 1 m depth increments across the entire vertical profile as estimated by the FluoroProbe and zooplankton biomass as estimated by the LOPC in paired depth bins for four different dates across the focal period in each basin	34



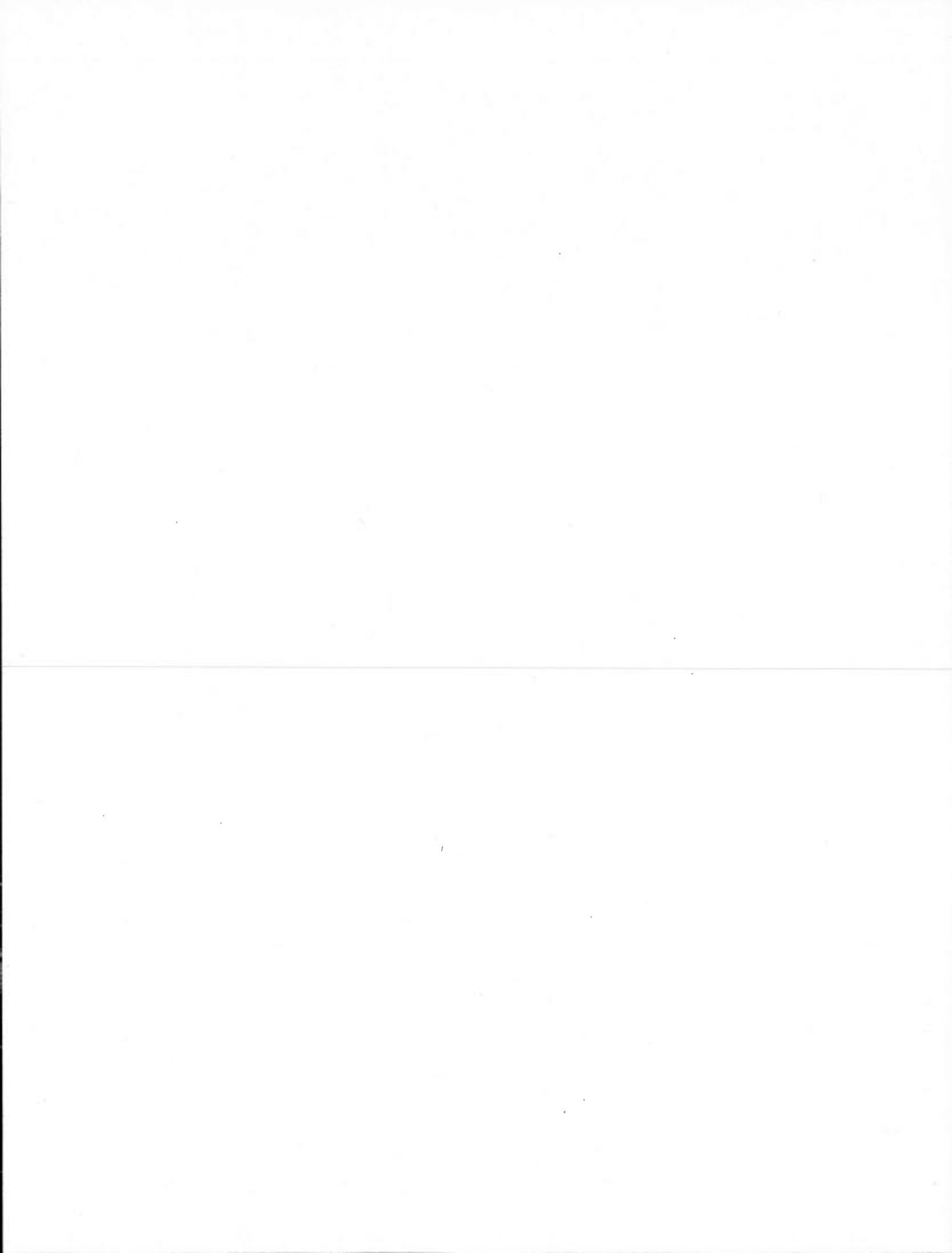
LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Mean (\pm SE) of the lake stratification and mixing indices, resources, phytoplankton spatial distribution and diversity in all three basins over the focal sampling period in the experimental year (2012) . .	28
1.2 Summary of the most significant regressions	34



LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

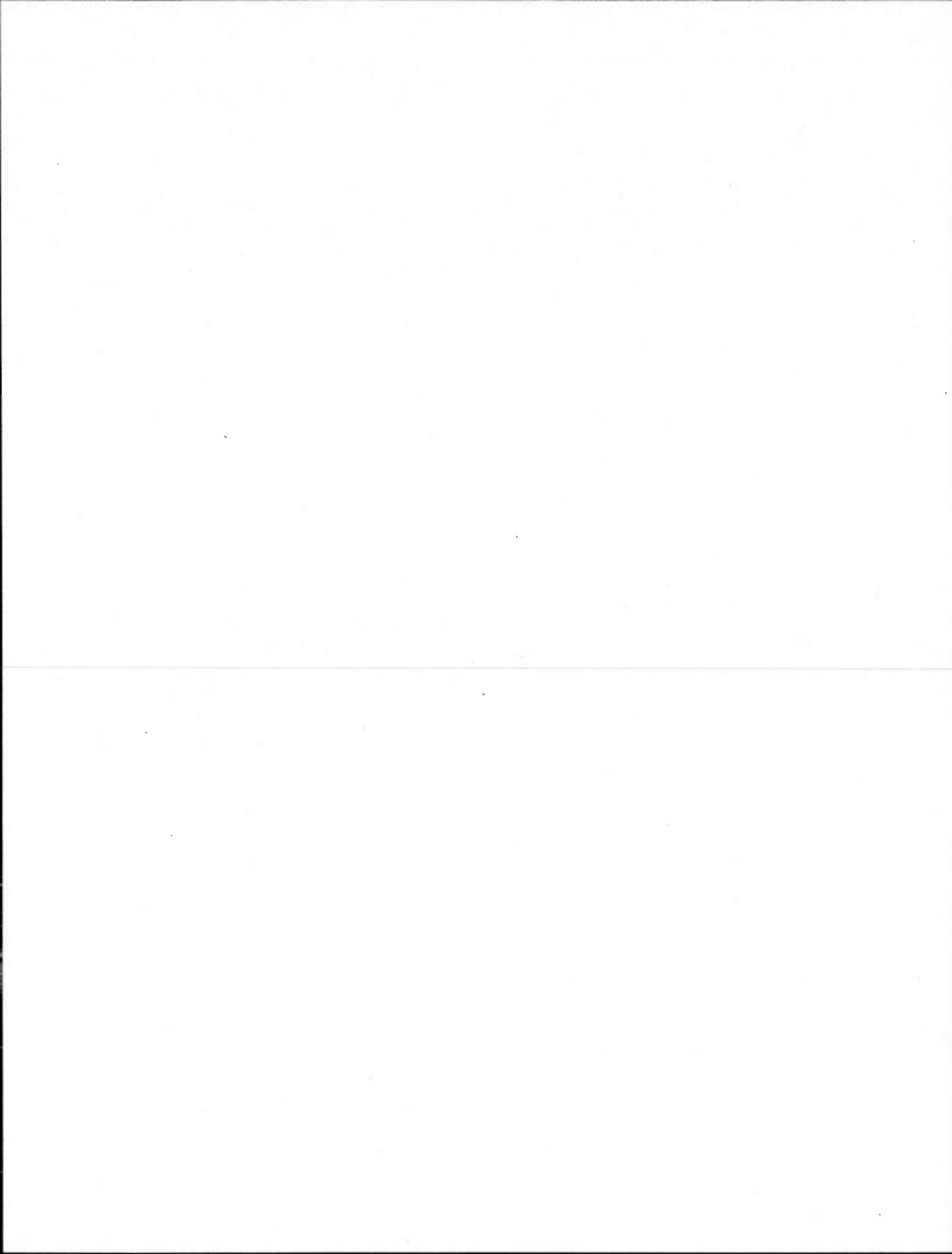
BACI	<i>Before-After-Control Impact</i>
B1	Bassin contrôle (<i>Control basin</i>)
B2	Bassin abaissé passivement (<i>Passively deepened basin</i>)
B3	Bassin abaissé activement (<i>Actively deepened basin</i>)
Chl <i>a</i>	Chlorophylle <i>a</i> (en mg L ⁻¹)
CRSNG	Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada
CV	Coefficient de variation
DCM	Maximum de chlorophylle profond (<i>Deep Chlorophyll Maxima</i>)
FP	FluoroProbe
FRQNT	Fonds de recherche du Québec – Nature et Technologies
<i>H</i>	Indice de diversité de Shannon calculé sur les données provenant du HPLC
HPLC	Chromatographie en phase liquide à haute performance (<i>High Performance Liquid Chromatography</i>)
<i>J</i>	Indice d'équitabilité de Pielou calculé sur les données provenant du HPLC
<i>L_N</i>	Lake number
LOPC	<i>Laser Optical Plankton Counter</i>
NSERC	<i>Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada</i>
<i>N²</i>	Fréquence de Brunt-Väisälä (<i>buoyancy frequency en anglais</i> , en s ⁻²)
PAR	<i>Photosynthetic active radiation</i>
<i>S</i>	Richesse spécifique (ou richesse en pigments) calculée sur les données provenant du HPLC
SE	Erreur type (<i>Standard Error</i>)
<i>S_M</i>	Richesse spécifique calculée sur les données provenant du microscope
<i>SO</i>	Indice de superposition spatiale (<i>Spatial Overlap</i>)
<i>S_T</i>	Nombre de Schmidt (en J m ⁻²)
TIMEX	En anglais, <i>Thermocline Induced Mixing EXperiment</i>
<i>TDP</i>	Phosphore dissous total (<i>Total Dissolved Phosphorus</i> , en µg L ⁻¹)
<i>TP</i>	Phosphore total (<i>Total Phosphorus en anglais</i> , en µg L ⁻¹)
<i>W</i>	Nombre de Wedderburn
<i>Z_{thermo}</i>	Profondeur de la thermocline (en m)
<i>Z_{photic}</i>	Profondeur de la zone photique (en m)



RÉSUMÉ

La théorie du rapport des ressources et d'autres modèles prédisent une diversité accrue lorsque les espèces sont capables d'utiliser un milieu hétérogène. Malgré plusieurs modèles et expériences en microcosme, il reste encore du travail pour lier la théorie aux milieux naturels. Dans cette étude, la superposition spatiale (*SO*) et la diversité du phytoplancton ont été échantillonnées quotidiennement durant trois semaines au mois de juillet 2012 dans le lac Croche. Ce lac naturellement divisé en trois bassins a été modifié expérimentalement durant le projet TIMEX. La thermocline d'un des bassins a été abaissée activement par une éolienne aquatique. La thermocline du bassin adjacent a aussi été abaissée à cause de la radiation de la chaleur à travers le rideau le séparant du premier bassin. Le dernier bassin a servi de contrôle. Il était attendu qu'un abaissement de la thermocline augmenterait le *SO* en raison d'un agrandissement de la couche mélangée et la redistribution subséquente du phytoplancton. À cause de la présence d'un maximum de chlorophylle profond (DCM) et d'un mélange moins profond, l'hypothèse opposée selon laquelle le découplage des gradients opposés de lumière et nutriments abaisserait le *SO* a été retenue. Les hypothèses énoncées prévoyaient également un effet négatif d'une augmentation du *SO* sur la diversité. Au contraire, une relation positive a été observée entre ces deux variables lorsque délai de 7 jours était imposé sur la diversité, probablement en raison d'une croissance positive à la profondeur du DCM où s'accumulait la biomasse. Un effet de la diversité sur le *SO* n'a été observé que dans le bassin approfondi activement.

Mots clés : Fluoropobe, Chromatographie liquide à haute pression, phytoplancton, superposition spatiale, diversité



INTRODUCTION

Bien que les écosystèmes aquatiques semblent être des environnements relativement simples, ceux-ci abritent une faune et une flore très complexes. C'est d'ailleurs l'idée qu'une grande diversité d'espèces différentes compétitionnent pour un nombre plutôt limité de ressources dans un milieu relativement homogène qui a fait naître l'idée du paradoxe du plancton d'Hutchinson (1961). En effet, selon le principe de l'exclusion compétitive (Hardin, 1960), seul le meilleur compétiteur pour l'élément limitant peut survivre dans un système dit à l'équilibre, une des prédictions de la théorie du rapport des ressources (*resource ratio theory*, Tilman 1980). Plusieurs explications ont été élaborées pour tenter de répondre à la question (voir les revues de Chesson (2000) pour une vue d'ensemble ou Scheffer et al. (2003) portant les aspects non spatiaux). Parmi les mécanismes explicatifs, la présence d'une structure spatiale variée et le partitionnement des ressources par les espèces habitant le milieu sont une des solutions possibles.

0.1 Stratification thermique et hétérogénéité de l'habitat

La plupart des systèmes aquatiques sont en effet structurés spatialement à cause de l'influence, entre autres, d'éléments physiques, tel le brassage de l'eau et la lumière, et d'éléments chimiques, comme les nutriments. Au niveau physique, les lacs dimictiques des latitudes nord-tempérées, bien représentés en sol québécois, sont caractérisés par deux périodes de stratification durant l'hiver et l'été, entrecoupées par des événements de mélange au printemps et à l'automne (Kalff, 2002). La stratification durant l'été définit un habitat hétérogène pour les organismes y vivant. La couche supérieure, l'épilimnion, est turbulente et généralement

moins riche en nutriments (Kalff, 2002; Litchman, 2007). Au contraire, la couche inférieure est plutôt non turbulente et contient plus de nutriments à cause de la décomposition de la matière organique au fond de l'eau (Kalff, 2002; Litchman, 2007). Les deux couches sont séparées par un gradient de température, la thermocline. Celle-ci, en imposant des restrictions sur la circulation des gaz et des nutriments, est un facteur physique très important pour les êtres vivants qui structure la colonne d'eau (Kalff, 2002).

La profondeur de la thermocline est contrôlée par de nombreux éléments. Elle peut dépendre notamment de la largeur du lac et du fetch (Mazumder et Taylor, 1994; France, 1997). Dans les petits lacs, c'est la transparence de l'eau qui affecte le plus la profondeur de la thermocline (Fee et al., 1996). Plus l'eau est claire, plus la thermocline est profonde, en raison de l'absorption accrue de l'énergie lumineuse dans les couches d'eau inférieures (Mazumder et Taylor, 1994; Fee et al., 1996; Snucins et Gunn, 2000). La transparence de l'eau peut être affectée par la présence d'algues mais surtout par la quantité de carbone organique dissous (COD) dans les petits lacs (Fee et al., 1996). Dans les lacs plus larges, ce sont plutôt les vents et la force de Coriolis qui déterminent la profondeur de la thermocline (Fee et al., 1996).

Des perturbations du milieu affectant ces paramètres pourraient ainsi mener à des changements dans la profondeur de la thermocline. Par exemple, la transparence peut être accrue par l'acidification de l'eau et les feux de forêts et diminuée par l'eutrophication expérimentale (Fee et al., 1996). Des prédictions sur les effets des changements climatiques prévoient aussi un décroissement des précipitations dans certaines régions, ce qui aurait pour effet de diminuer les apports en COD et ainsi augmenter la transparence et abaisser la thermocline (Fee et al., 1996). Toutefois, d'autres théories soutiennent que la thermocline pourrait au contraire être moins profonde en raison des changements climatiques (Hondzo et Stefan, 1993; De Stasio et al., 1996).

Donc, pour comprendre les effets de ces différents évènements et perturbations sur les lacs, il est essentiel d'évaluer l'influence de la profondeur de la thermocline sur les divers mécanismes biotiques. C'est dans ce cadre d'évaluation que s'insère mon projet qui a pour but d'observer l'importance de la profondeur de la thermocline sur les communautés de phytoplancton en relation avec la superposition spatiale des espèces.

Selon la théorie générale en écologie, une plus grande hétérogénéité de l'habitat permet à un plus grand nombre d'espèces de survivre par la création de niches diverses qu'il est possible d'exploiter (Hassell, Comins et May, 1994; Tilman, 1994). Étant donné que le brassage des eaux dans l'épilimnion disperse les nutriments uniformément, il y a moins de niches différentes que dans l'hypolimnion où un gradient se crée depuis le fond de l'eau où la décomposition s'opère. Ainsi, pour deux colonnes d'eau de même profondeur, celle n'étant pas ou peu mélangé est capable d'offrir plus de niches différentes (Jäger et al., 2008). En abaissant la thermocline, le volume d'eau brassé par les vents augmente au détriment de l'hypolimnion. L'environnement total est donc plus homogène. Pour comprendre comment des changements dans la profondeur de la thermocline peuvent influencer la biodiversité, il faut donc commencer par comprendre comment le mélange de l'eau affecte la compétition entre les espèces de phytoplancton. Plusieurs modèles théoriques et expérimentations peuvent aider à comprendre l'effet du mélange sur les algues.

0.2 Coexistence et compétition dans un milieu mélangé

Au niveau des nutriments, le phytoplancton a besoin de plusieurs éléments pour sa survie en différentes quantités. Ceux qui sont le plus fréquemment limitants sont l'azote, le phosphore, le fer et, pour les diatomées, le silicium (Tilman, Kilham et Kilham, 1982; Reynolds, 2006). Selon la théorie de compétition des ressources, le meilleur compétiteur est l'espèce capable de diminuer la concentration de la

ressource limitante à la plus basse concentration en monoculture, à l'équilibre (Tilman, Kilham et Kilham, 1982). Cette concentration, appelée R^* , est le point où le taux d'apport de la ressource est égal avec son taux d'utilisation par le phytoplancton (Tilman, Kilham et Kilham, 1982). Ainsi, en connaissant cette concentration critique pour un certain nutriment pour plusieurs espèces, il est possible de connaître l'issue de la compétition entre celles-ci (Tilman, Kilham et Kilham, 1982; Huisman et Weissing, 1995). Dans un milieu mélangé à l'équilibre, les modèles simples et les expériences en laboratoire montrent qu'il ne peut y avoir plus d'espèces que de ressources limitantes (Levins, 1979; Tilman, Kilham et Kilham, 1982). De plus, il ne peut y avoir de coexistence que si chaque espèce consomme plus de la ressource qui limite la croissance de l'autre (Huisman et Weissing, 1995). Depuis sa popularisation par Tilman (1980), cette théorie a été testée plusieurs fois et les résultats montrent son applicabilité dans une grande majorité des cas (Miller et al., 2005).

Contrairement aux nutriments qui peuvent être homogénéisés dans l'eau, la lumière a toujours un gradient vertical, même si les eaux sont brassées. Toutefois, tout comme pour les nutriments, il est possible de résumer les interactions de compétition à l'aide d'un paramètre d'intensité lumineuse critique (en opposition à la concentration critique) introduit par Huisman et Weissing (1994b;1995; Weissing et Huisman, 1994). L'intensité lumineuse critique, ou I_{out}^* , correspond à l'intensité lumineuse sortant de la colonne d'eau d'un chémostat lorsqu'une espèce cultivée en monoculture arrive à l'équilibre (Huisman et Weissing, 1994b). Ainsi, I_{out}^* est une valeur qui intègre l'absorption de la lumière par toute la biomasse du phytoplancton. Ce paramètre dépend de l'apport de lumière, diminuant lorsque la lumière incidente augmente (Huisman et Weissing, 1994b). D'une façon similaire aux nutriments, il est prédit que, à une lumière incidente constante, l'espèce possédant le I_{out}^* le plus bas sera capable d'exclure compétitivement toutes les autres espèces dans un milieu mélangé (Huisman et Weissing, 1994b; Weissing

et Huisman, 1994; Huisman, Oostveen et Weissing, 1999), ce qui a été vérifié expérimentalement (Huisman et al., 1999; Kardinaal et al., 2007). Toutefois, selon l'intensité lumineuse, l'issue de la compétition peut différer puisque le paramètre I_{out}^* est fonction de la lumière incidente (Huisman et Weissing, 1994b).

Il est donc possible de voir que, selon la théorie du rapport des ressources, dans un milieu homogène, ni les nutriments, ni la lumière seule ne peuvent offrir un nombre de niches plus grand que le nombre de ressources limitantes. Ceci peut être vrai, même si l'attention est portée sur la limitation par un nutriment et par la lumière en même temps. En effet, Huisman et Weissing (1995) ont trouvé que la coexistence théorique de deux espèces dans un milieu homogène est possible seulement si une espèce est limitée par le nutriment et l'autre par la lumière.

0.3 Coexistence et compétition en absence de mélange

Si les espèces de phytoplancton ne sont limitées que par la lumière, lorsque le milieu n'est pas mélangé, il y a possibilité pour les espèces de coexister par ségrégation de l'espace (Britton et Timm, 1993; Weissing et Huisman, 1994). Toutefois, selon le modèle de Huisman, van Oostveen et Weissing (1999), la coexistence a lieu seulement avec une faible marge de manoeuvre dans les conditions environnementales et les caractéristiques des algues. Le gradient de lumière seul ne peut donc expliquer à lui seul la coexistence de plusieurs espèces dans ce modèle.

Toutefois, si le phytoplancton est également limité par les nutriments, la situation est bien différente. Klausmeier et Litchman (2001) ont développé un modèle pour analyser l'influence de la compétition chez le phytoplancton dans un milieu faiblement mélangé. Un élément novateur ajouté dans ce modèle est le déplacement des différentes espèces. En utilisant l'approche de la théorie des jeux (*game theory*), ils ont prédit que le phytoplancton peut former une mince couche dans les colonnes d'eau faiblement mélangées à la profondeur où l'espèce est également limitée par la

lumière et les nutriments (Klausmeier et Litchman, 2001). En étendant le modèle à plusieurs espèces, ils ont conclu qu'un nombre illimité d'espèces peuvent coexister s'il n'y a pas de mélange, à condition qu'il y ait un compromis entre les habiletés compétitives pour la lumière et les nutriments (Klausmeier, 2000). Les meilleurs compétiteurs pour les nutriments se retrouvent dans le haut de la colonne d'eau tandis que les espèces compétitionnant mieux pour la lumière restent dans les eaux plus profondes (Klausmeier, 2000).

Ces compromis entre les habiletés compétitrices surviennent du fait qu'il y a une quantité limitée d'énergie et de matériaux qu'une cellule peut disposer pour l'acquisition et l'utilisation des ressources (Litchman et al., 2007). Bien que certaines études expérimentales ne démontrent pas de telles relations entre des traits d'acquisition des ressources pour les nutriments et la lumière (Passarge et al., 2006), il est important de noter que de telles études ne contrôlent pas nécessairement tous les traits possibles pouvant montrer de tels compromis, cachant l'existence de certains d'entre eux (Litchman et Klausmeier, 2008). En choisissant des espèces au hasard, il est possible que ces espèces adoptent des stratégies similaires et que les compromis d'allocation des ressources impliquent d'autres processus. Des expérimentations tentant de prouver ces relations peuvent donc s'avérer non concluantes. Litchman et Klausmeier (2008) proposent plutôt de partir d'espèces provenant de communautés naturelles pour vérifier que de tels compromis sont présents.

Huisman et Weissing (1999) ont aussi démontré théoriquement une autre façon dont les compromis entre les habiletés compétitrices pour différents nutriments limitants peuvent mener à une coexistence accrue, même sous des conditions de mélange. Si les compromis sont cycliques (c'est-à-dire que l'espèce A consomme mieux la ressource limitante de l'espèce B, qui consomme mieux la ressource limitante de l'espèce C, qui à son tour consomme mieux la ressource limitante de

l'espèce A), les interactions de compétition génèrent des oscillations d'abondance dans le temps, chacune des espèces prenant à son tour le dessus sur les deux autres (Huisman et Weissing, 1999). Ces oscillations créent ainsi une condition de non-équilibre qui permet théoriquement à plus d'espèces que le nombre de ressources limitantes d'exister (Huisman et Weissing, 1999). Toutefois, une colonne d'eau faiblement mélangée reste, selon les modèles, plus apte à accueillir des espèces coexistantes, sans nécessiter cet apport des oscillations (Klausmeier, 2000).

Dans un modèle de compétition général, Ryabov et Blasius (2011) ont confirmé l'importance de compromis dans l'utilisation des ressources dans un environnement hétérogène au plan spatial. Ici encore, pour permettre une telle coexistence, les espèces doivent être séparées dans l'espace. Toutefois, ils ont aussi démontré que dans un tel environnement, la coexistence peut aussi être due à des compromis des taux de croissances comme le compromis entre espèces dites *gleaner* et opportunistes (Ryabov et Blasius, 2011). Les premières sont capables de survivre à des concentrations en ressources faibles et croissent moins rapidement alors que les deuxièmes tirent avantage de fortes concentrations de ressources (Litchman et Klausmeier, 2001).

0.4 Coexistence et compétition dans un milieu stratifié

Bien qu'il y ait une abondance de modèles théoriques sur la compétition du phytoplancton en milieu soit mélangé ou en absence de mélange, peu se sont interrogés sur la compétition dans un milieu stratifié. Yoshiyama et al. (2009) ont combiné les modèles existants pour la compétition en présence de deux gradients opposés de lumière et de nutriments dans un milieu mélangé (Huisman et Weissing, 1995) et faiblement mélangé (Klausmeier et Litchman, 2001). Leur modèle de compétition pour deux espèces a plusieurs issues selon les conditions de nutriments et de lumières, mais démontre que ces espèces peuvent survivre ensemble

en adoptant des niches écologiques différentes, toujours en assumant un compromis entre les habiletés compétitrices pour la lumière et les nutriments (Yoshiyama et al., 2009). Mellard et al. (2011) ont par la suite ajouté des apports possibles de nutriments tout au long de la colonne sans toutefois examiner en détail la compétition entre plusieurs espèces. Leurs conclusions suggèrent toutefois la possibilité de coexistence en présence du compromis entre les habiletés compétitrices pour les nutriments et la lumière, ce que confirme un modèle par Ryabov, Rudolf et Blasius (2010). Ces derniers ont aussi démontré que la présence d'une couche supérieure mélangée (*upper mixed layer* ou UML) par-dessus une couche plus stable permet l'obtention de scénarios plus complexes, comme la bistabilité, soit la possibilité pour un même système d'afficher deux états différents, dans ce cas-ci, une dominance de l'une ou l'autre des espèces, sans préférence pour l'un ou l'autre (Ryabov, Rudolf et Blasius, 2010).

Au niveau expérimental, plusieurs expériences ont été menées dans des mésocosmes pour tenter de regarder l'effet de la profondeur du brassage des eaux sur le phytoplancton. Une de celles-ci est l'étude de Jäger, Diehl et Schmidt (2008) dans laquelle ils ont manipulé expérimentalement l'intensité du brassage de l'eau et la profondeur de la colonne. Les espèces mobiles ont dominé tous les traitements sans mélange d'une profondeur plus grande ou égale à 4 mètres. Cette dominance était aussi associée à une structure verticale du phytoplancton et ainsi à une plus grande diversité dans les mésocosmes sans mélange, qu'avec mélange (Jäger, Diehl et Schmidt, 2008). Les communautés des colonnes d'eau mélangées étaient quant à elles dominées par des diatomées, des espèces soumises à une sédimentation plus importante (Jäger, Diehl et Schmidt, 2008). Dans une autre expérience en mésocosmes, Olli et Seppälä (2001) ont été capables d'observer une ségrégation verticale évidente de différentes espèces de phytoplancton qu'ils ont associé à la motilité de certaines espèces et au faible mélange. Ils en tiraient également des conclusions positives pour la coexistence et la diversité.

Des études observationnelles des communautés de phytoplancton peuvent aussi apporter du support à l'importance de la compétition dans l'organisation de la structure verticale de ces dernières. En général, les études de terrain démontrent majoritairement l'hypothèse qu'un environnement hétérogène est favorable à la coexistence de plusieurs espèces (López-Gómez et Molina-Meyer, 2006). Clegg, Maberly et Jones (2007) ont observé qu'avec l'établissement de la stratification, la diversité des espèces augmentait, avec une présence accrue des algues flagellées. Selon eux, ceci reflète le fait que ces espèces peuvent mieux se positionner pour exploiter les gradients opposés de nutriments et de lumière, ce qui concorde donc avec les attentes théoriques énoncées plus haut. Dans un autre lac, Gervais et al. (2003) ont aussi été capables d'observer, passé la couche mélangée de l'épilimnion, des couches bien distinctes de différentes algues cohabitant à différentes profondeurs mais très rapprochées les unes des autres. Ceci est conforme avec les prédictions de Klausmeier et Litchman (2001) qui prévoient que des espèces peuvent cohabiter si elles forment des couches distinctes à des positions dans la colonne d'eau adaptées à leurs propres besoins en lumière et nutriments. Plusieurs autres études portant sur des observations de données provenant de communautés naturelles ont observé une séparation dans l'espace des différentes espèces de phytoplancton et ont interprété ce phénomène comme facilitant la coexistence de celles-ci (p. ex. Carney et al., 1988; Lindenschmidt et Chorus, 1998; Descy et al., 2010).

Un autre modèle pour observer la structure des communautés de phytoplancton est le modèle PROTECH. Elliott, Irish et Reynolds (2002) l'ont utilisé pour observer l'effet de l'intensité lumineuse et de la profondeur de l'épilimnion sur la compétition et la structure des différentes espèces dans la colonne d'eau. En manipulant la profondeur de la thermocline dans le modèle, ils ont tiré comme conclusion qu'un épilimnion plus petit crée une hétérogénéité globale accrue permettant la coexistence. Ils ont toutefois précisé que leur modèle arrivait à de telles conclusions par l'ajout du mouvement dans la colonne d'eau des espèces constituant leur

modèle. C'est cette motilité qui permet la colonisation des différentes niches spatiales (Elliott, Irish et Reynolds, 2002). Cette conclusion est logique et plusieurs études stipulent donc que la ségrégation spatiale des espèces peut favoriser la coexistence en réduisant la compétition interspécifique (Tilman, 1994; Hassell, Comins et May, 1994; Huisman, van Oostveen et Weissing, 1999). Ainsi, les différents modèles prédisent tous qu'en présence de gradients opposés de lumière et de nutriments dans un milieu stratifié, plus les espèces peuvent se déplacer en des strates différentes à cause d'un épilimnion moins volumineux et moins il va y avoir de compétition, ce qui aurait des impacts positifs sur la diversité.

Ce ne sont toutefois pas toutes les espèces qui vont réagir de la même façon à un approfondissement de la thermocline. Dans une couche mélangée, les espèces non motiles qui sédimentent rapidement telles les diatomées, croissent mieux lorsque la thermocline est à une profondeur intermédiaire (Diehl et al., 2002; Ptacnik, Diehl et Berger, 2003). En effet, si la couche mélangée est trop peu profonde, la biomasse algale est limitée par les pertes par sédimentation (Diehl et al., 2002; Ptacnik, Diehl et Berger, 2003). Toutefois, si la couche est trop profonde, les algues sont entraînées trop profondément et sont ainsi limitées par la lumière (Diehl et al., 2002; Ptacnik, Diehl et Berger, 2003). Au contraire, les algues motiles se trouvant uniquement dans la zone mélangée, n'expérimentent pas la perte par sédimentation, ce qui fait en sorte que la biomasse diminue graduellement chez ces espèces dans la couche mélangée au fur et à mesure que celle-ci croît (Diehl et al., 2002). Toutefois, les modèles et expériences de Diehl et al. (2002) et de Ptacnik, Diehl et Berger (2003) n'ont observé la biomasse algale que dans la zone mélangée mais ne donnent pas d'information sur les espèces pouvant vivre sous cette zone.

0.5 Superposition spatiale et diversité

Bien que plusieurs études aient ainsi observé la distribution spatiale du phytoplancton et aient tiré des conclusions positives de la ségrégation spatiale pour la diversité, peu d'études se sont attardées à calculer directement le degré de superposition spatiale des espèces. Une telle méthode permettrait de pouvoir donner de la substance aux hypothèses de causalité entre la ségrégation verticale et la diversité. Parmi les études ayant fait de tels calculs, il est possible de retrouver celle de Wall et Briand (1980) qui ont calculé des indices de superposition de niches (*niche overlap*) comprenant deux dimensions : une spatiale et une temporelle. Leur étude a démontré une grande importance de la dimension spatiale dans la séparation des niches que les espèces de phytoplancton occupent. Toutefois, leur étude ne portait que sur les espèces dominantes (9 sur un total de 52 présentes) et la façon de calculer la superposition ne permettait pas d'en tirer des conclusions directes sur la diversité.

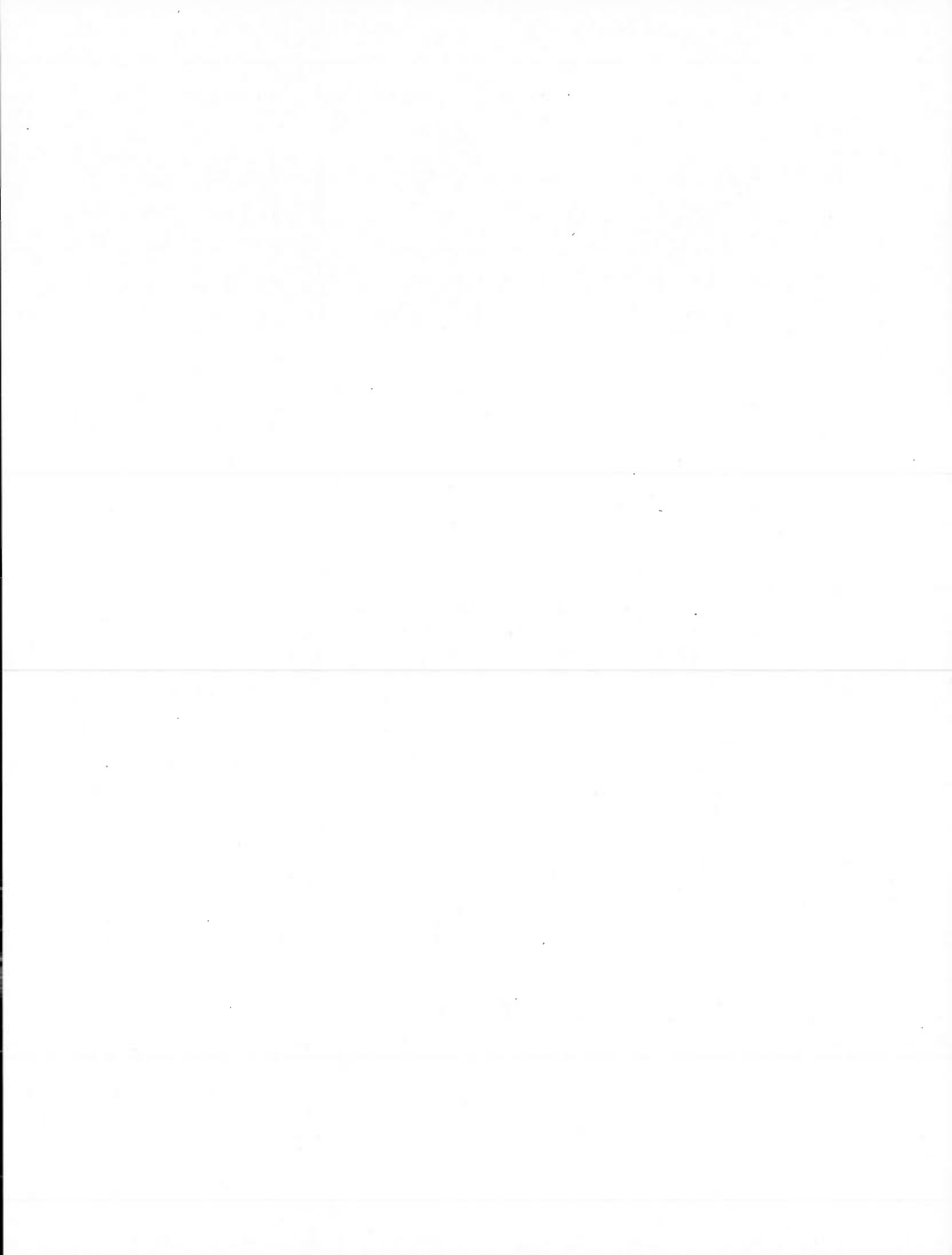
Plus récemment, Beisner et Longhi (2013) ont recensé plusieurs lacs et calculé un indice de superposition spatiale (*spatial overlap* ou *SO*) des communautés de phytoplancton. Pour ce faire, la biomasse de quatre groupes spectraux de phytoplancton a été mesurée *in situ* grâce à un spectrofluoromètre submersible (FluoroProbe, bbe-Moldaenke, Kiel, Allemagne). Cet instrument permet de mesurer par fluorescence la concentration de chlorophylle *a* (Chl *a*) des quatre groupes spectraux majeurs de phytoplancton : les algues brunes (soit les diatomées, les dinoflagellés et les chrysophytes), les algues vertes (chlorophycées), les algues bleu-vert (cyanophytes contenant de la phycocyanine) et les cryptophytes. L'estimation de la superposition de la distribution spatiale de ces groupes a été calculée selon un script modifié de Mouillot et al. (2005). Grosso modo, une fonction de densité de noyau est appliquée à chaque profil de biomasse de chaque groupe spectral. Ceux-ci sont par la suite comparés par paires afin de calculer la proportion de

l'aire sous la courbe partagée par les deux distributions. Un indice global de SO est obtenu en calculant la moyenne des comparaisons entre toutes les paires. Un indice de 0 indique l'absence totale de superposition alors qu'à l'inverse, un indice de 1 indique une superposition totale. Les résultats de leur étude ont montré que l'équitabilité (*evenness*) entre les espèces de phytoplancton était plus élevée quand le SO était petit (Beisner et Longhi, 2013). De plus, plus le SO était bas, plus la diversité fonctionnelle augmentait, surtout en rapport avec les stratégies d'acquisition des ressources et la motilité. Toutefois, puisqu'il s'agit d'une étude observationnelle, il est difficile d'établir un lien de causalité entre le SO et la diversité puisque les deux variables étaient échantillonnées simultanément. Il est tout aussi probable qu'une baisse de SO favorise une diversité accrue en abaissant la compétition que ce soit plutôt une grande diversité du phytoplancton qui permette aux espèces de se séparer dans l'espace et d'abaisser le SO .

L'objectif de cette étude est donc de continuer dans cette optique et d'approfondir la connaissance de la relation qui lie le SO et la diversité. Pour répondre à cette question, le cadre du projet TIMEX (pour *Thermocline Induced Mixing Experiment*) a été utilisé (pour des détails sur le projet, voir Cantin et al. (2011) et Sastri et al. (sous presse)). Un échantillonnage quotidien continu a été effectué pendant trois semaines durant le mois de juillet au Lac Croche (Figure 1.1) situé à la station de biologie des Laurentides. Dans ce lac naturellement divisé en trois bassins, la thermocline a été abaissée dans un de ceux-ci (B3) par un mélangeur de lac fonctionnant à l'énergie solaire (SolarBee®), H₂O Logics Inc., Sherwood Park, Alberta, Canada). Ceci a permis d'y accroître le volume d'eau de l'épilimnion pouvant être mélangé par le vent. En augmentant le volume de cette zone, la portion de la colonne d'eau où le phytoplancton peut être resuspendu et homogénéisé sous l'action des vents est accrue. L'objectif était donc de créer des conditions où, dans des milieux plutôt similaires, il serait possible d'augmenter la superposition spatiale du phytoplancton et d'en observer les effets sur la diversité. Il y avait

un bassin contrôle non altéré (B1) et autre bassin (B2) dont la thermocline a été abaissée dans une moindre mesure du à la radiation de la chaleur à travers le rideau le séparant du bassin expérimental. L'année 2007 a été une année contrôle, suivie de 3 années expérimentales (2008, 2009 et 2010), puis d'une année de récupération (2011) et d'une dernière année expérimentale (2012). L'échantillonnage faisant l'objet de cette étude a été effectué durant le mois de juillet de 2012, bien que certaines données proviennent de 2011 afin d'effectuer quelques comparaisons.

Ce mémoire est constitué d'un seul article dans lequel sont résumés les résultats obtenus pour les trois semaines d'échantillonnage consécutives ainsi que certaines comparaisons avec une année contrôle précédant l'année expérimentale. Suivant cette introduction détaillée sur les concepts sous-tendant ce projet de recherche, ce chapitre précède une conclusion plus générale qui revient sur les points majeurs de l'étude et développe sur des approches pouvant être examinées dans le futur.



CHAPITRE I

DEEP CHLOROPHYLL MAXIMA, SPATIAL OVERLAP AND DIVERSITY IN PHYTOPLANKTON EXPOSED TO EXPERIMENTALLY ALTERED THERMAL STRATIFICATION

Vincent Ouellet Jobin^{1,2} et Beatrix Beisner^{1,2}

¹ Department of Biological Sciences, University of Quebec at Montreal (UQAM),
P.O. Box 8888, Succ. Centre-Ville, Montreal, Quebec, Canada, H3C 3P8.

²Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement
aquatique (GRIL)

1.1 Abstract

Although theoretical mechanisms permitting phytoplankton co-existence have been extensively examined, few empirical field tests exist. Competition theory predicts greater diversity when species occupy heterogeneous habitats creating spatial niches. In a whole-lake experiment with three basins, we decoupled light and nutrient gradients by deepening thermoclines in two of them to examine how phytoplankton spatial overlap (*SO*) and diversity would be affected. Deeper thermoclines were expected to either increase *SO* through an expansion of the mixed layer and subsequent redistribution of normally segregated phytoplankton, or decrease it through the decoupling of light and nutrient gradients, creating new spatial niches. We also explored the directionality of the relation between *SO* and diversity in our daily time series. Phytoplankton *SO* was determined using spectral group depth distributions and pigment diversity was estimated through HPLC on daily samples over a three week period during the stratified summer period. *SO* declined as resource gradients were decoupled, indicating a community response to new spatial niches created with thermocline deepening. Increases in *SO* preceded diversity increases by 7 days. This response could be attributed to positive growth within the predominant deep chlorophyll maximum. Finally, diversity effects driving *SO* were only observed in the actively deepened basin.

Keywords : HPLC, Fluoroprobe, thermocline, mixing, phytoplankton

1.2 Introduction

Lake phytoplankton communities experience a wide variety of physical environments, modulating the effect of competition for resources as a dominant structuring force (Litchman, 2007). Most north temperate lakes experience thermal stratification during the summer months, leading to a depletion of inorganic nutrients in the upper water column layer (epilimnion) as they are consumed by phytoplankton, while nutrient recycling occurs in the physically separated deep layer (hypolimnion) also creating a nutricline with the thermocline impeding transfer of nutrients between layers (Kalff, 2002). In conjunction with this nutrient gradient that increases with depth, there is an opposing light gradient that declines with depth; together these gradients offer different resource niches for phytoplankton (Klausmeier et Litchman, 2001). In homogeneous environments, predictions from resource ratio theory indicate that only the best competitor for the limiting resource can survive (Tilman, 1980). Thus, to be beneficial for growth (Beckmann et Hense, 2007) and the generation and maintenance of diversity (Olli et Seppälä, 2001), phytoplankton must be able to exploit these resource gradients through differential motility, and the water column must be stable enough not to override this behavioural response. If these conditions are met, it is thought that the phytoplankton species will adopt strategies whereby they balance equally their light and nutrient requirements (Klausmeier et Litchman, 2001). Several observational studies have noted spatial segregation of phytoplankton in lake water columns and have thus attributed these patterns, at least in part, to the vertical resource structure (Carney et al., 1988; Clegg, Maberly et Jones, 2007; Descy et al., 2010). Such spatial partitioning should lessen interspecific competition with positive consequences for phytoplankton diversity (Britton et Timm, 1993; Lindenschmidt et Chorus, 1998; Huisman, van Oostveen et Weissing, 1999; Olli et Seppälä, 2001; Elliott, Irish et Reynolds, 2002; Jäger, Diehl et Schmidt, 2008). Disturbances that reduce the vertical thermal structure of the water column, such as wind mixing,

should overcome the behavioural capacities of phytoplankton, increasing the degree of spatial overlap between species, thereby influencing community structure.

The degree of mixing within a stratified column, which is largely defined by the thermocline, is of substantial importance to phytoplankton positioning and species interactions (e.g. Reynolds et al., 1983; Huisman, Oostveen et Weissing, 1999). Changes in thermocline depth can disrupt the spatial organization of lake communities as it also defines the mixed layer depth. Most knowledge regarding physical-biological coupling and consequences for competitive outcomes and vertical position to date has come from theoretical models of population and resource interaction under different mixing regimes (Huisman et Weissing, 1994a; Klausmeier et Litchman, 2001; Elliott, Irish et Reynolds, 2002; Yoshiyama et al., 2009). There are fewer studies that have empirically investigated the spatial distribution of phytoplankton *in situ* (e.g. Wall et Briand, 1980; Olli et Seppälä, 2001; Clegg, Maberly et Jones, 2007), and these have generally been done with a relatively small number of focal species. There are still many knowledge gaps to link resource ratio theory of phytoplankton in stratified but periodically mixed water columns with field data.

In many strongly stratified lakes, thermocline depth will also determine the position of the nutricline, and in this way, thermocline depth can influence the balance between the opposing gradients of nutrients and light. The consequences of shifting this balance have also been regarded primarily in a theoretical framework (Reynolds, 1987; Klausmeier et Litchman, 2001; Yoshiyama et al., 2009; Ryabov, Rudolf et Blasius, 2010), with some mesocosm work to substantiate the importance of thermocline depth (Diehl et al., 2002; Berger et al., 2006). At the whole lake scale, one of the main findings of a recent cross-lake study was that lake optical depth (based on light transmission properties of a lake's waters and mixed layer depth) was a critical factor influencing spatial overlap between phytoplankton

groups (Beisner et Longhi, 2013). Thus, lake physical factors, thermocline depth and stability in particular, appear to be important factors affecting the spatial overlap of phytoplankton with expected consequences for competitive outcomes and diversity.

In the recent survey of lakes with different thermal stratification structures, the degree of spatial overlap (SO) in phytoplankton communities was characterized using *in situ* data measuring the vertical position and biomass of four major spectral groups (defined by major photosynthetic accessory pigments) and a modified niche overlap index (Beisner et Longhi, 2013). In relating SO to community composition data, it was found that phytoplankton community (species) evenness declined with overlap, indicating a diversity-favouring effect of spatial separation. Furthermore, functional diversity was also greater with low overlap, especially with respect to motility and resource acquisition strategies. However, because this was an empirical study with data on SO and diversity collected simultaneously on a large number of lakes, it remains unclear whether SO as altered by physical mixing drove diversity patterns (i.e., SO preceded diversity), or whether diversity promoted less overlap through more varied behavioural and physiological strategies in the constituent species of the community (i.e. diversity preceded SO). It is unlikely that the two variables affect each other simultaneously, as changes in relative growth following disruption to spatial distribution take time to affect communities. Harris et Trimbee (1986) demonstrated that rates of change of communities were associated with fluctuations in buoyancy frequency (N^2) at scales of 5 to 8 days, which is within the range of ecological response time for phytoplankton competition (Reynolds, 1987, 2006).

By altering thermocline depth but not light levels, it is possible to decouple light and likely nutrient resource gradients in highly stratified lakes. We were able to accomplish such a decoupling in a multi-year, whole-lake experiment (TIMEX

project ; Cantin et al. 2011) wherein we deepened the thermocline in two basins (one actively mixed, one passively warmed) and compared these with a control basin. Within the framework of this larger experiment, it is possible to test relationships between *SO* and phytoplankton diversity, as well as the factors that promote or detract from these. First, consider *SO* and the effects of altering thermal stratification, but not light gradient. Lowered thermoclines and associated nutriclines should force nutrient-limited phytoplankton growth deeper. Thus we can hypothesize that a decoupling of the light and nutrient gradients could force the resident phytoplankton species to adopt differential strategies to optimize either light or nutrients. This would be expected to result in lower *SO* with deeper thermoclines as phytoplankton either optimize resource acquisition dependent on their capacity for movement, mixotrophy and nutrient uptake. However, a deeper thermocline should also increase the mixed layer depth, thereby leading potentially to more frequent mixing of a greater portion of the water column. Thus, on the other hand, if more mixing predominates as the effect of an experimentally deeper thermocline, then phytoplankton should be less able to actively spatially segregate, resulting in greater *SO*.

We also considered the link between *SO* and diversity to expand on the Beisner et Longhi (2013) and to better understand which variable drives which, by examining their temporal dynamics. As such, two hypotheses can be tested : *SO* affects diversity with or without a delay or diversity affect *SO*, with or without a delay. Furthermore, the experimentally altered thermocline depths allowed us to verify whether the patterns we would observe between *SO* and diversity are subject to change dependent on the degree to which the water column is mixed and gradients decoupled. Thus we examined whether greater *SO* preceded lowered phytoplankton diversity, presuming that this would likely result from a mechanism of physical mixing increasing competition between more aggregated species. Alternatively, when diversity increases preceded lowered *SO*, this would indicate that when more species are present, they likely co-exist through actively seeking out different niche opportunities at different positions in the water column, reducing competitive exclusion.

1.3 Materials and methods

This work was mostly carried out in the summer of 2012, as part of the TIMEX (Thermocline Induced Mixing EXperiment) project conducted from 2007 to 2012 (2007 and 2011 being non-experimental years i.e. when no treatment was applied) in Lac Croche (45.590 3500 N, 74.000 2800 W), a meso-oligotrophic lake located at the Station de biologie des Laurentides, St-Hippolyte, Québec, Canada. For this specific study, the focal period involved daily sampling between 9 :00 am and 12 :00 pm from July 11th 2012 to August 1st 2012 at a sampling platform anchored at the deepest point of each basin. Corresponding data from a non-experimental year (2011) in the same period (sampled only weekly) was also used to compare some effects of the experimental application for nutrient profiles to assess changes in the nutricline, photic depth and the depth of the deep chlorophyll maxima.

1.3.1 Experimental setup

The lake is naturally divided into three basins each with a maximum depth of 12 m (Figure 1.1). A solar-powered lake mixer (SolarBee®, H₂O Logics Inc., Sherwood Park, Alberta, Canada) was installed in the western basin (B3) to lower the thermocline to 8 m during experimental years (2008 to 2010 and 2012). This basin was separated from the middle one (B2) by a narrow band of shallow water (1-m deep), an island and a 120-m wide band of deeper water (6-m deep) where a black polyethylene curtain was installed to separate the two basins. As a result of passive heat transfer through the curtain, thermocline depth was lowered in B2 in the experimental years. A narrow and shallow band of water separated B2 from the eastern basin (B1), which served as a control basin. For clarity, B1 will be referred to as the control basin, B2 as the passively deepened basin and B3 as the actively deepened basin. For details of the overall TIMEX set-up, see Cantin et al. (2011) and Sastri et al. (in press). In this current study, we will examine temporal and spatial dynamics in each basin, thereby contrasting three different sets of environmental conditions, resulting predominantly from an experimentally altered thermocline depth.

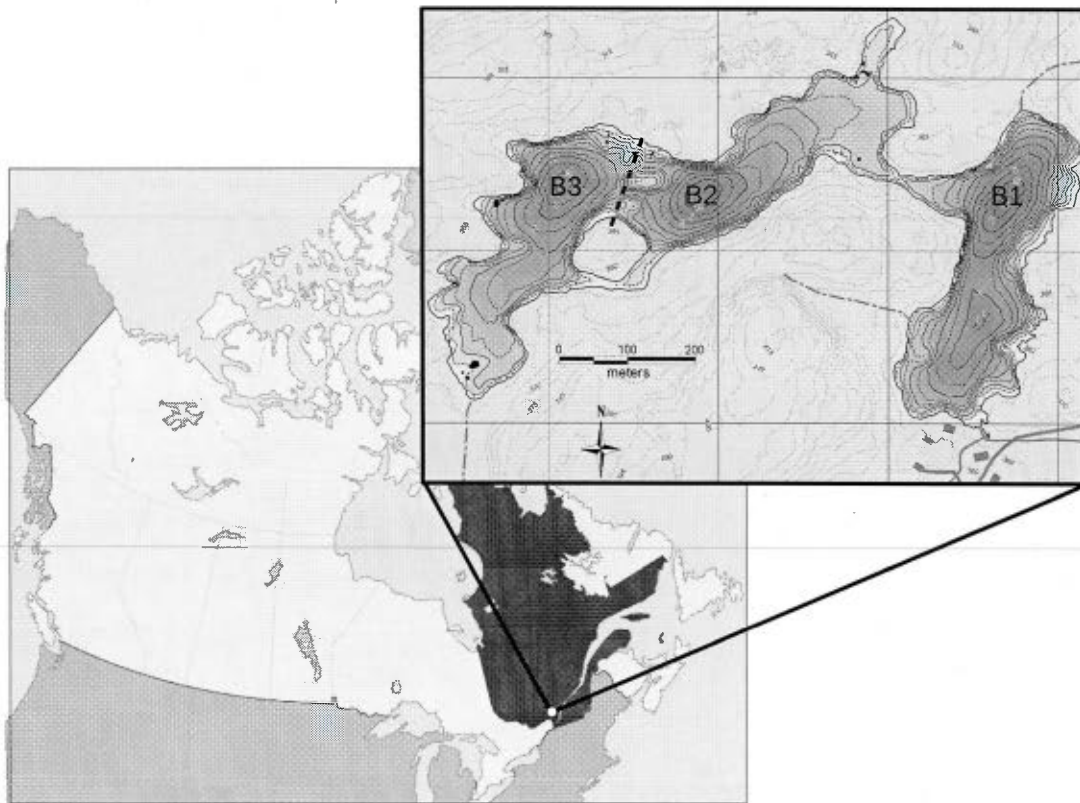


Figure 1.1: Map of Canada with the approximate location of Lake Croche in the Laurentides region along with a bathymetric map of the lake (Courtesy of R. Carignan, Station de Biologie des Laurentides, University of Montréal, Montréal, Québec). The dotted line represents the curtain and each basin is defined as follows : B1=control, B2=passively deepened, B3=actively deepened.

1.3.2 Abiotic data

Photosynthetically active radiation (PAR) was measured daily at 0.5 m intervals using an above-water 2π sensor (LI-COR LI-190SA) and an underwater 4π sensor (LI-COR LI-0193SA, Lincoln, NE, USA). The PAR data were used to calculate the photic depth which is defined here as the depth receiving 1% of the incident light at the surface.

Total dissolved phosphorus was measured by spectrophotometry on 12 occasions throughout the sampling period (at 1, 5 and 9 m) using the acid molybdene method after potassium persulfate digestion (Griesbach et Peters, 1991) on water samples filtered using Sarstedt Filtropur S 0.45 μm syringe filters. On four occasions (July 11th, July 18th, July 25th and August 1st), samples were also taken at 6 depths (0, 2, 4, 6, 8 and 10 m) for total phosphorus analysis using the same method as for total dissolved phosphorus.

Thermistor chains using Hobo temperature loggers (Onset Computer Corporation, Cape Cod, MA, USA) placed at 0.5 m depth intervals were installed in each basin at the deepest point and temperature data were logged every 20 minutes over the entire focal period. These data were used to calculate several stability indices, including Schmidt stability (S_T ; according to Idso, 1973), Wedderburn Number (W ; according to Thompson et Imberger, 1980), Lake Number (L_N , according to Imberger et Patterson, 1989), Brunt-Väisälä buoyancy frequency (N^2), thermocline depth (defined as the depth with a maximum change in density) and metalimnion depths using the Lake Analyzer code developed by Read et al. (2011).

1.3.3 Biotic data

Water column vertical profiles of four major spectral groups were measured *in situ* in each basin on every morning from July 11th to August 1st using a FluoroProbe (bbe-Moldaenke, Kiel, Germany). This instrument detects fluorescence and calculates chlorophyll *a* (Chl *a*) concentration for the following spectral groups based on accessory pigments : BROWNS (diatoms, dinoflagellates and chrysophytes), GREENS (chlorophytes), CYANOS (phycocyanine-containing cyanophytes) and MIXED (cryptophytes and phycoerethrine-containing cyanophytes). Fluorescence from yellow substances is subtracted with a chromophoric dissolved organic matter correction factor calculated with a UV-excitation source.

These Fluoroprobe profiles were used to estimate the degree of vertical depth shared by the four FP spectral groups, a spatial overlap index (*SO*) was calculated using an R script modified from Mouillot et al. (2005) for estimating niche overlap as in Beisner et Longhi (2013). In summary, each spectral group profile taken in any particular basin a one time point was standardized. A kernel density function that fits any distribution without prior assumptions was applied to each standardized profile. As such, density functions with an area under the curve of 1 were created for each spectral group. These were then compared pairwise to calculate the shared proportion of the area under their overlapping curves. Overall *SO* for a sample was then calculated as the mean of all the pairwise proportions. An index of 0 corresponds to no spatial overlap, whereas a value of 1 signifies complete overlap of the spatial distributions of the FP spectral groups.

To estimate phytoplankton diversity, we used pigment concentrations analyzed through High Performance Liquid Chromatography (HPLC) on fixed samples. On each sampling date, a whole water column aliquot was taken with a PVC tube sampler (9.5 mm diameter) down to 1 m above the sediments. Using a submersible pump, a second sample was taken at the depth of the chlorophyll peak estimated

from the FluoroProbe data. A portion (250 mL) of these samples were fixed with acid Lugol's solution for microscope analyses and part were kept for pigment analysis. Of the latter, 600 ml to 1070 ml of the samples were filtered onto GF/F filters under subdued light and stored at -80 °C until further analyses. Pigments were extracted from the filters with a mixture of acetone : methanol : water (80 : 15 : 5, by volume), filtered and dried under N₂ gas as described in Leavitt et Hodgson (2002). Pigments were isolated and quantified with standard methods of spectrophotometry and HPLC using an Agilent 1110 series instrument (Agilent Technologies Inc, Mississauga, Canada) fitted with a Varian model Microsorb C-18 column, a photodiode-array spectrophotometer and a fluorescence detector. To compare how the pigment data obtained by HPLC related to taxonomic diversity, phytoplankton counts on the integrated samples previously described were done on an Olympus inverted microscope at 400X magnification using the Utermohl method for 7 dates during the focal period (dates between July 13th to July 19th) from the control basin (B1).

Common diversity indices (Shannon diversity, H ; Pielou's evenness, J ; richness, S) were calculated directly on the HPLC pigment data using the *vegan* package in R (Oksanen et al., 2013). As previously shown by Donald et al. (2013), this particular pigment quantification method gives an accurate interpretation of the gross temporal patterns of change in community composition when compared to microscopic analysis. Pigment analyses using HPLC can thus provide an estimate of community composition while requiring less sampling effort than traditional microscopic counts. To compare the two methods, species richness was calculated on the 7 microscope samples previously described and compared to HPLC diversity indices.

Zooplankton biomass was estimated in each basin in 1 m depth bins using a Laser Optical Plankton Counter (LOPC ; Brooke Ocean Technology) hauled vertically

through the water column on four occasions (July 11th, July 18th, July 25th and August 1st). Zooplankton of size classes ranging from 300 μm to 2000 μm were retained as phytoplankton grazers (Finlay, Beisner et Barnett, 2007). To calculate the vertical dispersion of zooplankton, the coefficient of variation was calculated on the biomass data found at each meter across the water column for each date and basin.

1.3.4 Statistical analyses

To evaluate the relationship between *SO* and diversity while accounting for potential response delays between the variables, successive linear regressions were performed by imposing a different time lag on the dependent variable (from $\Delta t=0$ to $\Delta t=9$ d). To apply time lags, different datasets were created where the independent variable would be associated with the dependent variable of the next day ($\Delta t=1$ d) in a first dataset, then the following day in a second dataset, and so on. Two sets of data were run : one where diversity indices were lagged to evaluate the effect of *SO* on diversity and one where *SO* was lagged to account for the influence of diversity on *SO*. The same process was also used to study the relationship between the different mixing and stratification indices on diversity.

For mean total phosphorus at each measured depth, photic depth and the depth of the deep chlorophyll maximum, comparisons between non-experimental and experimental years were done to measure the ambient conditions in each basin in both years. Means were compared between non-experimental and experimental years using paired *t*-tests for each basin separately. One-way ANOVAs between basins were also performed on stratification, mixing and diversity indices coupled with post hoc Tukey HSD tests. The depth of the deep chlorophyll maximum, the photic depth and *SO* were also compared in this way. Wedderburn number (*W*) values were square-root transformed due to lack of normality and inequality of variances. All statistical analyses were done in R version 3.0.1 (R Core Team, 2013).

1.4 Results

1.4.1 Thermal stratification and stability

Thermocline depth was effectively deepened relative to the control B1 with the experimental manipulation, being significantly deeper by approximately 3 m in the passively deepened B2 to almost 5 m deeper in the actively deepened B3 (Table 1.1a; Figure 1.2a-c). While the lowest depth of the metalimnion was quite stable and showed the same pattern as thermocline depth, the upper-most depth was variable though, overall, it was shallower in B1.

On two occasions (July 18th and July 26th), the upper layers were mixed following a period of stronger stratification (Figure 1.2). The deepest point attained for the upper mixed layer was at 2.8 m in the control basin compared to 3.4 m in the passively deepened and 5.0 m in the actively deepened basins.

During the focal period of the study, stratification was high across the basins as demonstrated by the different indices (Table 1.1a), but some differences emerged indicating slightly greater stability in the control B1. Schmidt stability (S_T) was different between basins, with only B1 being significantly higher. For buoyancy frequency (N^2), there were differences between basins, with post-hoc Tukey HST tests showing lower values in B3 and higher values in B1. Wedderburn number (W) was also different across basins, with B3 having higher values compared to B1 and B2 not being different from either. Stratification was overall very stable and the differences between basins for W and N^2 are unlikely to be of great ecological consequence (Mercier-Blais, Beisner et Paire, preprint).

Tableau 1.1: Mean (\pm SE) of (a) the lake stratification and mixing indices, (b) resources, (c) phytoplankton spatial distribution and (d) diversity in all three basins over the focal sampling period in the experimental year (2012). P-value associated with the ANOVA to test for basin-level differences are given for each variable

	Mean (SE)			p-value
	B1-Control	B2-Passively deepened	B3-Actively deepened	
(a) Lake stratification				
Schmidt stability (S_T)	171 (2)	89 (2)	93 (2)	<0.0001
Wedderburn number (W)	122 (24)	210 (39)	300 (46)	0.006
Lake Number (L_N)	228 (34)	188 (27)	226 (29)	0.574
Buoyancy frequency (N^2)	0.0126 (0.0001)	0.0074 (0.0001)	0.0035 (0.0001)	<0.0001
Thermocline depth	3.60 (0.04)	6.23 (0.01)	8.45 (0.01)	<0.0001
Metalimnion top (m)	1.9 (0.2)	2.6 (0.2)	3.1 (0.3)	0.003
Metalimnion bottom (m)	6.49 (0.04)	9.08 (0.02)	9.65 (0.01)	<0.0001
(b) Resources				
Total phosphorus at 6 m ($\mu\text{g/L}$)	6.7 (1.5)	5.8 (2.3)	4.8 (2.1)	0.739
Photic depth (m)	6.49 (0.03)	6.43 (0.02)	6.35 (0.01)	<0.0001
(c) Spatial distribution				
Deep chlorophyll maximum (m)	6.19 (0.06)	5.23 (0.07)	5.30 (0.08)	<0.0001
SO	0.78 (0.03)	0.60 (0.05)	0.67 (0.06)	<0.0001
(d) Diversity				
Shannon diversity (H)	2.287 (0.004)	2.296 (0.004)	2.231 (0.004)	0.038
Pielou's evenness (J)	0.826 (0.001)	0.827 (0.001)	0.808 (0.001)	0.078
Pigment richness (S)	15.95 (0.03)	16.09 (0.03)	15.81 (0.03)	0.404

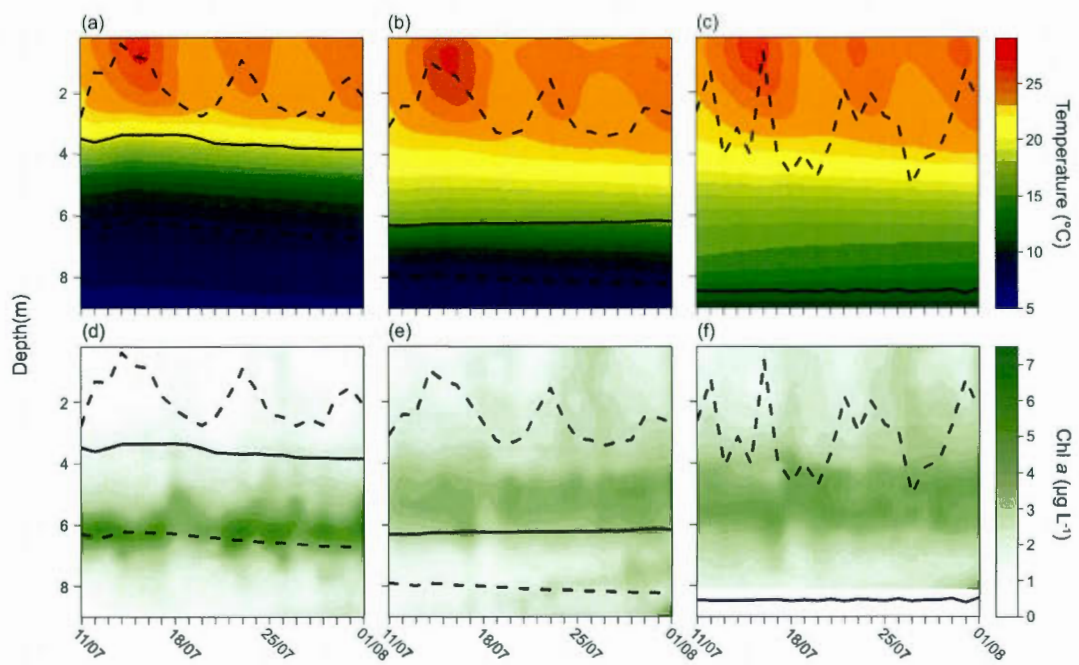


Figure 1.2: Vertical temperature profiles (a-c) obtained from thermistor chains and total Chl *a* biomass along the vertical gradient estimated with the FluoroProbe (d-f) throughout the focal period. Shown are profiles for (a, d) the control B1, (b, e) passively deepened B2 and (c, f) actively deepened B3 basins. Solid lines represent the position of the thermocline and dotted lines show the limits of the metalimnion.

1.4.2 Phosphorus – light gradients

Over the focal period, total phosphorus and light formed opposing gradients in all three basins (Figure 1.3). Mean total phosphorus concentrations corresponding to the normal depth of the deep chlorophyll maximum (i.e., around the 6 m nutrient sample) did not differ significantly between basins (Table 1.1b). Total phosphorus concentrations tended to be lower at 4 m and higher at 8 m in all basins (Figure 1.3). Total dissolved phosphorus showed the same trend as total phosphorus and the two were well correlated ($r=0.82$; $p<0.0001$) indicating that total phosphorus is an appropriate surrogate of biologically available phosphorus.

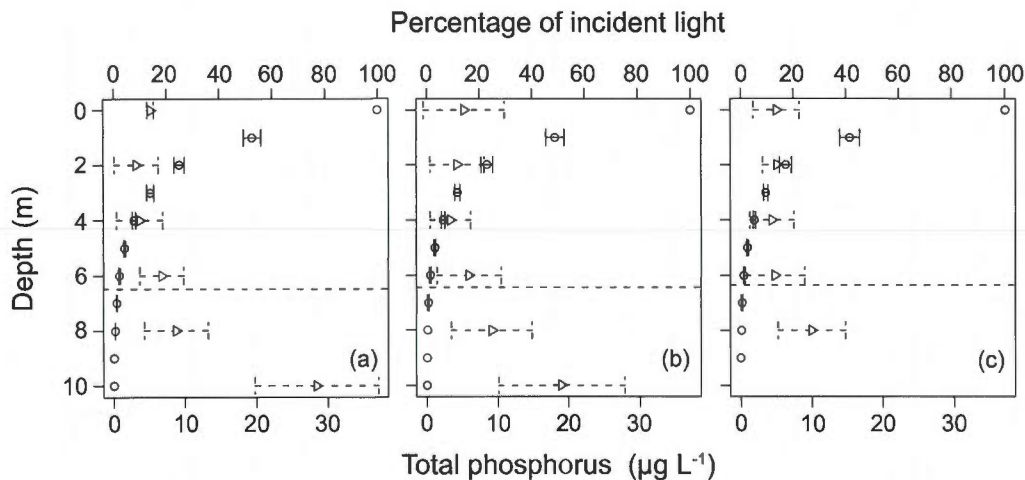


Figure 1.3: Average (\pm SE) total phosphorus (triangles) and percentage of incident light (circles) at the sampling depths in (a) B1, (b) B2 and (c) B3. The dotted horizontal line crossing each entire plot represents the depth of the mean photic depth over the focal period.

The experimental manipulation led to decreases in total phosphorus concentrations over the focal month at 6 m depth relative to the non-experimental year (paired t -test, $p=0.027$) and almost significantly so at 4 m ($p=0.077$) in the passively deepened B2 (Figure 1.4). The actively deepened basin also had less total phosphorus in the experimental year at 6 m depth ($p=0.041$). No changes at depth

were observed in the control basin between the years, although at the surface, a small significant increase in total phosphorus of $1.6 \mu\text{g}/\text{L}$ was observed in the experimental year ($p=0.006$).

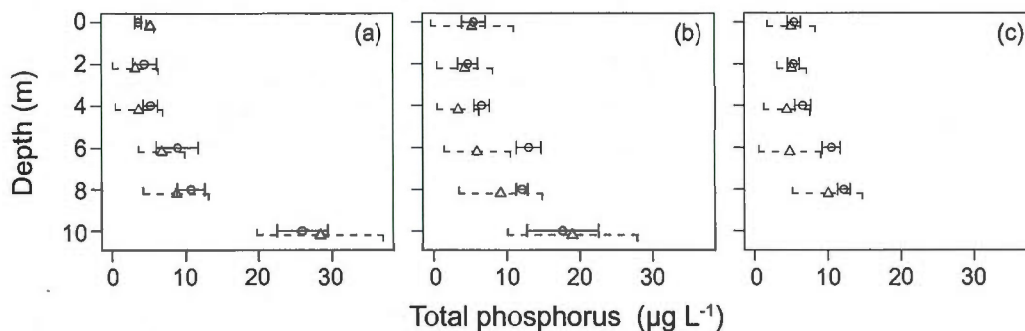


Figure 1.4: Comparison of mean total phosphorus ($\pm\text{SE}$) for the non-experimental year 2011 (circles) and the experimental year 2012 (triangles) in (a) B1, (b) B2 and (c) B3.

Mean photic depth did differ between basins, with B3 having slightly shallower values than did the others (Table 1.1b). However, within the respective basins, mean photic depth did not change significantly between the non-experimental and the experimental years in B1 (paired t -test; $p=0.101$), B2 ($p=0.073$) or B3 ($p=0.245$).

1.4.3 Deep chlorophyll maxima

All three basins exhibited a clear deep chlorophyll maximum over the entire period (Figure 1.2d-f). It was most pronounced in B1, with a tighter grouping of the FluoroProbe spectral groups around the peak (Figure 1.5). Note that following the two upper layer mixing events observed on July 18th and 26th, that there were corresponding increases in Chl a in the shallower layers (Figure 1.2).

In B2, there was a second deep MIXED spectral group peak (Fig.1.5b), the position of which varied over the focal period from approximately 9 m at the start to

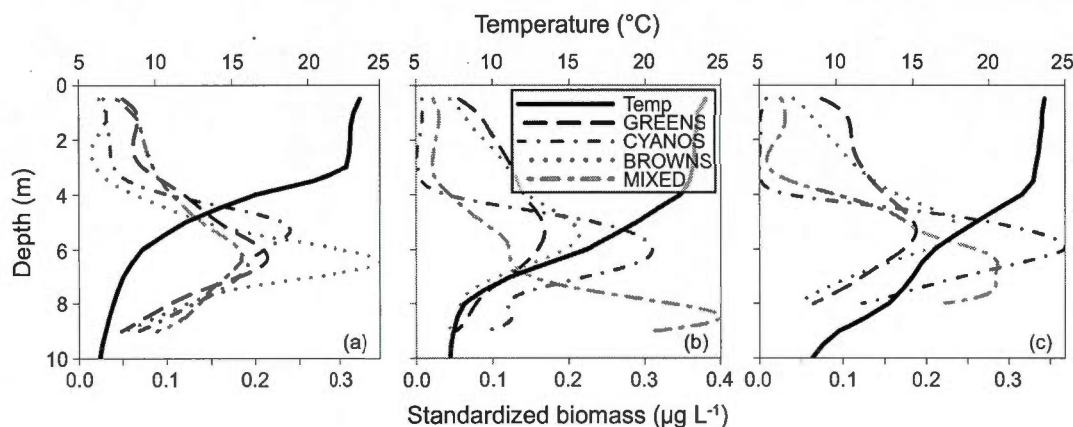


Figure 1.5: Standardized biomass vertical profiles for the four FluoroProbe spectral group and temperature in (a) B1, (b) B2 and (c) B3 taken midway through the experiment (July 21st 2012)

7.5 m at the end (Figure 1.2e shows a corresponding total biomass peak). HPLC analyses from a pumped sample of this FluoroProbe-identified MIXED peak on the last sampling date revealed a high concentration of alloxanthin, which was 2.2 times more than in the deep chlorophyll maximum and 58 times more than in the whole water column. Alloxanthin is a marker pigment for cryptophytes (Breton et al., 2000), and it can thus be assumed that this second peak was composed primarily of this phytoplankton class.

The deep chlorophyll maximum was found at different depths in the different basins with post hoc comparisons showing that it was deepest in B1, located just below the thermocline throughout the sampling period (Table 1.1c; Figure 1.2). It was shallower and located at approximately the same depth as the thermocline in B2. In B3, the deep chlorophyll maximum was now located above the experimentally deepened thermocline and again shallower than in the control. However, when within-basin comparisons were done with the previous non-experimental year, deep chlorophyll maxima depths did not change from the control year in B1 (paired *t*-test; $p=0.655$), B2 ($p=0.636$) or B3 ($p=0.781$).

1.4.4 Spatial Overlap (SO)

Averaged over the entire sampling period, SO varied between each basin, being significantly smallest in B2, greatest in B1, with an intermediate value in B3 (Table 1.1c).

(i) *Effect of water column stability on SO*

There was no significant correlation between phytoplankton SO and most of the lake mixing or stratification indices (S_T , W and L_N) occurring consistently across all basins (results not shown). The only index that showed a clear link with SO was buoyancy frequency (N^2) (Table 1.2a). The best-fit model (based on lowest AIC values) was a quadratic regression with a negative coefficient in the quadratic term : all basins show a unimodal relationship of SO with peaks at intermediate buoyancy frequency (N^2) values. For SO with thermocline depth, a positive linear relationship was only observed in B2 (Table 1.2b).

(ii) *Effect of zooplankton on SO*

The coefficient of variation (CV) of the vertical distribution of zooplankton biomass (estimated with the LOPC) showed a positive correlation with SO ($SO = 0.004CV + 0.480$; $R^2=0.52$; $p=0.009$), indicating that a more even distribution of zooplankton biomass was associated with less overlap between phytoplankton spectral groups.

Average Chl a observed in 1 m bins in the vertical profiles from four dates on which zooplankton sampling was done was also compared to zooplankton biomass in the same depth bins. Maximum average Chl a was generally inversely related to zooplankton biomass at the same depths, especially in B1 and B3 (Figure 1.6). Across all basins, depths and times, a zooplankton biomass of more than $5000 \mu\text{g L}^{-1}$ did not co-occur with Chl a concentrations greater than $3 \mu\text{g L}^{-1}$ (Figure 1.6).

Tableau 1.2: The most significant regressions between *SO*, mixing and stratification indices, and diversity indices, along with the applied time lags on the dependent variables.

Dependant variable vs. explanatory variable	Lag (in days)	Equation	R^2	p-value
(a) <i>SO</i> vs N^{2*}				
B1	0	$y = 408x - 1.5 * 10^4 x^2 - 2.0$	0.38	0.011
B2	0	$y = 3.0 * 10^3 x - 2.0 * 10^5 x^2 - 10.1$	0.57	<0.001
B3	0	$y = 2.4 * 10^3 x - 3.2 * 10^5 x^2 - 3.8$	0.76	<0.001
(b) <i>SO</i> vs thermocline depth				
B1	0	$y = 0.052x + 0.60$	0.09	0.165
B2	0	$y = 0.49x - 2.47$	0.18	0.049
B3	0	$y = 0.014x + 0.55$	0.00	0.975
(c) <i>SO</i> vs Shannon diversity				
B3	4	$y = -0.58x + 1.96$	0.44	0.003
B3	5	$y = -0.71 + 2.26$	0.59	<0.001
B3	6	$y = -0.58 + 1.94$	0.37	0.012
(d) Shannon diversity vs <i>SO</i>				
B1	6	$y = 1.33x + 1.25$	0.31	0.029
B2	7	$y = 1.02x + 1.65$	0.20	0.094
B3	7	$y = 2.05x + 0.82$	0.27	0.048

*A quadratic model was chosen due to the shape of the residuals and to lower AIC values for the regression with the quadratic term for B1, B2 and B3 (respectively -93.83, -79.75 and -80.91) compared to the linear regression (respectively -90.24, -64.61 and -58.06)

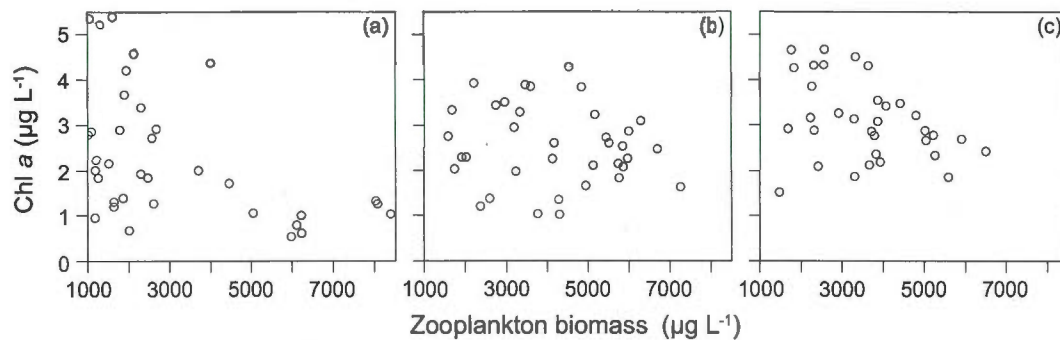


Figure 1.6: Average Chl *a* values in 1 m depth increments across the entire vertical profile as estimated by the FluoroProbe and zooplankton biomass as estimated by the LOPC in paired depth bins for four different dates across the focal period (July 11th, July 18th, July 25th, August 1st) in (a) B1, (b) B2 and (c) B3.

(iii) Effect of phytoplankton diversity on SO

In B1 and B2, there was no significant relationship between Shannon diversity and *SO* at any time lags applied to *SO* (diversity preceding *SO*). In B3, there was significant negative relations between the two variables with lags of 4, 5 and 6 days in *SO* (Table 1.2c).

1.4.5 Phytoplankton Diversity

Overall, mean diversity indices were similar during the focal period for all three basins (Table 1.1d). Only for Shannon diversity were differences between basins observed with post hoc comparisons showing significantly lower diversity in B3 relative to B2. Evenness and richness were similar in all basins.

Diversity in this study was estimated primarily using estimates based on HPLC pigment concentrations. However we did have taxonomic identifications for a subset of dates in B1, allowing a comparison of whether HPLC diversity reflected taxonomic diversity at the species level. Shannon diversity derived from HPLC H and species richness (S) from microscope data were weakly but positively related based on a small number ($n=7$) of observations ($S = 19.9H - 6.6$; $R^2=0.54$, $p=0.061$).

(i) Effect of SO on phytoplankton diversity

There was no instantaneous relationship between *SO* and pigment Shannon diversity based on HPLC in any of the basins (i.e. with no time lag). With successive daily time lags (*SO* preceding diversity), the only significant relationship between the two variables in B1 was a positive increase in Shannon diversity when a 6-day lag on this variable was applied (Table 1.2d). Similarly, the strongest relationships in the other two basins occurred with a 7-day delay (Table 1.2d).

No significant relationship was observed between evenness and *SO* at any applied time lags. Richness did not vary enough over the course of the sampling period (from 15 to 17 with values of 14 and 18 occurring only once) to show any significant trends.

1.5 Discussion

1.5.1 What drives *SO* in a stratified north temperate lake ?

In this small, relatively sheltered lake, *SO* occurred mainly through the accumulation of biomass of the different spectral groups at the mid-column depth of the deep chlorophyll maximum as is commonly observed in many stratified lakes (Fee, 1976; Moll et Stoermer, 1982; Camacho, 2006). Our results mainly support the hypothesis that the experimentally deeper thermocline in the treatment basins resulted in less *SO* owing to a decoupling of the opposing light and nutrient gradients : mainly a reduction in the slope of the nutrient gradient with depth. We observed a deepening of the nutricline associated to thermocline deepening with total phosphorus concentrations at 6 m being lower during the experimental year in both the affected basins. Thus, while the nutricline was indeed lowered in the actively and passively deepened basins, photic depth was not. This sudden and unusual decoupling likely led different phytoplankton spectral groups to change their spatial distribution relative to the deep chlorophyll maximum, some by going deeper to reach more abundant nutrients and some shallower to optimize light. We observed that *SO*, while still occurring mainly in a deep chlorophyll maximum, was indeed lowered in the basins experiencing thermocline deepening. In studying the seasonal dynamics of a multispecies deep chlorophyll maximum, Abbott et al. (1984) found that deep chlorophyll maximum thickening was linked to the deepening of the nutricline with time. This enlargement of the deep chlorophyll

maximum, and the reduction in SO we observed in our treatment basins could very well be caused by the same underlying mechanism.

In our study, the use of different resource strategies when faced with the decoupling of the resource gradients is best exemplified by the cryptophyte peak observed at the bottom of the water column in B2 (Figure 1.5). Unlike other groups such as chlorophytes, cryptophytes can often grow in very deep layers, and are thought to survive owing to low-light adaptation (Gervais, 1998) or phagotrophy (Legrand, Granli et Carlsson, 1998). Because their photosynthetic activity is not inhibited by sulphides as it is for most other algal groups (some cyanobacteria being exceptions), cryptophytes can survive and are often associated with the anoxic conditions of the deeper nutrient-rich layer (Gervais et al., 2003). While sulphides were not measured in this study, their presence was noted by smell in water samples taken from deeper depths in both B2 and B3 and, to a lesser degree, in B1 as anoxic conditions developed in hypolimnetic waters over time. Evidence suggests that, as the nutricline was deepened, cryptophytes adapted by also going deeper as was observed clearly in B2 and slightly in B3 (Figure 1.5), so as to maximize their nutrient intake. Their separation from the other groups in the deep chlorophyll maxima thus resulted in less SO in both B2 and B3.

Our alternative hypothesis with respect to thermocline deepening effects on SO was related to the fact that greater water column mixing with a more extensive epilimnion would homogenize phytoplankton distributions more, leading to greater SO and was not supported. We attribute this to two factors : a lack of mixing in the deeper layers combined with the strong accumulation of phytoplankton biomass in a deep chlorophyll maximum. Observed mixing events did not reach the depth of the deep chlorophyll maximum (Figure 1.2) and thus could not influence SO , even if some relocation of phytoplankton to the upper layers may have occurred. This lack of an overall mixing effect was also reflected in the absence

of significant relations between the different mixing indices and SO . Stratification being a necessary condition for the formation of deep chlorophyll maxima (Reynolds, 1992), it also prevents dispersal of the algae to the mixed layer when strong enough (Abbott et al., 1984). Thus, even if the portion of the water column that could potentially be mixed was larger in both B2 and B3, a greater energy input through stronger winds would have also been needed for mixing to reach the deep chlorophyll maximum in this relatively sheltered lake.

The exception of the lack of relationship with stability parameters was the unimodal one with SO being maximized at intermediate values of buoyancy frequency (N^2) when observing each basin separately (Table 1.2a). This parameter represents the local stability of the water column with greater values indicating that the water column is more resistant to mixing (Read et al., 2011). The fact that SO should be related in this way to buoyancy frequency is a new observation and we can only hypothesize as to the mechanism. For a local highly stable water column (large buoyancy frequency), one would expect that little mixing would allow active spatial segregation of phytoplankton to occur, lowering SO as observed. However, why a more unstable water column, in what is otherwise still a relatively very stable lake, would also lead to low SO in our case is not entirely clear. It may be related to the way in which greater mixing affects zooplankton and their feeding, including differential effects on zooplankton of different body size and consequently with different swimming abilities. However, this pattern remains to be explored by further study.

Overall, changes in SO in our experimental study relate mostly to the strength of the grouping of phytoplankton spectral group biomass in and around the deep chlorophyll maximum and the influence of decoupled light and nutrient gradients that were induced. Overall, greater SO was linked to a convergence of phytoplankton biomass at this mid-water column depth under thermal conditions that permitted light and nutrient gradients to occur naturally, and not a result of the relocation through physical forcing of previously segregated species. These results affect how we interpret the relationship between diversity and SO , which was our second major study question.

1.5.2 What drives diversity in a stratified north temperate lake?

One of the major questions driving this study was whether spectral group *SO* is influenced by greater phytoplankton diversity, with more phytoplankton functional types expected to lead to differential resource and space use strategies, lowering *SO*. Alternatively, we hypothesized that where competition between species is alleviated by a lower *SO* (meaning spatial segregation, which could be physically induced), species co-existence, and thus pigment diversity could be promoted. The temporal dynamics of these processes and their relationships provide insight into these alternative hypotheses in which either *SO* drives diversity or vice versa.

Overall, our results point to *SO* influencing diversity. There was little support for the opposite pattern, as a relationship wherein higher diversity preceded less *SO* (4 to 6 days later) was observed in only one basin (the actively deepened one). This was unexpected as a number of studies have suggested that diversity preceding *SO* should have been strongly supported in our study because diverse communities generally have a wider variety of motility characteristics allowing for active changing of spatial positions by individuals so as to lessen interspecific competition (Lindenschmidt et Chorus, 1998; Olli et Seppälä, 2001; Jäger, Diehl et Schmidt, 2008). While the pigment response of phytoplankton communities can capture some functional differences, especially with respect to light harvesting, the diversity pattern did not operate as expected, even if it does reflect higher species richness. Future work should directly assess the presence or absence of different motility strategies using taxonomic or functional data, thereby shedding more light on the mechanisms (e.g. Beisner et Longhi, 2013). Instead, we observed more consistently that greater *SO* preceded a greater pigment diversity with a 6 to 7 day time lag. This length of time lag corresponds well with previous studies relating to phytoplankton community response and environmental change which have found these to occur on the order of a 5-8 day time horizon (Harris et Trimbee,

1986). However, the direction of the relationship we observed was opposite to that expected.

The positive interaction we observed between *SO* and diversity could result from the deep chlorophyll maximum being an optimal strategy, with negative diversity consequences when phytoplankton in this lake are forced to diverge from this state, as was the case with our experimental thermocline deepening. A certain level of "hard-wiring" in the ecology of the phytoplankton is indicated by the fact that even when the thermocline was deepened in the treatment basins, deep chlorophyll maxima depths did not change. This indicates that this spatial distribution is likely a strategy adopted by these phytoplankton for optimal growth and/or that light is a more important feature in determining the depth of the deep chlorophyll maximum than are nutrients for most phytoplankton groups (e.g. Abbott et al., 1984). Given these observations, depth-differential sinking of phytoplankton as a mechanism for the formation of deep chlorophyll maxima (as stated by Cullen, 1982) can be rejected in this lake as the density structure of the water column was changed in both treatment basins. Instead, our results point to phytoplankton at the deep chlorophyll maximum depth (i) actively choosing this specific depth, (ii) experiencing positive growth here, or (iii) experiencing reduced zooplankton grazing here; these hypotheses being not mutually exclusive.

In this lake, zooplankton grazing seems to have played a role in the definition of the deep chlorophyll maxima (higher *SO*). High zooplankton biomass was associated with low maximum Chl *a* values and there was a strong relationship between a more even vertical distribution of zooplankton (low coefficient of variation) and low values of *SO*. Together, these observations indicate that as zooplankton formed peaks at different depths from phytoplankton peaks, they increased grazing pressure in those areas, thus favouring a higher proportion of Chl *a* biomass in the deep chlorophyll maximum and overall higher *SO*. Recent work has identified

zooplankton grazing as a mechanism promoting the formation of deep chlorophyll maxima (Pilati et Wurtsbaugh, 2003). Unfortunately, we did not have daily zooplankton data over the focal period that would enable us to elaborate more on this role of zooplankton.

Positive growth at the deep chlorophyll maximum for all groups present could also have led to the positive relationship observed between *SO* and diversity. If growth is favoured in the DCM, forced deviations from this spatial configuration could lead to negative changes in diversity. For example, sinking of a particular group, even if it results in being at a depth at which more total phosphorus is available, may result in sinking out of the photic zone, adversely affecting diversity. While positive growth in the deep chlorophyll maximum of many groups appears contrary to the competitive exclusion principle, several recent models can explain the persistence of many phytoplankton species in relatively tight groupings. For example, population oscillations and chaos have been shown to promote very high levels of diversity in the deep chlorophyll maximum (Huisman et al., 2006). In other models, Yoshiyama et al. (2009) showed that competition between two phytoplankton species for resources induced a spatial attraction : being placed on different vertical positions on the opposing light and nutrient gradients, each consumed a different resource, thereby limiting the supply for its competitor, forcing the algal species to move towards each other and resulting in species packing. Observational data supports the idea of species packing with fine scale distribution of phytoplankton (Olli et Seppälä, 2001; Gervais et al., 2003), wherein coexistence likely occurs through trade-offs in resource acquisition traits (Yoshiyama et al., 2009). Although the use of the FluoroProbe did not enable us to see such species-specific peaks, small difference in the spatial distribution of phytoplankton could still result in a greater coexistence and diversity than expected in classical Lotka-Volterra type competition models. Others have theorized that small-scale spatial segregation favours intra-specific competition owing to local interactions, lowering

overall levels of inter-specific competition, thereby promoting the maintenance of the diversity of a community on ecological, short-term timescales (Miyazaki et al., 2006; Laird et Schamp, 2008).

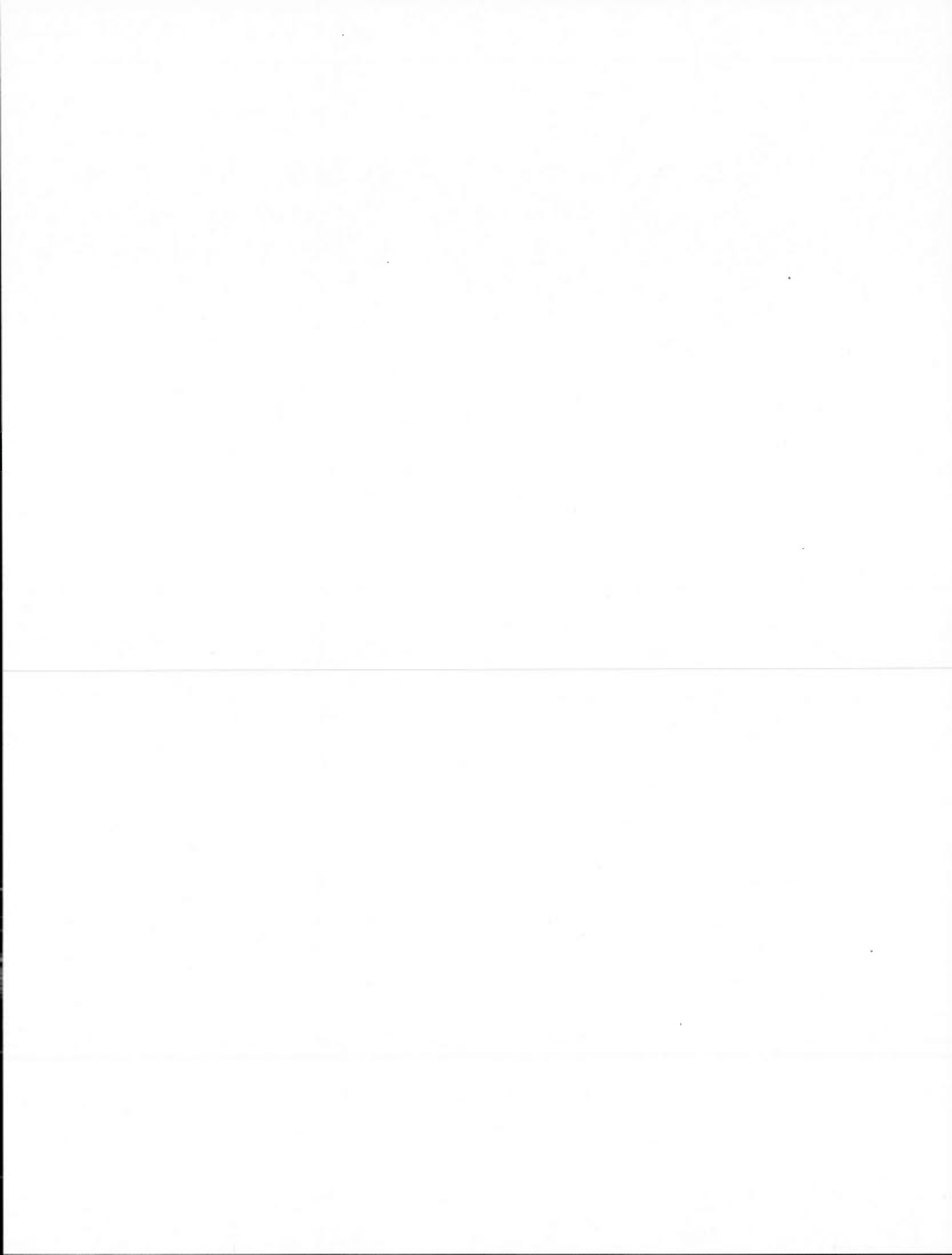
In our study, changes in diversity in response to *SO* were probably not linked to within-species changes in pigment composition of the algae. Previous work has demonstrated that within a species, phytoplankton can alter their pigment content to avoid competition for light (Stomp et al., 2004) and this could have occurred in our study as phytoplankton aggregated at the deep chlorophyll maximum. However, in our case, diversity as measured by HPLC was positively related to species richness obtained from traditional microscope counts. This result suggests that the observed changes in Shannon diversity do involve some ecological shifts, not just physiological ones, although both could be occurring simultaneously.

It could be argued that our data indicates that inter-specific competition is not an important mechanism of community structure as higher *SO* did not result in a decrease in diversity. On the other hand, it could also be argued that our estimate of *SO* fails to capture inter-specific competition. The spectral groups estimated by the Fluoroprobe represent the aggregation of the species with the most similar light absorption spectra, that will be in greatest competition with each other for light resources (Stomp et al., 2007). This way of estimating group spatial position comes at the cost of grouping species that compete for other essential resources like specific nutrients. For example, by grouping together diatoms and chrysophytes, competition for silica is limited to the BROWN spectral group; but we cannot explore the different spatial positions occupied by diatoms and chrysophytes separately. Because competition between individuals within the same functional group should be greater (Elliott, Reynolds et Irish, 2001), we may have overestimated the competitive consequences of *SO* in our initial hypotheses, given our use of the Fluoroprobe data for assessing spatial distribution.

In this study, *SO* captured more of the variation in diversity than the mixing and stratification indices did across all three basins. Although many studies have looked into drivers of phytoplankton diversity, the importance of abiotic and biotic factors and species interactions may vary depending on the specific aquatic ecosystem studied (Descy et al., 2010). A general knowledge of the within-lake spatial distribution of the major phytoplankton groups will help determining the relative importance of factors such as disturbances and species interaction on diversity. As is evidenced by our experimental work and several unexpected results, much work remains to identify the conditions under which resource ratio theory applies to phytoplankton dynamics in lakes; such information being necessary for the investigation of diversity patterns in field observations. The investigation of species interactions through novel means and high intensity sampling could help generate general principles and should be further explored.

1.6 Acknowledgements

We would like to thank Peter Leavitt and Zoraida Quiñones-Rivera at the University of Regina for help with HPLC analysis. Help with field and lab work was provided by : Marie-Pierre Beauvais, Vincent Pilorge, Akash Sastri, Anne Tremblay-Gratton and Katherine Velghe. Technical support was also provided by SolarBee® and the staff at the Station the biologie des Laurentides. Funding in the form of postgraduate scholarships to VOJ from the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada and the Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies (FRQNT), a mobility grant from the Ministère de l'Éducation, du Loisir et du Sport (MELS), as well as NSERC Discovery and FQRNT grants to BEB are gratefully acknowledged.



CONCLUSION

L'étude des effets potentiels des changements climatiques sur les communautés naturelles est un champs de recherche en pleine effervescence. Dans un contexte où les écosystèmes seront appelés à changer rapidement, comprendre comment ces changements affecteront la biodiversité est essentiel. Dans les lacs, il se pourrait par exemple que la thermocline soit abaissée, modifiant la structure physique de la colonne d'eau. Ce mémoire avait comme but de quantifier la réponse du phytoplancton face à une telle perturbation, surtout en relation avec sa distribution spatiale et les interactions compétitives.

Étant donné qu'un abaissement de la thermocline augmente le volume d'eau potentiellement brassé par les eaux, cette étude avait deux objectifs. Le premier était de trouver les facteurs influençant dans la superposition spatiale (*SO*) des espèces d'algues dans un lac nord-tempéré dimictique, typiquement québécois. Le deuxième était d'observer la relation entre ce *SO* et la diversité dans le temps.

Un échantillonnage continu de trois semaines au mois de juillet 2012 a été effectué au Lac Croche au sein du projet TIMEX. L'éolienne aquatique a efficacement abaissé la thermocline dans le bassin expérimental (B3) et, à une moindre échelle, dans le bassin intermédiaire (B2). Ceci a permis d'observer les dynamiques entre la diversité et le *SO* du phytoplancton dans trois conditions différentes au niveau de la structure de la colonne d'eau.

Dans ce lac, le *SO* pour le mois de juillet résultait principalement de l'accumulation de la biomasse au niveau d'un maximum de chlorophylle profond (*DCM*).

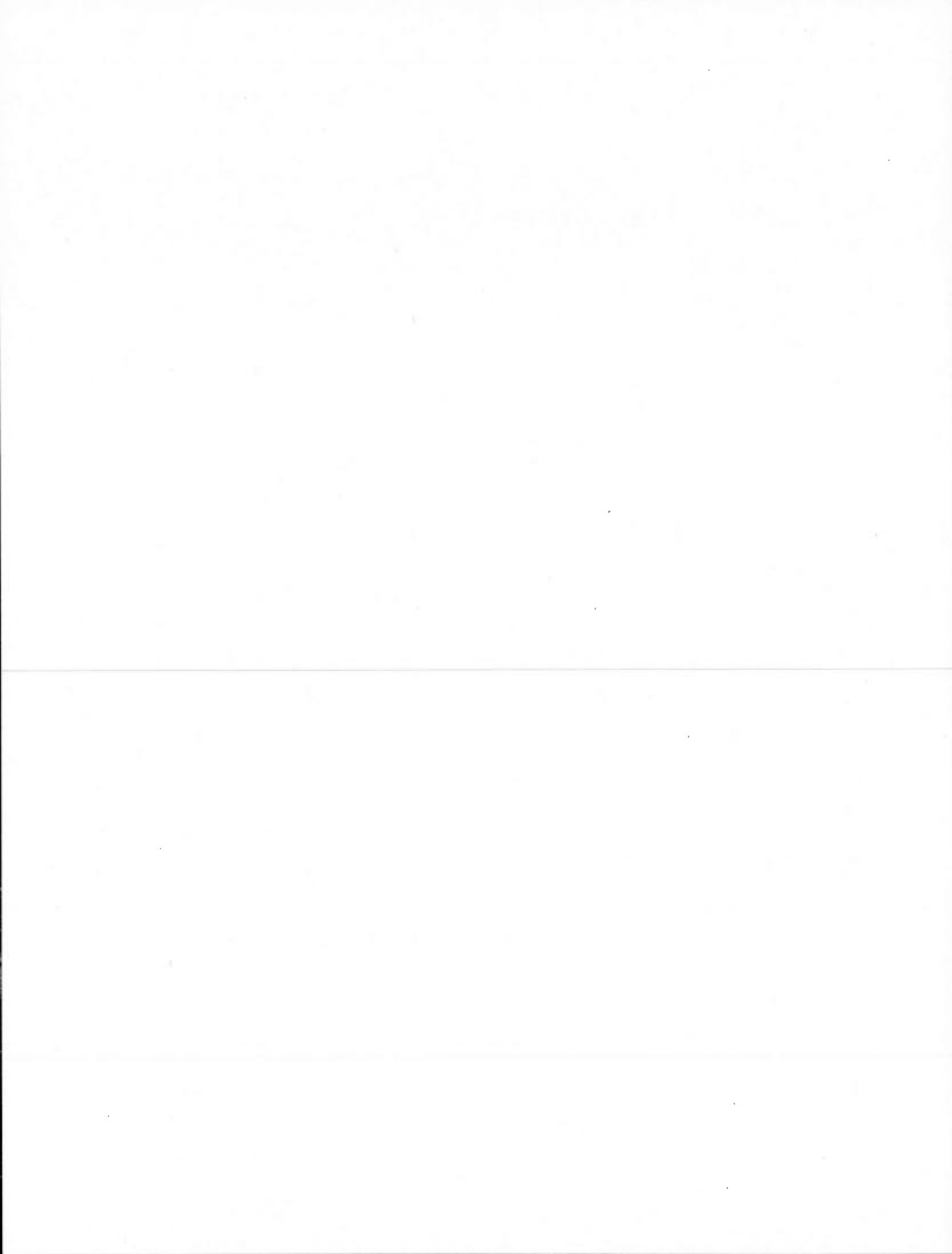
Contrairement aux attentes initiales, l'abaissement de la thermocline n'a pas augmenté le *SO*, probablement puisque, même si une plus grande couche d'eau pouvait être mélangée, les vents n'atteignaient pas une vitesse suffisante pour perturber les couches plus profondes où résidaient la majorité des algues. Au contraire, pour le mois de juillet, le traitement a abaissé le *SO*, ce qui a été attribué au découplage des gradients opposés de nutriment et de lumière. Par ce mécanisme, il a été proposé que les algues se redistribuent dans l'espace, certains en optimisant la lumière en allant vers la surface, d'autres les nutriments en se positionnant plus profondément, réduisant l'accumulation des algues à la profondeur du DCM et réduisant le *SO*. Ce mécanisme était bien représenté par le pic de cryptophytes du bassin abaissé passivement (B2) observé tout au long de la période d'échantillonnage.

Globalement, les résultats obtenus ont montré une influence plus constante du *SO* que l'inverse. En effet, il y a avait une forte tendance dans les trois bassins qui montraient une relation positive entre le *SO* et la diversité de 6 à 7 jours plus tard. Au contraire, seul le bassin mélangé activement a montré une relation négative entre la diversité et le *SO* de 4 à 6 jours plus tard. Ici encore, la présence d'un DCM dans chacun des bassins s'est révélée importante pour l'interprétation de la relation positive entre le *SO* et la diversité. Il se pourrait en effet que le DCM représente une stratégie de croissance optimale, soit par un positionnement actif des espèces le constituant, une croissance positive ou une réduction de la prédation par le zooplancton.

D'après les résultats obtenus, il pourrait être avancé que la compétition interspécifique ne joue pas un grand rôle pour la structure des communautés de phytoplancton ou qu'elle n'a tout simplement pas été mesurée par notre indice de *SO*. Malgré tout, cette étude démontre l'importance d'un échantillonnage fréquent pour mesurer des changements dans la composition des communautés de phytoplancton

et, plus particulièrement, pour améliorer notre connaissance sur l'applicabilité de la théorie du rapport des ressources en milieu naturel.

Il n'est donc pas encore clair à la lumière de ces résultats comment l'abaissement de la thermocline découlant des changements climatiques affectera les communautés de phytoplancton. Puisque la profondeur du mélange (et donc de la thermocline) a une grande importance pour la synchronisation des événements de la succession saisonnière dans les lacs (Berger et al., 2007), il serait intéressant d'observer les dynamiques entre *SO* et diversité tout au long d'une saison. Ceci permettrait d'observer si il y a des mécanismes compétitifs qui influence cette synchronisation. De plus, un suivi saisonnier permettrait d'observer le *SO* dans différentes situations et surtout, en présence ou en absence de maximum de chlorophylle profond (DCM).



BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, M. R., K. L. Denman, T. M. Powell, P. J. Richerson, R. C. Richards et C. R. Goldman. (1984). Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in lake tahoe. *Limnology and Oceanography*, vol. 29, no. 4, p. 862–878.
- Beckmann, A., et I. Hense. (2007). Beneath the surface : Characteristics of oceanic ecosystems under weak mixing conditions – a theoretical investigation. *Progress in Oceanography*, vol. 75, no. 4, p. 771–796.
- Beisner, B. E., et M. L. Longhi. (2013). Spatial overlap in lake phytoplankton : Relations with environmental factors and consequences for diversity. *Limnology and Oceanography*, vol. 58, no. 4, p. 1419–1430.
- Berger, S. A., S. Diehl, T. J. Kunz, D. Albrecht, A. M. Oucible et S. Ritzer. (2006). Light supply, plankton biomass, and seston stoichiometry in a gradient of lake mixing depths. *Limnology and Oceanography*, vol. 51, no. 4, p. 1898–1905.
- Berger, S. A., S. Diehl, H. Stibor, G. Trommer, M. Ruhenstroth, A. Wild, A. Weigert, C. G. Jäger et M. Striebel. (2007). Water temperature and mixing depth affect timing and magnitude of events during spring succession of the plankton. *Oecologia*, vol. 150, no. 4, p. 643–654.
- Breton, E., C. Brunet, B. Sautour et J.-M. Brylinski. (2000). Annual variations of phytoplankton biomass in the eastern english channel : comparison by pigment signatures and microscopic counts. *Journal of Plankton Research*, vol. 22, no. 8, p. 1423–1440.
- Britton, N. F., et U. Timm. (1993). Effects of competition and shading in planktonic communities. *Journal of Mathematical Biology*, vol. 31, no. 7, p. 655–673.
- Camacho, A. (2006). On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in spanish stratified lakes. *Limnetica*, vol. 25, no. 1-2, p. 453–478.
- Cantin, A., B. E. Beisner, J. M. Gunn, Y. T. Prairie et J. G. Winter. (2011). Effects of thermocline deepening on lake plankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 68, no. 2, p. 260–276.

- Carney, H. J., P. J. Richerson, C. R. Goldman et R. C. Richards. (1988). Seasonal phytoplankton demographic processes and experiments on interspecific competition. *Ecology*, vol. 69, no. 3, p. 664–678.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 31, p. 343–366.
- Clegg, M. R., S. C. Maberly et R. I. Jones. (2007). Behavioral response as a predictor of seasonal depth distribution and vertical niche separation in freshwater phytoplanktonic flagellates. *Limnology and Oceanography*, vol. 52, no. 1, p. 441–455.
- Cullen, J. J. (1982). The deep chlorophyll maximum : Comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 39, no. 5, p. 791–803.
- De Stasio, B. T., D. K. Hill, J. M. Kleinmans, N. P. Nibbelink et J. J. Magnuson. (1996). Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes : Physics, fish, and plankton. *Limnology and Oceanography*, vol. 41, p. 1136–1149.
- Descy, J.-P., A.-L. Tarbe, S. Stenuite, S. Pirlot, J. Stimart, J. Vanderheyden, B. Leporcq, M. P. Stoyneva, I. Kimirei, D. Sinyinza et P.-D. Plisnier. (2010). Drivers of phytoplankton diversity in lake tanganyika. *Hydrobiologia*, vol. 653, no. 1, p. 29–44.
- Diehl, S., S. Berger, R. Ptacnik et A. Wild. (2002). Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths : Field experiments. *Ecology*, vol. 83, no. 2, p. 399–411.
- Donald, D. B., M. J. Bogard, K. Finlay, L. Bunting et P. R. Leavitt. (2013). Phytoplankton-specific response to enrichment of phosphorus-rich surface waters with ammonium, nitrate, and urea. *PLoS ONE*, vol. 8, no. 1, p. e53277.
- Elliott, J., C. Reynolds et A. Irish. (2001). An investigation of dominance in phytoplankton using the PROTECH model. *Freshwater Biology*, vol. 46, no. 1, p. 99–108.
- Elliott, J. A., A. E. Irish et C. S. Reynolds. (2002). Predicting the spatial dominance of phytoplankton in a light limited and incompletely mixed eutrophic water column using the PROTECH model. *Freshwater Biology*, vol. 47, no. 3, p. 433–440.
- Fee, E. J. (1976). The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the experimental lakes area, northwestern ontario : Implications for primary production estimates. *Limnology and Oceanography*, vol. 21, no. 6, p. 762–783.

- Fee, E. J., R. E. Hecky, S. E. M. Kasian et D. R. Cruikshank. (1996). Physical and chemical responses of lakes and streams. *Limnology and Oceanography*, vol. 41, no. 5, p. 912–920.
- Finlay, K., B. Beisner et A. Barnett. (2007). The use of the laser optical plankton counter to measure zooplankton size, abundance, and biomass in small freshwater lakes. *Limnology and Oceanography : Methods*, vol. 5, no. JAN, p. 41–49.
- France, R. (1997). Land water linkages : influences of riparian deforestation on lake thermocline depth and possible consequences for cold stenotherms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 54, no. 6, p. 1299–1305.
- Gervais, F. (1998). Ecology of cryptophytes coexisting near a freshwater chemocline. *Freshwater Biology*, vol. 39, no. 1, p. 61–78.
- Gervais, F., U. Siedel, B. Heilmann, G. Weithoff, G. Heisig-Gunkel et A. Nicklisch. (2003). Small-scale vertical distribution of phytoplankton, nutrients and sulphide below the oxycline of a mesotrophic lake. *Journal of Plankton Research*, vol. 25, no. 3, p. 273–278.
- Griesbach, S. J., et R. H. Peters. (1991). The effects of analytical variations on estimates of phosphorus concentration in surface waters. *Lake and Reservoir Management*, vol. 7, no. 1, p. 97–106.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, vol. 131, no. 3409, p. 1292–1297.
- Harris, G. P., et A. M. Trimbee. (1986). Phytoplankton population dynamics of a small reservoir : physical/biological coupling and the time scales of community change. *Journal of Plankton Research*, vol. 8, no. 6, p. 1011–1025.
- Hassell, M. P., H. N. Comins et R. M. May. (1994). Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature*, vol. 370, no. 6487, p. 290–292.
- Hondzo, M., et H. G. Stefan. (1993). Regional water temperature characteristics of lakes subjected to climate change. *Climatic Change*, vol. 24, no. 3, p. 187–211.
- Huisman, J., R. R. Jonker, C. Zonneveld et F. J. Weissing. (1999). Competition for light between phytoplankton species : experimental tests of mechanistic theory. *Ecology*, vol. 80, no. 1, p. 211–222.
- Huisman, J., P. v. Oostveen et F. J. Weissing. (1999). Critical depth and critical turbulence : Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnology and Oceanography*, vol. 44, no. 7, p. 1781–1787.

- Huisman, J., N. N. P. Thi, D. M. Karl et B. Sommeijer. (2006). Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature*, vol. 439, no. 7074, p. 322–325.
- Huisman, J., P. van Oostveen et F. J. Weissing. (1999). Species dynamics in phytoplankton blooms : incomplete mixing and competition for light. *The American Naturalist*, vol. 154, no. 1, p. 46–68.
- Huisman, J., et F. J. Weissing. (1994a). Growth and competition in a light gradient. *Journal of theoretical biology*, vol. 168, p. 323–336.
- . (1994b). Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments : An elementary model. *Ecology*, vol. 75, no. 2, p. 507–520.
- . (1995). Competition for nutrients and light in a mixed water column : A theoretical analysis. *The American Naturalist*, vol. 146, no. 4, p. 536–564.
- . (1999). Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, vol. 402, no. 6760, p. 407–410.
- Hutchinson, G. E. (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, vol. 95, no. 882, p. 137–145.
- Idso, S. B. (1973). On the concept of lake stability. *Limnology and Oceanography*, vol. 18, no. 4, p. 681–683.
- Imberger, J., et J. C. Patterson. (1989). *Physical Limnology*. Hutchinson, J. W., et T. Y. Wu, éditeurs, Coll. « *Advances in Applied Mechanics* ». T. Volume 27, p. 303–475. Elsevier.
- Jäger, C. G., S. Diehl, C. Matauschek, C. A. Klausmeier et H. Stibor. (2008). Transient dynamics of pelagic producer-grazer systems in a gradient of nutrients and mixing depths. *Ecology*, vol. 89, no. 5, p. 1272–1286.
- Jäger, C. G., S. Diehl et G. M. Schmidt. (2008). Influence of water-column depth and mixing on phytoplankton biomass, community composition, and nutrients. *Limnology and Oceanography*, vol. 53, no. 6, p. 2361.
- Kalff, J. (2002). *Limnology : inland water ecosystems*. T. 592. Prentice Hall New Jersey.
- Kardinaal, W. E. A., L. Tonk, I. Janse, S. Hol, P. Slot, J. Huisman et P. M. Visser. (2007). Competition for light between toxic and nontoxic strains of the harmful cyanobacterium microcystis. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 73, no. 9, p. 2939–2946.

- Klausmeier, C. (2000). The role of spatial heterogeneity in ecological communities. Thèse de Doctorat, Minneapolis, University of Minnesota.
- Klausmeier, C. A., et E. Litchman. (2001). Algal games : The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography*, vol. 46, no. 8, p. 1998–2007.
- Laird, R. A., et B. S. Schamp. (2008). Does local competition increase the coexistence of species in intransitive networks. *Ecology*, vol. 89, no. 1, p. 237–247.
- Leavitt, P. R., et D. A. Hodgson. (2002). *Sedimentary Pigments*. Smol, J. P., H. J. B. Birks, W. M. Last, R. S. Bradley et K. Alverson, éditeurs, Coll. « *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments* », no 3, p. 295–325. Springer Netherlands.
- Legrand, C., E. Granli et P. Carlsson. (1998). Induced phagotrophy in the photosynthetic dinoflagellate heterocapsa triquetra. *Aquatic Microbial Ecology*, vol. 15, no. 1, p. 65–75.
- Levins, R. (1979). Coexistence in a variable environment. *The American Naturalist*, vol. 114, no. 6, p. 765–783.
- Lindenschmidt, K.-E., et I. Chorus. (1998). The effect of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity. *Journal of Plankton Research*, vol. 20, no. 10, p. 1927–1951.
- Litchman, E. (2007). *Resource competition and the ecological success of phytoplankton*. Falkowski, P., et A. Knoll, éditeurs, Coll. « *Evolution of Primary Producers in the Sea* ». T. 2007, p. 351–75. Amsterdam : Elsevier.
- Litchman, E., et C. A. Klausmeier. (2001). Competition of phytoplankton under fluctuating light. *The American Naturalist*, vol. 157, no. 2, p. 170–187.
- . (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 39, no. 1, p. 615–639.
- Litchman, E., C. A. Klausmeier, O. M. Schofield et P. G. Falkowski. (2007). The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities : scaling from cellular to ecosystem level. *Ecology letters*, vol. 10, no. 12, p. 1170–1181.
- López-Gómez, J., et M. Molina-Meyer. (2006). The competitive exclusion principle versus biodiversity through competitive segregation and further adaptation to spatial heterogeneities. *Theoretical Population Biology*, vol. 69, no. 1, p. 94–109.

- Mazumder, A., et W. Taylor. (1994). Thermal structure of lakes varying in size and water clarity. *Limnology and Oceanography*, vol. 39, no. 4, p. 968–976.
- Mellard, J. P., K. Yoshiyama, E. Litchman et C. A. Klausmeier. (2011). The vertical distribution of phytoplankton in stratified water columns. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 269, no. 1, p. 16–30.
- Mercier-Blais, S., B. E. Beisner et Y. T. Prairie. Assessing the effects of artificially deepened thermoclines at a lake ecosystem scale using a lake circulator : I. the physical framework of the timex project. En préparation.
- Miller, T., J. Burns, P. Munguia, E. Walters, J. Kneitel, P. Richards, N. Mouquet et H. Buckley. (2005). A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory.. *The American Naturalist*, vol. 165, no. 4, p. 439–448.
- Miyazaki, T., K.-i. Tainaka, T. Togashi, T. Suzuki et J. Yoshimura. (2006). Spatial coexistence of phytoplankton species in ecological timescale. *Population Ecology*, vol. 48, no. 2, p. 107–112.
- Moll, R. A., et E. F. Stoermer. (1982). Hypothesis relating trophic status and subsurface chlorophyll maxima of lakes. *Archiv fur Hydrobiologie*, vol. 94, no. 4.
- Mouillot, D., W. Stubbs, M. Faure, O. Dumay, J. A. Tomasini, J. B. Wilson et T. D. Chi. (2005). Niche overlap estimates based on quantitative functional traits : a new family of non-parametric indices. *Oecologia*, vol. 145, no. 3, p. 345–353.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens et H. Wagner. (2013). *vegan : Community Ecology Package*. R package version 2.0-7.
- Olli, K., et J. Seppälä. (2001). Vertical niche separation of phytoplankton : large-scale mesocosm experiments. *Marine Ecology Progress Series*, vol. 217, p. 219–233.
- Passarge, J., S. Hol, M. Escher et J. Huisman. (2006). Competition for nutrients and light : stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion?. *Ecological Monographs*, vol. 76, no. 1, p. 57–72.
- Pilati, A., et W. A. Wurtsbaugh. (2003). Importance of zooplankton for the persistence of a deep chlorophyll layer : A limnocorral experiment. *Limnology and Oceanography*, vol. 48, no. 1, p. 249–260.
- Ptacnik, R., S. Diehl et S. Berger. (2003). Performance of sinking and nonsinking phytoplankton taxa in a gradient of mixing depths. *Limnology and Oceanography*, vol. 48, no. 5, p. 1903–1912.

- Read, J. S., D. P. Hamilton, I. D. Jones, K. Muraoka, L. A. Winslow, R. Kroiss, C. H. Wu et E. Gaiser. (2011). Derivation of lake mixing and stratification indices from high-resolution lake buoy data. *Environmental Modelling & Software*, vol. 26, no. 11, p. 1325–1336.
- Reynolds, C. S. (1987). *Community organization in the freshwater plankton*. Coll. « Organization of communities past and present », p. 297–325. Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- . (1992). Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. *Archiv für Hydrobiologie - Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, vol. 35, p. 13–31.
- . (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Reynolds, C. S., S. W. Wiseman, B. M. Godfrey et C. Butterwick. (1983). Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures. *Journal of Plankton Research*, vol. 5, no. 2, p. 203–234.
- Ryabov, A. B., et B. Blasius. (2011). A graphical theory of competition on spatial resource gradients. *Ecology Letters*, vol. 14, no. 3, p. 220–228.
- Ryabov, A. B., L. Rudolf et B. Blasius. (2010). Vertical distribution and composition of phytoplankton under the influence of an upper mixed layer. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 263, no. 1, p. 120–133.
- Sastri, A., J. Gauthier, P. Juneau et B. E. Beisner. (sous presse). Biomass and productivity responses of zooplankton communities to experimental thermocline deepening. *Limnology and Oceanography*.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, J. Huisman et F. J. Weissing. (2003). Why plankton communities have no equilibrium : solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, vol. 491, no. 1-3, p. 9–18.
- Snucins, E. D., et J. Gunn. (2000). Interannual variation in the thermal structure of clear and colored lakes. *Limnology and Oceanography*, vol. 45, no. 7, p. 1639–1646.
- Stomp, M., J. Huisman, F. de Jongh, A. J. Veraart, D. Gerla, M. Rijkeboer, B. W. Ibelings, U. I. A. Wollenzien et L. J. Stal. (2004). Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton biodiversity. *Nature*, vol. 432, no. 7013, p. 104–107.
- Stomp, M., J. Huisman, L. Vörös, F. R. Pick, M. Laamanen, T. Haverkamp et L. J. Stal. (2007). Colourful coexistence of red and green picocyanobacteria in lakes and seas. *Ecology Letters*, vol. 10, no. 4, p. 290–298.

- Team, R. C. (2013). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria. <<http://www.R-project.org>>.
- Thompson, R. M., et J. Imberger. (1980). Response of a numerical model of stratified lake to wind stress. T. 1, p. 562–570, Trondheim.
- Tilman, D. (1980). Resources : A graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist*, vol. 116, no. 3, p. 362–393.
- . (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, vol. 75, no. 1, p. 2–16.
- Tilman, D., S. S. Kilham et P. Kilham. (1982). Phytoplankton community ecology : the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 13, p. 349–372.
- Wall, D., et F. Briand. (1980). Spatial and temporal overlap in lake phytoplankton communities. *Archiv fur Hydrobiologie*, vol. 88, no. 1, p. 45–57.
- Weissing, F. J., et J. Huisman. (1994). Growth and competition in a light gradient. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 168, no. 3, p. 323–336.
- Yoshiyama, K., J. Mellard, E. Litchman et C. Klausmeier. (2009). Phytoplankton competition for nutrients and light in a stratified water column. *The American Naturalist*, vol. 174, no. 2, p. 190–203.