

Arjen Doelman

Mathematisch Instituut
Universiteit Leiden
doelman@math.leidenuniv.nl

Vivi Rottschäfer

Mathematisch Instituut
Universiteit Leiden
vivi@math.leidenuniv.nl

Lotte Sewalt

Mathematisch Instituut
Universiteit Leiden
lotte@math.leidenuniv.nl

Huib de Swart

IMAU
Universiteit Utrecht
h.e.deswart@uu.nl

Antonios Zagaris

Afdeling Toegepaste Wiskunde
Universiteit Twente
a.zagaris@utwente.nl

Julia Zijlstra

Research Group Computational Dynamics
CWI, Amsterdam
julia.zijlstra@cwi.nl

De complexe dynamica van fytoplankton

Fytoplankton speelt niet alleen een belangrijke rol in de voedselketen in oceanen en kustwaters, ook voor het klimaat is een goed begrip van de fytoplanktondynamica van groot belang. Met behulp van dynamische modellen analyseren Arjen Doelman, Vivi Rottschäfer, Lotte Sewalt, Huib de Swart, Antonios Zagaris en Julia Zijlstra dit gedrag. Een overzicht van verschillende typen modellen wordt gegeven, en het dynamische gedrag wordt geanalyseerd met verschillende technieken, zoals centre manifold reduction en meerschalenanalyse. Het gevonden gedrag kan erg complex zijn, zo kan er zelfs spatio-temporele chaos voorkomen.

Anderhalf miljard jaar geleden heeft de ontwikkeling van leven op aarde een enorme stap voorwaarts gemaakt toen een eukaryotische cel een fotosynthetische bacterie opnam en integreerde. Deze oerfusie heeft geresulteerd in de huidige situatie waarbij organismen met zogeheten *plastiden* zonne-energie om kunnen zetten naar biochemische energie. Deze omzetting is essentieel voor alle organismen op aarde die deze plastiden niet bevatten, zoals de mens, omdat op deze manier de zon een voedselketen kan voorzien van energie.

Naast alle groen dat we op land kennen, vindt een groot deel van de fotosynthese plaats binnen minuscule oceaanoorganismen. Deze organismen, met verzamelnaam *fytoplankton*, zijn de grootste voedselvoorziening in de oceaan. Doordat ze aan de basis van

veel voedselketens staan, produceren ze naar schatting de helft van alle voedsel op aarde. Ze worden geconsumeerd door kleine schaaldieren, *zoöplankton*, die vervolgens gegeten worden door een breed scala aan waterdieren, van kleine vissen tot walvissen. Bij fotosynthese worden kooldioxide en water omgezet in koolhydraten en zuurstof. Op deze manier verzorgt fytoplankton de helft van alle zuurstofproductie op de planeet. Het voert jaarlijks 45 gigaton koolstof uit de atmosfeer af, diep de oceaan in, wat een grote invloed heeft op ons klimaat en dus ook op de mens. Deze relatie is tweezijdig, want klimaatveranderingen hebben ook een directe uitwerking op de fytoplanktonsoorten. Ook zijn menselijke factoren van invloed op de planktongroei, bijvoorbeeld door de dump van gifti-

ge stoffen of veranderend watermanagement. De enorme opeenhoping van fytoplankton, *bloei*, kan zich uitstrekken over honderden vierkante kilometers en zelfs tot onder de ijskappen. De levensduur wordt voornamelijk bepaald door geofysische en milieuprocessen: de aanwezigheid van licht aan het wateroppervlak, de hoeveelheid voedsel — nutriënt — op de bodem, transportfenomenen, en de mate waarin fytoplankton wordt geconsumeerd door zoöplankton. Aangezien licht vanaf het zeeoppervlak naar beneden diffundeert en voedingsstoffen — nitraat, fosfaat, silicium en ijzer — zich van de bodem naar boven verspreiden, bevindt de grootste concentratie fytoplankton zich op een optimale diepte waar beide voldoende beschikbaar zijn. Een dergelijke opeenhoping noemen we *Deep Chlorophyll Maximum* (DCM) en deze kan zowel permanent (in de tropen) als seizoensafhankelijk (op hogere breedtegraden) aanwezig zijn.

Om de groei van fytoplankton te beschrijven en te begrijpen, moeten theoretische ecologie en toegepaste wiskunde de krachten bundelen. Echter, diepgewortelde onzekerhe-

den in dergelijke modellen maken dat het formuleren van een model op planetaire schaal onmogelijk, zo niet onzinnig is. Er zijn verschillende modellen die de nadruk leggen op verschillende aspecten. In dit artikel zullen we een aantal daarvan kort beschouwen en een overzicht geven van het dynamische gedrag dat ze vertonen.

De eerste modellen

Kort na de introductie van roofdier-prooi-modellen in de jaren twintig begon Richard Fleming, oceanograaf bij de *Scripps Institution of Oceanography*, de invloed van zoöplankton op de groei van fytoplankton te bestuderen. Zijn model bestond uit een eerste-orde, lineaire gewone differentiaalvergelijking (ODE) voor fytoplanktonconcentratie (P) waarbij zoöplanktonniveau handmatig werden ingevoerd. In dit model ontbraken geofysische processen en natuurlijke limiterende factoren volledig, maar desondanks kon Fleming redelijke overeenstemming met data van zoöplanktonniveaus uit Het Kanaal krijgen.

Dit werk werd uitgebreid met een ruimtelijke dimensie door Gordon Riley, oceanograaf bij de *Woods Hole Oceanographic Institute* (WHOI). Om milieuprocessen te kunnen modelleren voegde hij aan het oorspronkelijke model diffusie, advection en lichtintensiteit toe:

$$P_t = DP_{zz} - VP_z + (f(L) - \ell)P. \quad (1)$$

Hier beschrijven constanten D en V de mate van diffusie en advection, respectievelijk. De fytoplanktongroei op diepte z en tijd t wordt gekwantificeerd door f , een stijgende functie voor de lichtintensiteit $L(z, t)$. Deze wordt gemodelleerd door het gegeven dat licht geabsorbeerd wordt door water en fytoplankton in de waterkolom erboven, zodat

$$L(z, t) = L_I(t)e^{-k_L z + k_P \int_0^z P(s, t) ds}. \quad (2)$$

Hier meten k_L en k_P de troebelheid van water en doorzichtigheid van fytoplankton; L_I is de intensiteit van het invallende licht. Voor f wordt vaak de stijgende, begrensde functie $f(L) = f_{\max}L/(L_H + L)$ gekozen; hierbij zijn f_{\max} en L_H constanten. Stationaire profielen ($P_t = 0$) worden door een niet-autonome ODE beschreven. Het vinden van expliciete oplossingen van zulke vergelijkingen is eerder uitzondering dan regel, en er is dus een benadering nodig. Deze volgt uit het feit dat in

de bovenste laag van de oceaan de groeiomstandigheden aanzienlijk gunstiger zijn. Riley zelf versimpelde zijn model nog iets verder en voerde voor $f(L)$ een expliciete stapfunctie op diepte z_* in die stuksgewijs constant is en alleen van de diepte z afhangt. In dat geval is (1) dus lineair. Hij leidde een scherpe conditie voor het bestaan van een plankton populatie af,

$$\ell < f(z_*) - \frac{V^2}{4D}. \quad (3)$$

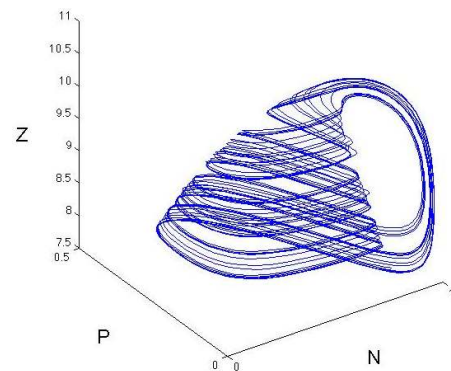
Uiteraard kwam Riley niet verder dan een summier begrip van fytoplanktondynamica. De totale biomassa, bijvoorbeeld, kon op deze manier niet voorspeld worden omdat (1) lineair is. Desondanks diende (1) als springplank voor meer omvangrijke modellen, waarbij voorwaarde (3) gebruikt werd als leidende-orde-benadering.

In de jaren zestig en zeventig werden Rileys modellen populairder door het werk van de eminente wiskundig-bioloog John Steele (voorzitter van WHOI). Steele vulde het model aan met biologische componenten — voornamelijk zoöplankton en nutriënt — en werkte met niet-lineaire interactietermen. Hij was ook de eerste die niet alleen stationaire maar ook tijdsafhankelijke profielen onderzocht. Zijn werk was een samenspel van theorie en experimenten en wordt beschouwd als zeer invloedrijk.

De scalaire modellen van Riley en Steele werden door vele onderzoekers geanalyseerd, zie [16] voor een gedetailleerde beschrijving van de literatuur. In wiskundig opzicht bereikte dit onderzoek zijn hoogtepunt in de publicatie van [10], waar $f: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ een strikt stijgende functie is. Hier bewezen de auteurs dat de globale attractor voor oplossingen van (1)–(2) gevormd wordt door een stationair profiel. Wanneer een dergelijk, uniform positief profiel bestaat, is dit globaal stabiel; zo niet, dan verdwijnt de fytoplanktonconcentratie. In [8] wordt een gedetailleerde voorwaarde voor het bestaan van een dergelijk profiel gegeven, die uiteraard met een algemenere vorm van (3) overeenkomt.

NPZ-modellen

Een van de vele soorten gebruikte modellen is het NPZ-model. NPZ-modellen zijn systemen van drie ODEs die de interactie van nutriënt (N), fytoplankton (P) en zoöplankton (Z) beschrijven. De achterliggende structuur is dat fytoplankton de nutriënt opneemt, terwijl zoöplankton zich voedt met fytoplankton. Beide planktonsoorten dragen bij aan



Figuur 1 Chaotische 'teacup' attractor, gesimuleerd aan de hand van het NPZ-model in [7].

de hoeveelheid nutriënt [6], waardoor de drie componenten een voedselketen vormen. Een algemeen voorbeeld van een dergelijk NPZ-model is [3, 5]

$$\begin{aligned} N_t &= - \text{opname door P} + \text{sterfte P} \\ &\quad + \text{afval Z} + \text{afval van roofdier van Z} \\ &\quad + \text{balansterm}, \\ P_t &= \text{groei} - \text{sterfte} - \text{zinken} \\ &\quad - \text{opname door Z}, \\ Z_t &= \text{groei} - \text{sterfte}. \end{aligned} \quad (4)$$

Hierbij wordt het model beschouwd in een specifieke laag in de oceaan. Het zinken van fytoplankton betekent daarom dat er fytoplankton verdwijnt uit het systeem. De balansterm bepaalt dat de hoeveelheid nutriënt door een externe factor op een zekere balans gehouden wordt. De opname van nutriënt door fytoplankton wordt vaak gemodelleerd door de bovengenoemde functie f [3, 6–7].

Al in 1991 is in een overeenkomstig NPZ-model [7], numeriek, een chaotische attractor gevonden, zie Figuur 1. Het chaotische gedrag werd verklaard doordat het NPZ-model kon worden opgesplitst in twee subsystemen (NP en PZ) die beide oscillerend gedrag vertonen met een verschillende frequentie.

Acht jaar later werd een soortgelijke analyse gedaan in een NPZ-model dat binnen de klasse (4) valt [3], deze keer met een uitgebreide numerieke bifurcatieanalyse waarbij wederom een chaotische attractor en een opeenvolging van periodeverdubbelingen gevonden werd. Dit chaotische gedrag wordt nog eens bevestigd door een grootschalig praktijkexperiment in [1] waarin verschillende plankton populaties ruim zes jaar bestudeerd zijn.

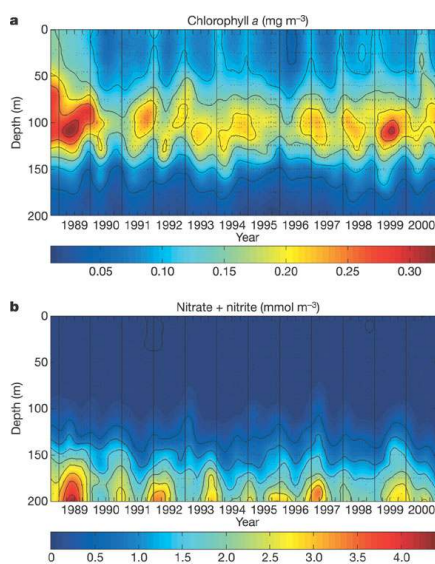
NPZ-modellen blijken goed gereedschap te zijn om onderzoek te doen naar plankton en

in de afgelopen decennia zijn de modellen ook veelvuldig gekoppeld aan grootschaliger dynamica, zoals oceaancirculatie. Ook wordt gesteld dat NPZ-modellen als voorbeeld kunnen dienen voor de dynamica in andere ecosystemen [3]. De voornaamste reden voor het gebruik van deze systemen is de relatieve eenvoud waarmee ODEs bestudeerd kunnen worden. Desalniettemin zet Franks [6] vraagtekens bij het gemak waarmee deze modellen voor waar aangenomen worden. Hij roept op om nieuwe hypothesen over planktondynamica op te stellen en zorgvuldig om te gaan met conclusies die worden getrokken uit de huidige NPZ-modellen.

Beperkte hoeveelheid licht én nutriënt

In de vorige paragrafen zijn modellen beschouwd waarin fytoplanktongroei louter afhangt van de aanwezigheid van licht. Deze aanname resulteerde in dynamica waarbij op lange termijn alle oplossingen een stationair profiel benaderen. Echter, dit is zelden realistisch. In grote voedselarme gebieden van de oceaan is de situatie drastisch anders, en daarom is in [9] een model geïntroduceerd dat voedselschaarste meeneemt. Bovendien is de dynamica van dit model vele malen interessanter omdat oscillaties en zelfs spatiotemporele chaos voorkomen, zie Figuur 2.

Dit intrigerende dynamische gedrag is gedeeltelijk geanalyseerd in [14–15], waar we de ontwikkeling van een klein DCM patroon volgen dat ontstaat als reactie op veranderingen in de omgeving. In de buurt van de transkritische bifurcatie waar dit gebeurt, gebruiken



Figuur 2 DCM-data van het diep-waterstation ALOHA (Hawaii) die oscillaties vertonen. (a): Chlorofyl concentratie. (b): Nitraat and nitriet concentraties (gecombineerd). Figuur afkomstig uit [9].

we standaard bifurcatie methodes, zoals centre manifold reduction (CMR) en methodes waarin meerdere schalen worden meegenomen. Door dit te koppelen aan klassieker methoden (WKB-analyse, integraal asymptotiek, speciale functies) breiden we ons begrip van het gedrag uit en relateren dit aan expliciete kenmerken van de omgeving. Zo is bewezen dat de DCM stabiel is daar waar CMR geldig is: alle kleine fytoplanktonpopulaties bloeien uit tot een DCM met een kleine, kwantificeerbare massa.

Wanneer we de analyse uitbreiden tot verder weg van het bifurcatiepunt, waar CMR niet meer toepasbaar is, is de analogie met modellen voor voedselrijke gebieden, zoals eerder beschreven, weg. Het spectrum bevat één enkele instabiele eigenwaarde, behorend bij de DCM, en daarnaast een aftelbare verzameling van stabiele eigenwaarden, afkomstig van de verspreiding van nutriënt. Alle oplossingen die bij de stabiele eigenwaarden horen, hebben alleen niet-lineaire invloed op de ontwikkeling van de DCM. Toch blijkt dit het mechanisme te zijn dat achter een uiteindelijke destabilisatie van de DCM, via een Hopf-bifurcatie, zit. Intrinsiek aan deze analyse is dat deze bifurcatie het begin van een cascade van periodeverdubbelingen aangeeft. Door onze berekeningen lijkt het ook waarschijnlijk dat een punt waar twee transkritische bifurcaties samenvallen als bron van chaotisch gedrag fungeert.

Dit werk is ook van belang voor het ontwikkelen van nieuwe wiskundige methoden, omdat het klassieke toegepaste analyse met dynamische-systeemtheorie combineert om een destabilisatie te beschrijven die buiten het bereik van de lokale analyse valt. Dat geeft ons voor het eerst een niet-triviale attractor in een planktonstelsel dat uitgebreid is met een ruimtelijke variabele. Ook onderstreept de analyse de enorme complexiteit van planktondynamica in voedselarm water.

Algemene reactie-diffusiesystemen

Naar aanleiding van [14–15] is een project gestart om te onderzoeken wat de bron van chaotisch gedrag in dergelijke reactie-diffusiesystemen is. Hiertoe beschouwen we een meer algemeen maar versimpeld modelprobleem:

$$\begin{aligned} U_t &= \mathcal{L}U + \alpha U + F(U, V), \\ V_t &= \varepsilon [\mathcal{L}V + \beta U + \gamma V + G(U, V)]. \end{aligned} \quad (5)$$

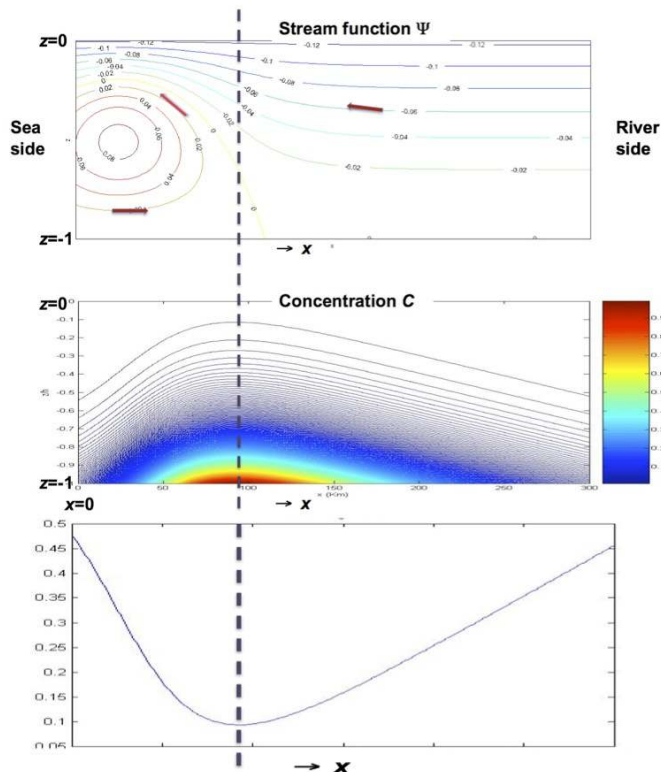
Hierbij zijn U, V functies van $(z, t) \in \Omega \times \mathbb{R}_+$

met $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ en is \mathcal{L} een lineaire differentiaaloperator. Functies F en G zijn ten minste kwadratisch en α, β en γ constanten. In de context van planktononderzoek beschrijft U de planktonconcentratie en V hoeveel de nutriënt afwijkt van de als randvoorwaarde gegeven maximale concentratie. Operator \mathcal{L} modelleert de transportprocessen, parameter α meet de sterfte en maximale groei van plankton en $\gamma = 0$. De nutriëntopname is gemodelleerd door βU en $F = -G$. Systeem (5) is zodanig opgezet dat er voor het gelineariseerde probleem een verzameling $\mathcal{O}(\varepsilon)$ eigenwaarden $\{\mu_m\}_{m \geq 0}$ en een verzameling $\mathcal{O}(1)$ eigenwaarden $\{\lambda_m\}_{m \geq 0}$ bestaan. Zo benadert (5) de situatie in [15].

Afhankelijk van Ω en de randvoorwaarden, kunnen de eigenfuncties en de eigenwaarden expliciet bepaald worden. Daarmee kan het lineaire deel van (5) herschreven worden in termen van de eigenfuncties en eigenwaarden, waardoor het systeem verandert in een oneindig-dimensionaal stelsel van ODEs. Nu beschouwen we de situatie waarin de grootste eigenwaarde klein en positief is, $\lambda_1 = \varepsilon^\sigma r$, terwijl alle andere eigenwaarden stabiliteit impliceren. Als $\sigma > 1$, dus wanneer λ_1 veel kleiner is dan de (eerste) μ_k eigenwaarden, blijkt uit een formele verstoringsanalyse dat de leidende orde van het systeem gegeven wordt door een eendimensionale ODE die gekoppeld is aan algebraïsche relaties. Tot zover komt de analyse overeen met de eerdergenoemde CMR. Echter, anders dan bij CMR, geldt onze methode ook voor $\sigma = 1$.

Voor het geval $\sigma = 1$, dus als de enige positieve eigenwaarde van dezelfde orde grootte is als oneindig veel negatieve, kleine eigenwaarden, is de analyse veel interessanter. We krijgen een oneindig-dimensionaal stelsel van ODEs, afkomstig van de V -vergelijking, samen met een enkele vergelijking voor de grootste eigenfunctie behorend bij λ_1 . Deze zijn wederom gekoppeld aan algebraïsche vergelijkingen, vergelijkbaar met [15].

Een formele analyse van dit oneindig-dimensionaal stelsel geeft een eerste-orde benadering van een niet-triviaal vast punt. Wanneer de lineaire stabiliteit van dit vaste punt bestudeerd wordt blijken slechts twee eigenmodi niet exponentieel uit te doven. Doordat onze methode leidt tot concrete uitdrukkingen, is daarmee een expliciete waarde voor de bifurcatieparameter r te bepalen, waarvoor het vaste punt een Hopf-bifurcatie ondergaat. Rijker gedrag dan een Hopf-bifurcatie, samen met geassocieerde periodieke oplossingen, lijkt uitgesloten. Dit verandert wanneer we de methode toe-



Figuur 3 Boven: stroomlijnen, die de circulatie tonen. Midden: ruimtelijk patroon van zwevend stof; waarden geschaald met maximum concentratie. Onder: geschaalde grootste eigenwaarde versus afstand. De verticale lijn geeft de locatie van het troebelheidsmaximum aan.

passen op (5), waarbij de niet-lineaire term in de V -vergelijking, $\varepsilon G(U, V)$, geen voorfactor ε heeft. Uit numerieke simulaties blijkt dat zulke systemen chaos kunnen bevatten.

Plankton-groei in kustzeeën en estuaria

Behalve in de open oceaan worden ook in kustzeeën en estuaria, overgangsgedieden van zout water naar zoet rivierwater, geregeld hoge concentraties fytoplankton waargenomen. Het bloeiseizoen is de vroege lente, wanneer de lichtintensiteit en nutriëntconcentratie sterk toenemen. Maar ook in andere situaties, zoals tijdens en na een grote rivierafvoer, kan zich bloei voordoen. Het voorspellen van bloei is een belangrijke taak voor beheerders van kustwateren, vanwege de ecologische gevolgen, sommige planktonsoorten zijn bijvoorbeeld giftig voor de mens.

De dynamica verschilt wezenlijk van die in de oceaan: dieptes zijn kleiner en variëren sterk (zand- en modderbanken, geulen, eb en vloed, stormvloed). Ook is turbulente menging meer aanwezig (getijden, golfbreking) en zoetwateraanvoer zorgt voor horizontale gradiënten in nutriëntconcentraties. Bovendien wordt licht sneller geabsorbeerd door hoge concentraties zwevend stof. Kenmerkend in estuaria is dat vanaf zee de troebelheid eerst

toeneemt en vervolgens weer afneemt. De eb- en vloedcyclus en stormen zorgen voor fluctuaties van troebelheid in de tijd.

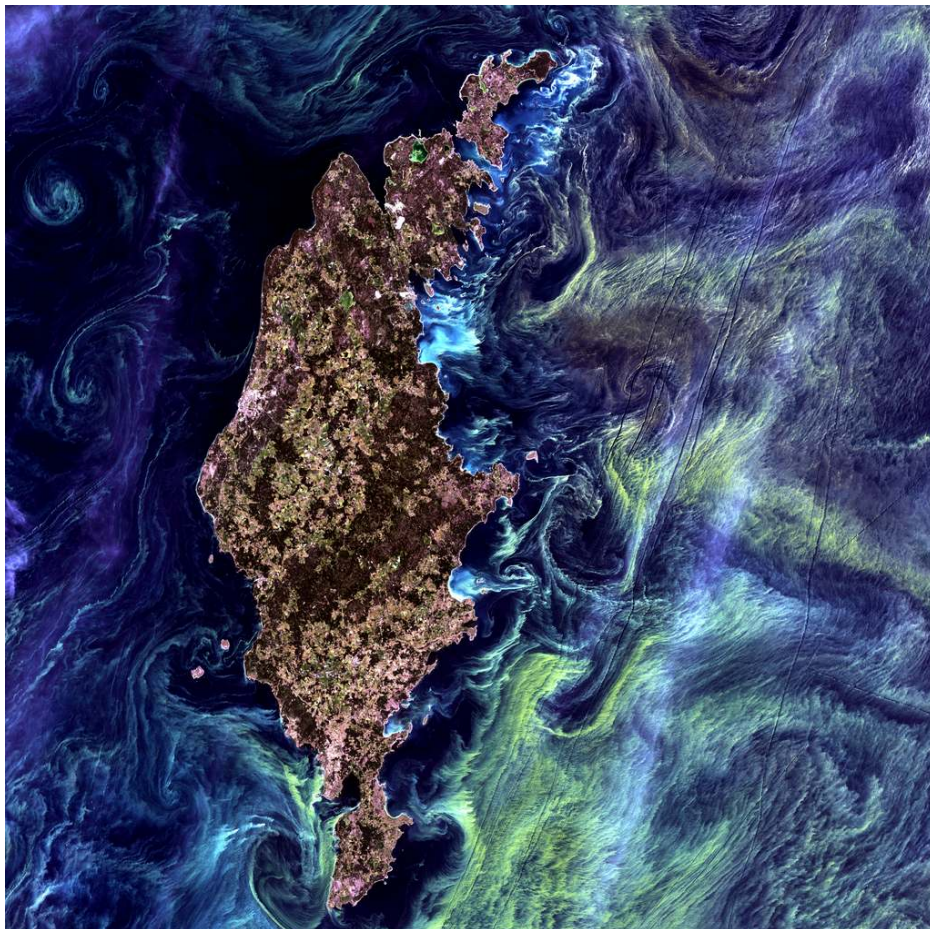
De structuur van de eerste, eendimensionale wiskundige modellen is identiek aan die van de hiervoor besproken oceaanmodellen, maar parameterwaarden zijn anders. Zo beschouwt Cloern [2] een model voor voedselrijke estuaria met fytoplanktonconcentratie als enige variabele. Variaties in de verticale menging lijken de oorzaak te zijn van waargenomen periodieke fluctuaties in chlorofylconcentraties: tijdens doortijd is er weinig menging, waardoor er minder fytoplankton naar de bodem wordt getransporteerd, waar zich zoöplankton bevindt. Het omgekeerde doet zich voor tijdens springtij. In [11] worden ook ruimtelijke variaties beschouwd, door een numeriek model met twee door laterale diffusie gekoppelde kolommen. PDEs bepalen de planktonconcentratie en zwevend-stofconcentratie. De omwoeling van sediment en verticale diffusiecoëfficiënten worden berekend met een door getij en wind aangedreven hydrodynamisch model. Belangrijke conclusies zijn dat de timing van wind en getij sterk de dynamiek beïnvloedt. Zo zorgt een langdurige harde wind voor grotere lichtabsorptie en uitsterfing van plankton door omwoeling van sediment.

Onze studie [13] richt zich daarentegen op ruimtelijke variaties van fytoplankton in de stroomrichting van een estuarium. Laatstgenoemde wordt gemodelleerd als een kanaal, met constante diepte en breedte, dat wordt aangedreven door een zoetwaterafvoer. Het model beschrijft netto stroming en zwevend-stofconcentratie (aangedreven door omwoeling en advectie), alsook planktonconcentratie en nutriëntconcentratie. Middels een tweedimensionale eigenwaardeanalyse wordt de groei van fytoplankton lineair geanalyseerd. Figuur 3 toont de netto stroming, zwevend-stofconcentratie en grootste eigenwaarde tegen de afstand tot de zeezijde. In deze berekening is nutriënt horizontaal uniform. In overeenstemming met de waarnemingen heeft de groei van plankton een minimum op de locatie van het troebelheidsmaximum. In het gebied meer zeezijde laten observaties bovendien een chlorofylmaximum zien. Dit gedrag wordt verklaard door de afname van nutriënt richting zee die groei sterk beperkt.

Grootschalige modellen

Vanzelfsprekend zijn er ook realistische modellen ontwikkeld die als doel hebben een grootschalig ecosysteem nauwkeurig te beschrijven — iets dat onmogelijk is met simpele NPZ-modellen. Een van de belangrijkste vragen die men uiteindelijk beoogt te beantwoorden is natuurlijk die van de globale invloed van fytoplankton op het klimaat (en tegelijkertijd andersom). Iets minder ambitieus is de vraag hoe groot het totaal door fytoplankton veroorzaakte kooldioxide-transport is. In lokale situaties wil men bijvoorbeeld juist expliciet inzicht krijgen in de invloed van menselijke activiteiten, zoals de toevoer van kunstmatige nutriënten via industriële afvalwateren aan ecosystemen. Dit afval kan giftige algenbloei of hypoxie — een tekort aan zuurstof in het water — veroorzaken. Beide effecten kunnen dramatische gevolgen hebben voor het lokale onderwaterleven.

Grootschalige modellen zijn complexe rekenmodellen die ongeschikt zijn voor een directe wiskundige analyse. Belangrijke factoren als de biochemische en hydrodynamische processen worden in groot detail beschreven. Tegelijkertijd worden in deze modellen tijdsafhankelijke variaties (lichtinval, watertemperatuur) meegenomen, om de getijden, dag-en-nachtcycli en seizoenswisselingen na te bootsen. Ook worden vaak planktonpopulaties in meerdere componenten met verschillende eigenschappen opgedeeld om daarvan het effect te onderzoeken.



Figuur 4 Fytoplanktonbloeï bij Gotland, Zweden (2005)

Foto: USGS/NOAA/Landsat 7

Het is niet de bedoeling van dit verhaal om in detail in te gaan op de ‘state of the art’ op dit gebied. Succesvolle modellen zijn vaak nog duidelijk toegespitst op een lokale situatie, bijvoorbeeld om de grootschalige en schadelijke algenbloeï (*Harmful Algal Blooms*, HAB) voor de kust van Oregon te begripen. Andere modellen richten zich juist op het beschrijven van het gedrag van de fytoplanktonsoort *Phaeocystis*, een belangrijke soort omdat deze een cruciale rol speelt bij kooldioxyde transport. In zo’n op één fytoplanktonsoort toegespitst model wordt de cyclus van zuurstof en de invloed van meerdere nutriënten op de evolutie en dynamica van fytoplankton op een zo realistisch mogelijke manier beschreven. Andere modellen concentreren zich juist weer op het effect dat het ‘trace element’ ijzer op fytoplanktonpopulaties heeft, en dan vaak ook nog eens in een specifiek gebied in de zuidelijke oceanen. Dit is met name interessant omdat gebrek aan ijzer een directe negatieve invloed heeft op fytoplankton groei.

Hoewel dit soort rekenmodellen steeds beter worden in het reproduceren van waarnemingen en het doen van voorspellingen, is ook in de context van deze modellen de belangrijkste conclusie dat de complexe dynamica van fytoplankton op veel vlakken nog onvoldoende begrepen is. ←

Referenties

- 1 E. Benincà et al., Chaos in a long-term experiment with a plankton community, *Nature* 451 (2008), 822–826.
- 2 J.E. Cloern, Tidal stirring and phytoplankton bloom dynamics in an estuary, *J. Mar. Res.* 49 (1991), 203–221.
- 3 A.M. Edwards en J. Brindley, Zooplankton mortality and the dynamical behaviour of plankton population models, *Bull. Math. Biol.* 61 (1999), 303–339.
- 4 R.H. Fleming, The control of diatom populations by grazing, *J. Conseil Intl. Explor. Mer* 14 (1939), 210–227.
- 5 P.J.S. Franks, NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application, *J. Oceanogr.* 58 (2002), 379–387.
- 6 P.J.S. Franks, Planktonic ecosystem models: perplexing parameterizations and a failure to fail, *J. Plankton Res.* 31 (2009), 1299–1306.
- 7 A. Hastings en T. Powell, Chaos in a three-species food chain, *Ecology* 72 (1991), 896–903.
- 8 S.-B. Hsu en Y. Lou, Single phytoplankton species growth with light and advection in a water column, *SIAM J. Appl. Math.* 70 (2010), 2942–2974.
- 9 J. Huisman, N.N. Pham Thi, D.M. Karl en B.P. Sommeijer, Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum, *Nature* 439 (2006), 322–325.
- 10 H. Ishii en I. Takagi, Global stability of stationary solutions to a nonlinear diffusion equation in phytoplankton dynamics, *J. Math. Biol.* 16 (1982), 1–24.
- 11 C.L. May et al., Effects of spatial and temporal variability of turbidity on phytoplankton blooms, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 254 (2003), 111–128.
- 12 G.A. Riley, H. Stommel en D.F. Bumpus, Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic, *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* XII(3) (1949), 1–169.
- 13 H.E. de Swart, H.M. Schuttelaars en S.A. Talke, Phytoplankton growth in turbid estuaries, a simple model, *Cont. Shelf Res.* 29 (2009), 136–147.
- 14 A. Zagaris, A. Doelman, N.N. Pham Thi en B.P. Sommeijer, Blooming in a nonlocal, coupled phytoplankton nutrient model, *SIAM J. Appl. Math.* 69 (2009), 1174–1204.
- 15 A. Zagaris en A. Doelman, Emergence of steady and oscillatory localized structures in a phytoplankton nutrient model, *Nonlinearity* 24 (2011), 3437–3486.
- 16 A. Doelman en A. Zagaris, Complex phytoplankton dynamics: the mathematical perspective (2012), www.mathclimate.org/education/annotated-reading-lists.