

# Influence de la variabilité interannuelle atmosphérique et océanique sur l'écosystème planctonique pélagique pour la période actuelle

## Sommaire

---

<b>11.1 Les caractéristiques hydrodynamiques . . . . .</b>	<b>232</b>
<b>11.2 Variabilité interannuelle de l'écosystème planctonique pélagique . . . . .</b>	<b>232</b>
11.2.1 La disponibilité en nutriments . . . . .	235
11.2.2 Le phytoplancton . . . . .	236
11.2.3 La matière organique . . . . .	239
11.2.4 Le zooplancton et les bactéries . . . . .	240
<b>11.3 Variabilité interannuelle des processus biogéochimiques</b>	<b>241</b>
11.3.1 La production primaire brute (PPB) . . . . .	241
11.3.2 L'absorption d'azote . . . . .	246
11.3.3 La fixation et le rejet de CO <sub>2</sub> . . . . .	246
11.3.4 L'exportation de carbone organique vers le fond . . . . .	247
<b>11.4 Conclusion . . . . .</b>	<b>247</b>

---

Nous avons vu dans le chapitre 10 que le modèle tridimensionnel hydrodynamique-biogéochimie utilisé dans cette étude reproduit correctement les évolutions saisonnière et spatiale de l'écosystème pélagique planctonique en Méditerranée nord-occidentale pour une année de référence. Dans cette partie, nous comparons les résultats obtenus pour les 7 années de la période actuelle afin d'étudier l'influence de la variabilité interannuelle atmosphérique et océanique sur cet écosystème.

Les 7 valeurs annuelles moyennes ainsi que la moyenne et l'écart type pour la profondeur moyenne de la couche de mélange océanique (CMO), la température moyenne des 200 premiers mètres sur le domaine, la taille maximale de la zone enrichie en nitrate, définie comme la zone où la concentration en nitrate à la surface dépasse  $4 \text{ mmol m}^{-3}$ , et la biomasse des différents groupes planctoniques sont présentés dans le Tab. 11.1. La variabilité des principaux processus biogéochimiques est présentée dans le Tab. 11.2. Enfin, les évolutions saisonnières de la profondeur moyenne de la CMO en Méditerranée nord-occidentale, de la taille de la zone enrichie en nitrate ainsi que des principaux processus biogéochimiques sont présentées sur les Fig. 11.5 et 11.6.

## 11.1 Les caractéristiques hydrodynamiques

D'une année à l'autre, on observe une importante variabilité de la profondeur moyenne de la couche de mélange océanique (52%, Tab. 11.2 et Fig. 11.5), indicatrice de la variabilité interannuelle de l'intensité de la convection océanique hivernale. La convection est intense lors de l'année 1976, très intense lors des années 1967, 1970 et 1975, et nettement plus faible pendant les années 1971, 1972 et 1978. La durée de cette convection varie également d'une année à l'autre : en 1975, la période de forte convection finit début mars, alors qu'en 1967 la convection dépasse 750 m jusqu'à mi-avril. La température moyenne des 200 premiers mètres de la colonne d'eau, moyennée sur tout le domaine, varie entre  $15.3^\circ\text{C}$  et  $16.2^\circ\text{C}$ . Sa variabilité est liée à la variabilité de la profondeur moyenne de la CMO (facteur de corrélation de -0.85), les années plutôt froides correspondant à des années de fort mélange hivernal. La valeur moyenne annuelle de la profondeur de la CMO ne correspond pas physiquement à la profondeur atteinte par la CMO, mais est un indice, choisi ici plutôt que la valeur annuelle maximale car il donne une idée à la fois de l'intensité et de la durée de la convection.

## 11.2 Variabilité interannuelle de l'écosystème planctonique pélagique

Nous examinons ici la variabilité interannuelle des principaux constituants de l'écosystème. Les évolutions saisonnières des principales variables biogéochimiques sont représentées sur la Fig. 11.1. Les couleurs rouge, magenta et jaune correspondent respectivement aux années 1971, 1972 et 1978, années plus chaudes que la moyenne et pendant lesquelles la convection hivernale est faible. Les couleurs cyan, bleu et noir sont attribuées respectivement aux années 1967, 1970 et 1975, années de convection intense, et le vert correspond à l'année 1976.

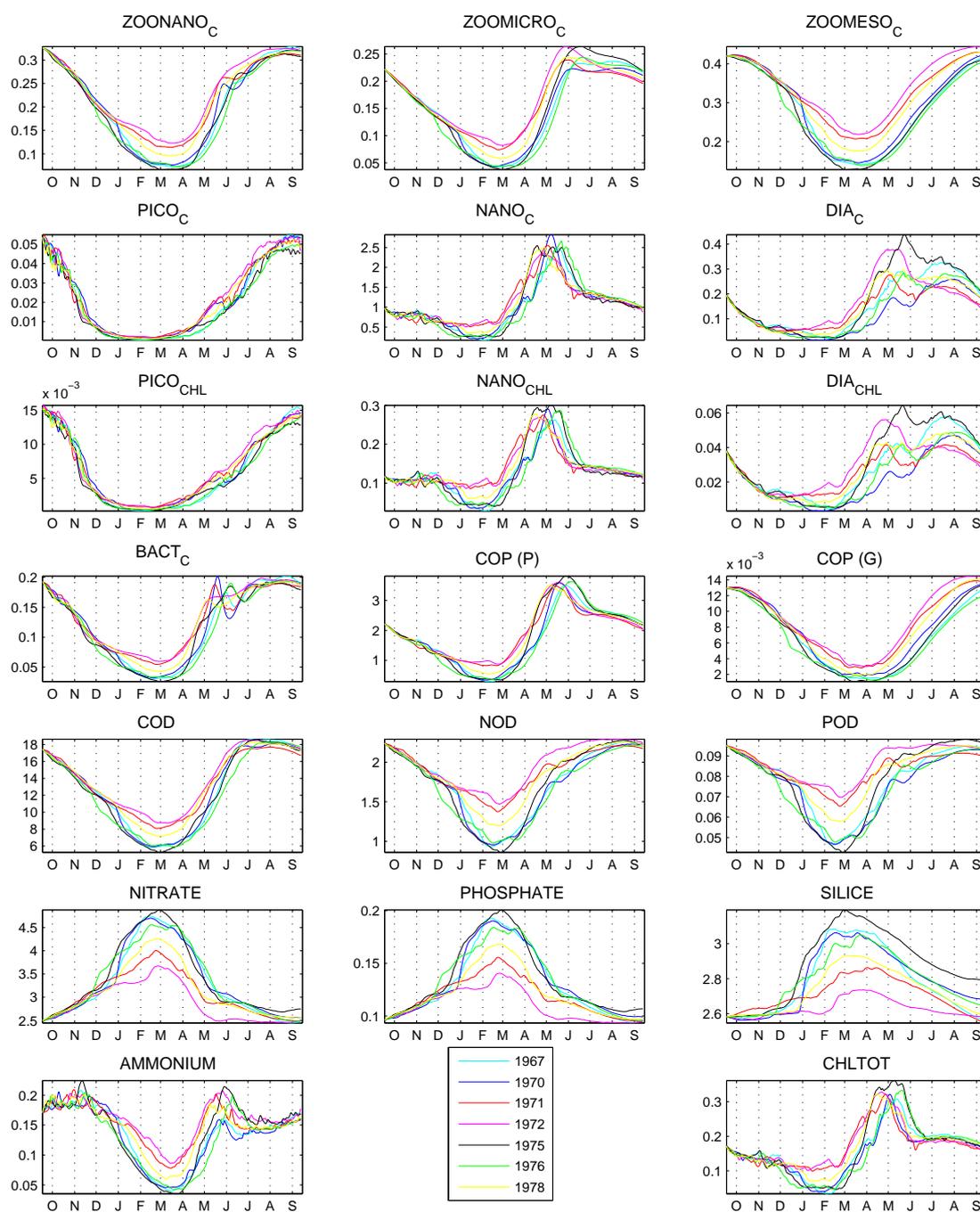


FIG. 11.1 – Evolutions saisonnières des différentes variables biogéochimiques en Méditerranée nord-occidentale pour les 7 années de la période actuelle : zooplancton, phytoplancton, bactéries, matière organique et nutriments. Les indices indiquent l'élément constituant dont on montre la concentration, moyennée sur les 200 premiers mètres de la colonne d'eau, et sur tout le domaine. Les unités sont des mmol (C,N,P, Si) m<sup>-3</sup>, sauf pour les concentrations en chlorophylle (mgChl m<sup>-3</sup>)

Variable	Unité	Résultats du modèle							Variabilité		
		1967	1970	1971	1972	1975	1976	1978	Moy.	$\sigma$ (%)	gamme
$T_{moy}$	°C	15.7	15.9	16.2	16.2	15.3	15.7	16.1	15.9	2	15.3 - 16.2
$CMO_{moy}$	m	193	195	59	52	191	153	70	130	52	52 - 195
$SURF_{NO_3}$	$10^3 km^2$	164	158	84	57	169	154	123	130	34	57 - 169
$CHL_{tot}$	mgChl $m^{-2}$	29.0	27.5	30.9	31.8	30.5	28.1	30.6	29.8	5	27.5 - 31.8
$CHL_{dia}$	mgChl $m^{-2}$	5.2	3.9	4.7	5.4	5.7	4.4	5.0	4.9	13	3.9 - 5.7
$CHL_{nano}$	mgChl $m^{-2}$	22.8	22.4	25.1	25.2	23.7	22.7	24.5	23.8	5	22.4 - 25.2
$CHL_{pico}$	mgChl $m^{-2}$	1.1	1.1	1.1	1.2	1.0	1.0	1.1	1.1	7	1.0 - 1.2
$\%CHL_{dia}$	% de $CHL_{tot}$	17.8	14.2	15.2	17.1	18.8	15.6	16.3	16.4	1.6	14.2 - 18.8
$\%CHL_{nano}$	% de $CHL_{tot}$	78.6	81.7	81.1	79.2	77.9	80.8	80.0	79.9	1.6	77.9 - 81.7
$\%CHL_{pico}$	% de $CHL_{tot}$	3.6	4.1	3.7	3.7	3.3	3.6	3.6	3.7	0.3	3.3 - 4.1
$ZOO_{meso}$	gC $m^{-2}$	0.62	0.63	0.71	0.75	0.60	0.60	0.68	0.66	9	0.60 - 0.75
$ZOO_{micro}$	gC $m^{-2}$	0.33	0.32	0.35	0.37	0.34	0.31	0.35	0.34	6	0.31 - 0.37
$ZOO_{nano}$	gC $m^{-2}$	0.44	0.45	0.48	0.50	0.43	0.42	0.48	0.46	7	0.42 - 0.50
$\%ZOO_{meso}$	% de $ZOO$	44.5	45.1	46.0	46.0	43.9	44.7	45.4	45.1	0.9	43.9 - 46.0
$\%ZOO_{micro}$	% de $ZOO$	23.6	22.9	22.9	22.9	24.7	23.4	23.1	23.4	0.7	22.9 - 24.7
$\%ZOO_{nano}$	% de $ZOO$	31.9	31.9	31.2	31.1	31.4	31.9	31.5	31.6	0.3	31.1 - 31.9
$BIOM_{tot}$	gC $m^{-2}$	4.25	4.21	4.61	4.75	4.39	4.15	4.55	4.42	5.1	4.15 - 4.75
$ZOO$	gC $m^{-2}$	1.39	1.40	1.55	1.62	1.37	1.33	1.51	1.45	7	1.33 - 1.62
BACT	gC $m^{-2}$	0.26	0.26	0.28	0.29	0.26	0.25	0.27	0.27	6	0.25 - 0.29
PHYTO	gC $m^{-2}$	2.60	2.55	2.79	2.84	2.77	2.57	2.77	2.70	4	2.55 - 2.84
$\%ZOO$	% de $BIOM_{tot}$	32.6	33.3	33.5	34.1	31.1	32.1	33.2	32.9	1.0	31.1 - 34.1
$\%BACT$	% de $BIOM_{tot}$	6.1	6.2	6.0	6.1	5.8	6.0	6.0	6.0	0.1	5.8 - 6.2
$\%PHYTO$	% de $BIOM_{tot}$	61.3	60.5	60.4	59.8	63.1	61.9	60.8	61.1	1.2	59.8 - 63.1
$D_P$	gC $m^{-2}$	3.83	3.81	4.11	4.25	4.04	3.72	4.10	3.98	5	3.72 - 4.25
$D_G$	gC $m^{-2}$	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.02	0.02	13	0.01 - 0.02
COD	gC $m^{-2}$	27.6	27.6	29.2	30.4	27.0	26.3	29.1	28.2	5	26.3 - 30.4

TAB. 11.1 – Variabilité interannuelle des caractéristiques hydrodynamiques et des variables biogéochimiques pendant la période actuelle. Valeur pour chaque année, moyenne, variabilité (rapport entre l'écart-type et la moyenne (exprimé en %) pour les valeurs absolues, écart-type pour les contributions) et gamme de valeurs obtenues pour les 7 années pour : la température moyenne sur les 200 premiers mètres du domaine ( $T_{moy}$ ), la profondeur moyenne de la couche de mélange océanique ( $CMO_{moy}$ ), la taille maximale de la zone enrichie en nitrate ( $SURF_{NO_3}$ ), la biomasse chlorophyllienne dans les 200 premiers mètres du domaine ( $CHL_{tot}$ ), les biomasses chlorophylliennes de chaque groupe de phytoplancton ( $CHL_{dia}$ ,  $CHL_{nano}$  et  $CHL_{pico}$ ) et leur contribution à la biomasse chlorophyllienne totale ( $\%CHL_{dia}$ ,  $\%CHL_{nano}$  et  $\%CHL_{pico}$ ), les biomasses carbonées de chaque groupe de zooplancton ( $ZOO_{meso}$ ,  $ZOO_{micro}$  et  $ZOO_{nano}$ ) et leur contribution à la biomasse carbonée zooplanctonique totale ( $\%ZOO_{meso}$ ,  $\%ZOO_{micro}$ ,  $\%ZOO_{nano}$ ), la biomasse carbonée totale ( $BIOM_{tot}$ ), la biomasse carbonée zooplanctonique totale ( $ZOO$ ) et sa contribution à la biomasse totale ( $\%ZOO$ ), la biomasse carbonée bactérienne (BACT) et sa contribution à la biomasse totale ( $\%BACT$ ), la biomasse carbonée du phytoplancton (PHYTO) et sa contribution à la biomasse totale ( $\%PHYTO$ ), la masse des particules de grande et de petite tailles ( $D_P$  et  $D_G$ ) et la quantité de COD.

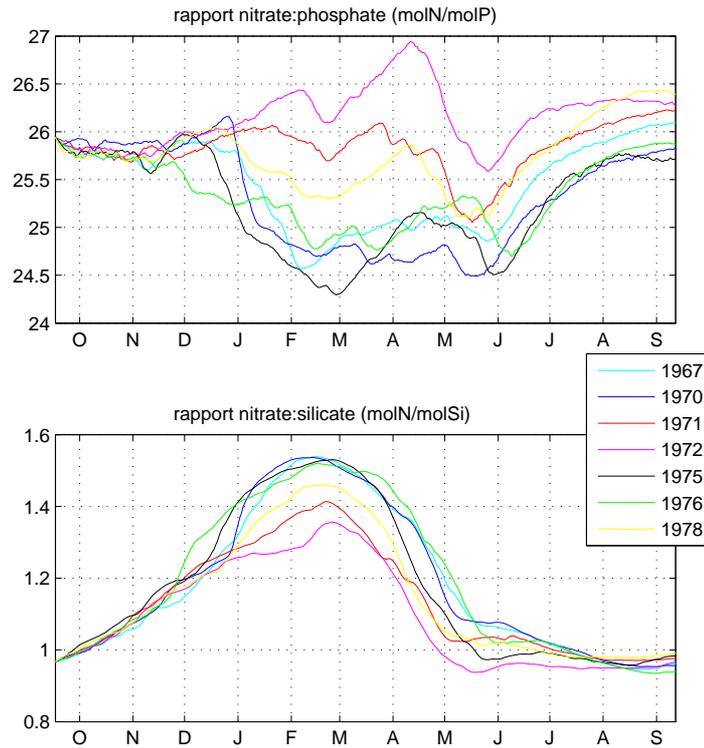


FIG. 11.2 – Evolutions saisonnières des rapports moyens nitrate :phosphate et nitrate :silicate dans la couche 0-200m sur tout le domaine pour les 7 années de la période actuelle. Unité : mol/mol.

### 11.2.1 La disponibilité en nutriments

L'évolution saisonnière des nutriments est globalement similaire pour toutes les années, avec une augmentation de la concentration en nitrate, phosphate et silicate et une diminution de la concentration en ammonium en hiver, dues à la convection hivernale. Les concentrations en nutriments présentent néanmoins une variabilité interannuelle importante pendant certaines périodes.

Jusqu'à fin novembre, l'évolution des concentrations moyennes en nitrate, phosphate et silicate dans la couche 0-200m est très semblable pour toutes les années (Fig. 11.1). A partir du mois de décembre, lorsque le mélange hivernal débute, la variabilité de ces concentrations moyennes augmente, et est maximale jusqu'à fin avril. On a vu dans le chapitre 10 que l'enrichissement de la zone euphotique en nutriments est lié à la convection hivernale qui, en favorisant l'homogénéisation de la colonne d'eau selon la verticale, permet la remontée vers la surface de l'eau riche en nutriments. Par conséquent, c'est en hiver que la variabilité des concentrations moyennes en nutriments dans la zone euphotique est la plus importante (Fig. 11.1). Cette variabilité diminue ensuite pendant l'été, surtout pour le nitrate et le phosphate. La variabilité de la concentration en silicate reste assez importante en été, en raison sans doute de la faible activité des diatomées, qui ne suffit pas à appauvrir complètement la couche de surface en silicate après l'efflorescence printanière. La taille maximale de la zone enrichie en nutriments est largement corrélée à l'intensité de la convection hivernale,

avec un coefficient de corrélation de 0.92, et une variabilité interannuelle de 34% (Tab. 11.1) : l'extension horizontale de la zone enrichie en nutriments est d'autant plus importante que la convection est intense. La disponibilité en nutriments présente donc une forte variabilité, largement liée à la variabilité de l'intensité de la convection hivernale.

Pour l'ammonium, comme nous l'avons expliqué dans le chapitre 10, l'évolution saisonnière de la concentration est contraire à celle observée pour les autres nutriments, avec des concentrations minimales pendant la convection hivernale pour toutes les années. En revanche, la variabilité de cette concentration suit la même évolution que celle des autres nutriments : maximale pendant la période de convection hivernale, et liée à la variabilité de l'intensité de la convection, cette variabilité diminue progressivement pendant l'été, en raison de la consommation de l'ammonium par le phytoplancton et les bactéries.

Les rapports entre les concentrations en nitrate, phosphate et silicate sont représentés sur la Fig. 11.2. La variabilité de ces rapports est importante pendant la période de convection hivernale. Le rapport nitrate :phosphate est toujours supérieur à 24, et ce d'autant plus que la convection hivernale est faible. On peut donc s'attendre à ce que la production primaire soit d'autant plus contrôlée par la disponibilité en phosphore que la convection hivernale est faible. Au contraire, lors des années de faible convection, la disponibilité du silicate par rapport au nitrate augmente, ce qui pourrait paradoxalement favoriser, ou du moins soutenir, le développement des diatomées.

### 11.2.2 Le phytoplancton

La variabilité interannuelle de la biomasse chlorophyllienne moyenne dans les 200 premiers mètres est faible (5%, Tab. 11.1), de même que la variabilité de la biomasse carbonée du phytoplancton (4%). La contribution du phytoplancton dans la biomasse totale est toujours dominante, variant peu, entre 60% et 63%. La biomasse chlorophyllienne moyenne pendant l'année ne dépend pas uniquement de l'intensité de la convection ou de la température. En effet, cette biomasse est inférieure à la moyenne pour les années "froides" 1967, 1970, et 1976, pendant lesquelles la convection est intense, et supérieure à la moyenne les années "chaudes" 1971, 1972 et 1978, pendant lesquelles la convection est faible (Fig. 11.5). Mais elle est également supérieure à la moyenne l'année 1975, pendant laquelle la convection est très intense mais d'assez courte durée, et la température moyenne minimale. Le développement phytoplanctonique paraît donc dépendre non seulement de l'intensité de la convection hivernale et de la température moyenne de la zone euphotique, mais aussi de la durée de la convection hivernale.

Pour les sept années étudiées, les trois groupes de phytoplancton suivent chacun une évolution similaire à celle décrite dans le chapitre 10. On peut tout de même observer des différences selon les années, notamment en ce qui concerne les valeurs maximales et minimales des concentrations et les périodes des maxima de chlorophylle.

La variabilité de la biomasse chlorophyllienne du picophytoplancton est faible tout au long de l'année (Fig. 11.1), avec cependant une variabilité légèrement plus forte d'avril à août, durant la période de développement de ce type de phytoplancton. La

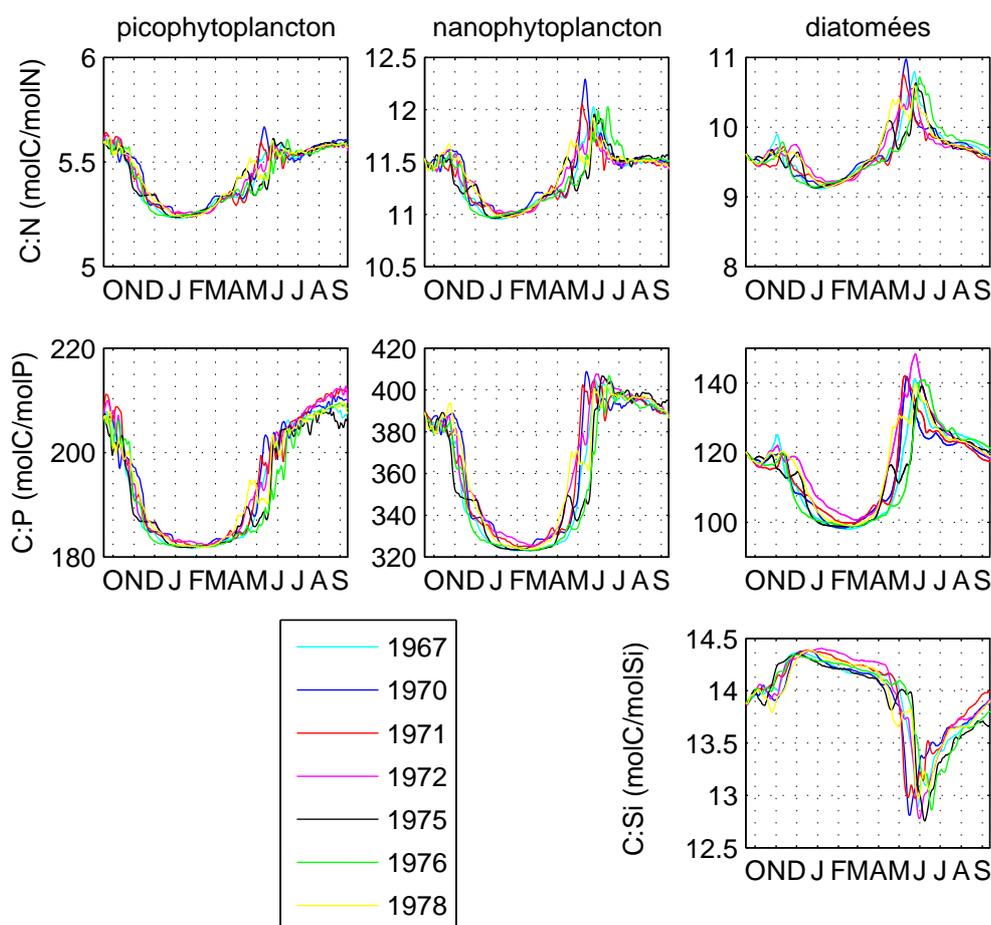


FIG. 11.3 – Evolution saisonnière des rapports moyens de constitution interne C :N, C :P et C :Si dans la couche 0-200m sur tout le domaine pour les trois groupes de phytoplancton et les 7 années de la période actuelle

contribution du picophytoplancton à la biomasse phytoplanctonique varie peu et est toujours largement minoritaire (3% en moyenne). On peut cependant noter que la biomasse du picophytoplancton ainsi que sa contribution sont plus élevées les années pendant lesquelles la convection hivernale est faible et la température annuelle de la zone euphotique plus élevée que la moyenne. Ceci s'explique par le fait que le picophytoplancton se développe surtout pendant les périodes de forte stratification. La contribution du nanophytoplancton dans la biomasse chlorophyllienne est toujours majoritaire (80%) et varie très peu ( $\pm 2\%$ ), de même que sa biomasse absolue ( $\pm 5\%$ , Tab. 11.1). Au cours de l'année, la variabilité de la concentration en nanophytoplancton dans les 200 premiers mètres est négligeable entre juillet et décembre, et plus élevée de janvier à juin, pendant les périodes de convection hivernale puis d'efflorescence printanière (Fig. 11.1). La diminution de cette concentration en janvier est moins importante pendant les années de faible convection hivernale, avec un facteur 10 entre les concentrations minimales (1970) et maximales (1971 et 1972). Le début de l'efflorescence varie ensuite d'une année à l'autre, et dépend de la durée de la convection hivernale. Ainsi, en 1970, la convection intense s'arrête environ un mois plus tôt qu'en 1971 et le maximum de chlorophylle pour le nanophytoplancton

se produit un mois plus tôt. En revanche, si la période du maximum de concentration varie entre mi-avril et mi-mai, la valeur de ce maximum varie peu d'une année à l'autre (Fig. 11.1).

Les diatomées sont le groupe phytoplanctonique qui présente la plus grande variabilité : la variabilité interannuelle de leur biomasse chlorophyllienne annuelle est de 13%. La variabilité de leur contribution à la biomasse totale, en moyenne égale à 16.4%, est de 2%. Négligeable de septembre à décembre (Fig. 11.1), la variabilité interannuelle de la concentration en chlorophylle des diatomées augmente pendant la période de convection hivernale, entre janvier et mars, cette concentration diminuant plus fortement lors des années de forte convection. Puis cette variabilité devient maximale entre fin mars et mi-juin, c'est à dire au moment de l'efflorescence printanière. Les diatomées mettent d'autant plus de temps à se développer que la convection hivernale est longue. Ainsi, le maximum absolu de la concentration en chlorophylle des diatomées est obtenu pour l'année 1975, pendant laquelle la convection hivernale est à la fois intense et de courte durée. En revanche, en 1970, la convection est intense mais dure un mois de plus, ce qui empêche les diatomées de se développer autant qu'en 1975. La valeur du maximum printanier de concentration des diatomées varie du simple au double, avec des valeurs moyennes autour de 0.06 mgChl m<sup>-3</sup> en 1972 et 1975, de 0.04 mgChl m<sup>-3</sup> en 1967, 1971, 1976 et 1978, et de 0.025 mgChl m<sup>-3</sup> en 1970. A partir du moins de juillet, l'écart entre les années diminue peu à peu, et les concentrations semblent alors davantage liée à l'intensité de la convection hivernale, la concentration pour les années 1967, 1970 et 1976 dépassant celle des années 1971 et 1972 : les années pendant lesquelles la convection est intense et dure longtemps, le maximum estival de diatomées est plus fort que le maximum printanier, ce qui n'est pas le cas pour les années de faible convection. Les résultats du modèle semblent donc indiquer que si l'intensité de la convection hivernale détermine la disponibilité en nutriments dans la zone euphotique pendant le reste de l'année et influence la durée pendant laquelle les diatomées peuvent se développer, la durée de la convection joue aussi un rôle dans la période et l'intensité du maximum des diatomées.

On dispose de très peu d'observations concernant la variabilité interannuelle de l'écosystème planctonique pélagique en Méditerranée nord-occidentale. *Bosc et al.* [2004] ont étudié la variabilité saisonnière et interannuelle de la biomasse phytoplanctonique et de la production primaire en Méditerranée à partir de 4 années d'observations satellitales. Ils ont observé que la variabilité interannuelle de la biomasse chlorophyllienne était particulièrement prononcée au printemps et au début de l'hiver, atteignant 60%. Au point DYFAMED, sur une période de 9 ans, *Marty et al.* [2002] observent également une très forte variabilité de la concentration en chlorophylle entre janvier et juin. Dans notre étude, la variabilité de la concentration journalière en chlorophylle du nanophytoplancton, qui représente 80% de la chlorophylle totale, est minimale entre juillet et décembre, et peut varier d'un facteur 10 en hiver et 2 au printemps (Fig. 11.1). Nos résultats concernant la variabilité de la concentration en chlorophylle semblent donc cohérents avec les quelques séries d'observations disponibles.

L'évolution des rapports entre les concentrations en carbone, azote, phosphore et silicium pour les différents groupes phytoplanctoniques est représentée sur la Fig.

11.3. La variabilité interannuelle de ces rapports est très faible, et leur évolution est très semblable d'une année à l'autre. Les conclusions que nous avons établies dans la partie 10 concernant le contrôle de la production primaire par l'azote, le phosphore et le silicium peuvent donc être étendues à toutes les années étudiées. Le contrôle de la production primaire par la disponibilité en phosphore, en particulier pendant la période de stratification semble notamment être un point commun à toutes les années de la période actuelle. Enfin, la variabilité interannuelle de la circulation océanique ne semble pas influencer significativement l'intensité de ces contrôles.

### 11.2.3 La matière organique

L'évolution saisonnière des particules de petite et de grande taille est analogue à celle décrite dans le chapitre 10, avec une diminution en hiver due à la convection hivernale suivie d'une augmentation liée à l'augmentation de la biomasse planctonique (Fig. 11.1). La masse des particules de petite taille est toujours nettement supérieure, de deux ordres de grandeur, à celle des particules de grande taille (Tab. 11.1).

Pour les particules de grande taille, la variabilité interannuelle augmente à partir du mois de décembre (Fig. 11.1). Elle semble liée à la fois à l'intensité de la convection hivernale, qui détermine la valeur minimale de la concentration des grandes particules, mais aussi à la variabilité de la concentration du mésozooplancton, dont la mortalité constitue l'unique source de particules de grande taille dans le modèle. La variabilité de la concentration des petites particules entre décembre et avril semble également liée à l'intensité de la convection hivernale. Puis, à partir du mois d'avril, elle semble plutôt liée à la variabilité de la biomasse du nanophytoplancton, groupe phytoplanctonique majoritaire dont la mortalité produit des particules de petite taille. Elle diminue donc nettement à partir du mois de juillet, suivant la diminution de la variabilité de la concentration du nanophytoplancton.

La variabilité interannuelle de la masse moyenne annuelle de grandes particules est de 13% (Tab. 11.1). La variabilité interannuelle de la masse annuelle moyenne de petites particules est faible (5%), ce qui s'explique par la faible variabilité de la biomasse du nanophytoplancton. Les petites particules représentant pratiquement 100% de la masse totale des particules, cette masse présente elle aussi une faible variabilité interannuelle.

Le COD suit une évolution similaire d'une année à l'autre (Fig. 11.1), et la variabilité interannuelle de la concentration totale de COD est faible (5%, Tab. 11.1). Elle est essentiellement liée à la variabilité observée pendant la convection hivernale, la concentration étant d'autant plus faible que la convection est forte. La variabilité diminue nettement à partir du mois de juillet : le COD provient de la reminéralisation des particules, composées principalement des particules de petite taille, dont la variabilité interannuelle diminue nettement au cours de l'été. Le NOD et le POD suivent pratiquement la même évolution, avec cependant une variabilité induite par la convection hivernale plus importante pour la période actuelle. Le COD représente la majeure partie (69%, Tab. 11.1) de la quantité de carbone organique présent dans la zone euphotique.

L'évolution des rapports entre les concentrations en COD, NOD et POD est représentée sur la Fig. 11.4. Ces rapports suivent une évolution similaire pour chaque

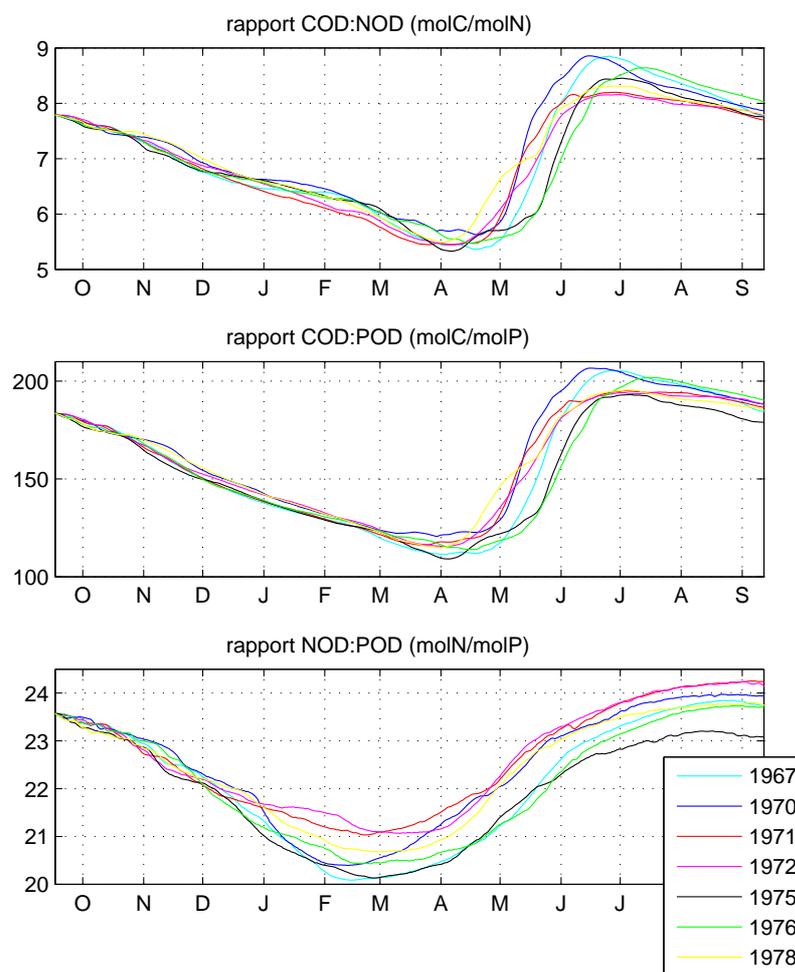


FIG. 11.4 – Evolutions saisonnières des rapports moyens entre COD, NOD et POD dans la couche 0-200m sur tout le domaine pour les 7 années de la période actuelle

année. Le rapport COD :NOD est toujours supérieur au ratio de composition interne C :N des bactéries (4.3), et le rapport NOD :POD est toujours supérieur au ratio N :P des bactéries (10.55). Ceci suggère que la disponibilité en phosphore contrôle donc la croissance des bactéries, notamment en période stratifiée, quelle que soit l'année. Ce contrôle pourrait être légèrement accru lors des années où la température est supérieure ou égale à la moyenne (1970, 1971, 1972 et 1978), puisque le rapport NOD :POD est plus élevé à partir de janvier ces années-la.

#### 11.2.4 Le zooplancton et les bactéries

L'évolution saisonnière des biomasses du zooplancton et des bactéries est similaire d'une année à l'autre (Fig. 11.1). Pour chacun de ces groupes, la variabilité est maximale pendant la période de convection hivernale, la biomasse diminuant moins les années de faible convection hivernale. Puis cette variabilité diminue peu à peu, et les différences entre les années sont alors nettement moins marquées au mois de septembre. Pour le mésozooplancton, la variabilité interannuelle semble liée à la convection hivernale tout au long de l'année, avec une biomasse d'autant plus faible

que la convection hivernale est intense. En revanche, l'évolution de la variabilité pour le microzooplancton, le nanozooplancton et les bactéries est plus complexe : jusqu'au début du mois de mai, cette variabilité est liée à la variabilité de la convection, comme pour le mésozooplancton. Ce n'est plus le cas ensuite, et cette variabilité est donc probablement liée à d'autres paramètres, notamment à la disponibilité en proies.

Les bactéries n'absorbent jamais d'ammonium, et en excrètent tout au long de l'année, elles jouent donc en permanence un rôle de reminéralisateur vis-à-vis de l'azote. Pour toutes les années, elles absorbent du phosphate pendant la période stratifiée, de fin avril à fin octobre. Ceci confirme l'hypothèse faite lors de l'examen des rapports de composition de la MOD concernant le rôle du phosphore, qui contrôle systématiquement la croissance bactérienne en période stratifiée. La comparaison des quantités de carbone, d'azote et de phosphore absorbées et rejetées par les bactéries, très peu variables, ne permet pas d'établir de lien clair entre la variabilité de la circulation océanique et celle, très faible, de ce contrôle.

Globalement, la variabilité de la valeur annuelle moyenne de la biomasse du plancton hétérotrophe est faible (7 % pour le zooplancton, 6% pour les bactéries, Tab. 11.1), de même que la variabilité de la contribution de chaque groupe de zooplancton à la biomasse totale de zooplancton (moins de 1%). On remarque cependant que la biomasse totale de zooplancton et des bactéries est légèrement plus élevée lors des années chaudes. Le mésozooplancton est le groupe qui présente la plus forte variabilité, avec un écart-type de la biomasse annuelle de 9%.

## 11.3 Variabilité interannuelle des processus biogéochimiques

La variabilité des différents composants de l'écosystème ayant été examinée, nous nous intéressons maintenant à la variabilité des principaux processus biogéochimiques.

### 11.3.1 La production primaire brute (PPB)

Le cycle saisonnier de la PPB est similaire d'une année à l'autre, avec une diminution de la PPB en automne due à la diminution de l'éclairement, à la faible disponibilité des nutriments dans la couche de surface, ainsi qu'à la diminution de la température (Fig. 11.5). Le minimum est atteint chaque année en janvier, et la PPB commence à augmenter entre fin janvier et mi-février. Selon les années, le maximum local de PPB atteint entre fin-mars et début-avril est plus ou moins marqué. Il est particulièrement marqué en 1975, une année pendant laquelle la convection hivernale est intense mais s'arrête assez tôt (début mars), et très peu marqué en 1972, l'année pendant laquelle la convection est la moins intense. Le maximum absolu de PPB est atteint entre fin avril (1978) et fin mai (1976). La PPB diminue ensuite jusqu'au mois de juin, reste à peu près stable jusqu'au mois d'août et se met ensuite à diminuer.

On observe une très faible variabilité du bilan annuel de PPB (3%, Tab. 11.2), qui varie entre 243 et 258 gC m<sup>-2</sup>an<sup>-1</sup>. Cette variabilité est essentiellement liée

Variable	Unité	Résultats du modèle							Variabilité		
		1967	1970	1971	1972	1975	1976	1978	Moy.	$\sigma$ (%)	gamme
$T_{moy}$	°C	15.7	15.9	16.2	16.2	15.3	15.7	16.1	15.9	2	15.3 - 16.2
$CMO_{moy}$	m	193	195	59	52	191	153	70	130	52	52 - 195
$SURF_{NO_3}$	$10^3 km^2$	164	158	84	57	169	154	123	130	34	57 - 169
$PPB_{tot}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	243	244	253	258	246	236	255	248	3	236 - 258
$PPN_{tot}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	107	106	114	115	112	107	115	111	4	106 - 115
$PPB_{max}$	$gC m^{-2} jour^{-1}$	1.47	1.50	1.34	1.27	1.47	1.48	1.34	1.41	7	1.27 - 1.50
$PPB_{JFM}$	$gC m^{-2}$	21.7	23.0	34.8	33.3	22.7	19.2	28.0	26.1	23	19.2 - 34.8
$PPB_{AMJ}$	$gC m^{-2}$	96.3	95.6	96.5	101.1	104.0	94.6	101.4	98.5	4	94.6 - 104.0
$PPB_{JAS}$	$gC m^{-2}$	88.0	87.1	84.4	85.2	84.3	89.4	87.0	86.5	2	84.3 - 89.4
$PPB_{OND}$	$gC m^{-2}$	36.5	37.7	36.9	38.0	34.5	33.1	38.5	36.5	5	33.1 - 38.5
$PPB_{dia}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	20.6	14.9	17.3	20.7	22.9	17.9	19.6	19.1	14	14.9 - 22.9
$PPB_{nano}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	195	199	205	206	199	194	208	201	3	194 - 208
$PPB_{pico}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	27.3	29.2	30.5	31.3	23.8	24.9	27.8	27.8	10	23.8 - 31.3
$\%PPB_{dia}$	% de $PPB_{tot}$	8.5	6.1	6.9	8.0	9.3	7.6	7.7	7.7	1	6.1 - 9.3
$\%PPB_{nano}$	% de $PPB_{tot}$	80.1	82.0	81.1	79.7	81.0	81.9	81.3	81.0	1	79.7 - 82.0
$\%PPB_{pico}$	% de $PPB_{tot}$	11.2	12.0	12.0	12.2	9.7	10.5	10.9	11.2	1	9.7 - 12.2
$RESP_{tot}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	226	230	238	247	224	219	240	232	4	219 - 247
META	$gC m^{-2} an^{-1}$	17.2	13.3	14.4	11.1	21.7	17.2	15.0	15.7	22	11.1 - 21.7
$EXP_{C,tot}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	32.5	37.7	17.3	15.6	19.5	34.6	19.2	25.2	37	15.6 - 37.7
$EXP_{COP}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	11.6	13.5	8.9	7.0	9.3	13.3	8.5	10.3	24	7.0 - 13.5
$EXP_{COD}$	$gC m^{-2} an^{-1}$	20.9	24.2	8.4	8.6	10.1	21.3	10.7	14.9	46	8.4 - 24.2
$\%EXP_{COD}$	% de $EXP_{C,tot}$	64.3	64.3	48.6	55.4	52.1	61.6	55.8	57.4	6	48.6 - 64.3
$e-ratio$	% de $PPB_{tot}$	13.4	15.5	6.8	6.0	7.9	14.7	7.5	10.3	4	6.0 - 10.0
$ABS_N$	$gN m^{-2} an^{-1}$	26.3	25.9	28.2	28.7	27.1	25.7	27.6	27.1	4	25.7 - 28.7
$f-ratio$	% de $ABS_N$	51.7	49.5	49.2	47.6	52.7	53.9	49.7	50.6	4	47.6 - 53.9
NITRIF	$gN m^{-2} an^{-1}$	10.8	10.8	11.3	11.7	10.7	11.2	11.3	11.1	3	10.7 - 11.7

TAB. 11.2 – Variabilité interannuelle des caractéristiques hydrodynamiques et des processus biogéochimiques pendant la période actuelle. Valeur pour chaque année, moyenne, variabilité (rapport entre l'écart-type et la moyenne (exprimé en %) pour les valeurs absolues, écart-type pour les contributions), et gamme de valeurs obtenues pour les 7 années pour : la température moyenne sur les 200 premiers mètres ( $T_{moy}$ ), la profondeur moyenne de la couche de mélange océanique ( $CMO_{moy}$ ), la taille de la zone enrichie en nitrate ( $SURF_{NO_3}$ ), la PPB totale ( $PPB_{tot}$ ), la PPN totale ( $PPN_{tot}$ ), le maximum de PPB ( $PPB_{max}$ ), les PPB saisonnières (janvier-mars  $PPB_{JFM}$ , avril-juin  $PPB_{AMJ}$ , juillet-septembre  $PPB_{JAS}$  et octobre-décembre  $PPB_{OND}$ ), la contribution absolue et relative de chaque groupe phytoplanctonique à la PPB ( $PPB_{dia}$ ,  $PPB_{nano}$ ,  $PPB_{pico}$  et  $\%PPB_{dia}$ ,  $\%PPB_{nano}$ ,  $\%PPB_{pico}$ ), le rejet total de  $CO_2$  dissous ( $RESP_{tot}$ ), le métabolisme net (META), l'exportation de carbone organique sous l'isobathe 200 m ( $EXP_{C,tot}$ ), l'exportation de COP sous l'isobathe 200 m ( $EXP_{COP}$ ), l'exportation de COD sous l'isobathe 200 m ( $EXP_{COD}$ ), la contribution de l'exportation de COD à l'exportation totale de carbone organique ( $\%EXP_{COD}$ ),  $e-ratio$  annuel, l'absorption d'azote ( $ABS_N$ ), le  $f-ratio$  annuel et le bilan annuel de nitrification (NITRIF)

à la variabilité de la production primaire pendant la période de mélange hivernal (janvier-mars), égale à 23%. On obtient en effet un coefficient de corrélation de 0.90 entre le bilan annuel de PPB et la PPB en hiver. La variabilité de la PPB pendant le reste de l'année est nettement plus faible. Cette forte variabilité de la PPB en hiver est liée à la variabilité de l'intensité de la convection hivernale : le coefficient de corrélation entre la PPB en hiver et la profondeur de la CMO vaut -0.84. Les hivers où la CMO est moins profonde correspondent à des hivers pendant lesquels l'intensité de la convection est faible, la température de l'eau dans la zone euphotique est plus élevée, et la zone euphotique est plus stable. Malgré la plus faible disponibilité en nutriments, ces éléments favorisent le développement hivernal du phytoplancton. La plus grande stabilité limite également l'entraînement du phytoplancton vers les couches profondes.

Les observations concernant la variabilité interannuelle de la production primaire en Méditerranée nord-occidentale sont rares. *Bosc et al.* [2004] observent que la variabilité de la production primaire est plus faible que celle de la biomasse phytoplanctonique, notamment pendant la période de forte variabilité de cette biomasse, en hiver et au printemps. En hiver, alors que nous avons observé dans nos résultats une très forte variabilité de cette biomasse, pouvant atteindre 90%, la variabilité de la production primaire est nettement plus réduite (23%). Nous obtenons pour le bilan annuel de PPB des valeurs variant entre 236 et 258  $\text{gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ . *Marty and Chiavérini* [2002] obtiennent de bilans annuels de PPB variant entre 86 et 232  $\text{gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ , donc une variabilité nettement plus forte. Ces valeurs sont cependant calculées à partir d'observations réalisées mensuellement, et il est permis de se demander si une telle résolution temporelle est suffisante, étant donnée la forte variabilité journalière de la PPB. Pour le golfe du Lion, *Bosc et al.* [2004] obtiennent une gamme de bilans annuels de PPN variant entre 180 et 204  $\text{gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ . La gamme des valeurs correspondantes données par le modèle (Tab. 11.2) pour les 7 années de la période actuelle s'étend de 106 à 115  $\text{gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ . Ceci représente un écart de 9  $\text{gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ , inférieur à l'écart de 24  $\text{gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$  observé par *Bosc et al.* [2004], mais cependant dans le même ordre de grandeur par rapport aux valeurs absolues de PPN (8% contre 12%). D'après la classification établie par *Nixon* [1995], la limite entre les régimes de mésotrophie et d'oligotrophie correspond à une PPN d'environ 100  $\text{gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ . La zone étudiée ici correspond donc à un système mésotrophe, à la limite de l'oligotrophie.

La variabilité interannuelle du maximum de PPB est légèrement plus importante que celle de la PPB annuelle, mais reste cependant faible (6%, Tab. 11.2). Le maximum de PPB est largement corrélé à la profondeur moyenne de la CMO (coefficient de corrélation : 0.95), donc à l'intensité de la convection hivernale. La période de ce maximum est liée à l'intensité et la période de fin de la convection hivernale (Fig. 11.5). En 1976, année de forte convection hivernale, la profondeur moyenne de la CMO devient inférieure à 200 m début mai, alors qu'en 1978, année de faible convection, elle devient inférieure à 200 m à partir de fin février. Par conséquent, le maximum de PPB a lieu un mois plus tôt (fin avril) mais est moins intense en 1978 qu'en 1976. La valeur du maximum est donc liée à l'intensité de la convection hivernale, donc à la disponibilité en nutriments, alors que sa période d'occurrence dépend plutôt du moment auquel la convection s'arrête.

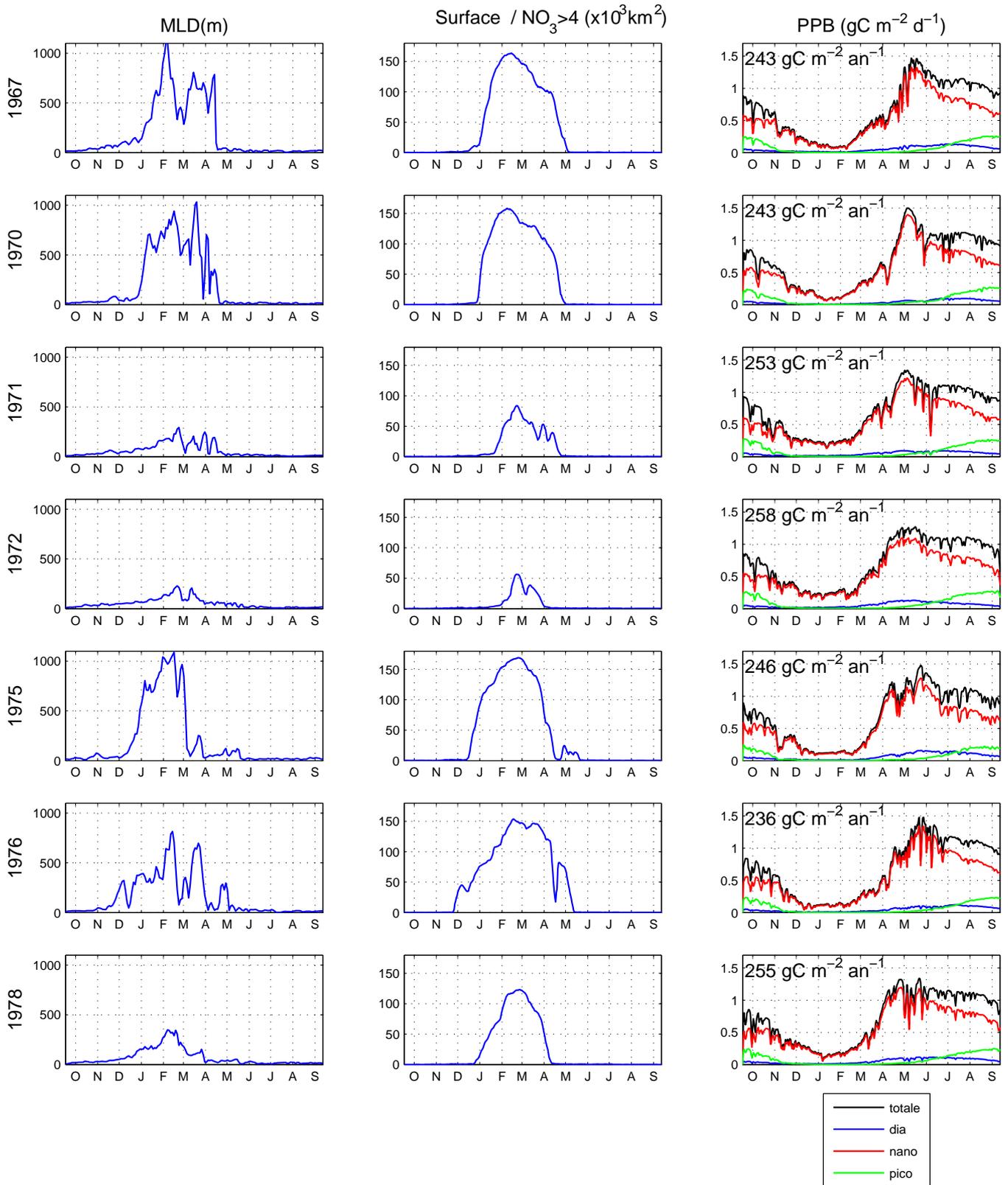


FIG. 11.5 – Variabilité interannuelle des processus : évolutions saisonnières de la profondeur moyenne de la CMO, de la surface de la zone enrichie en nitrate et de la production primaire brute.

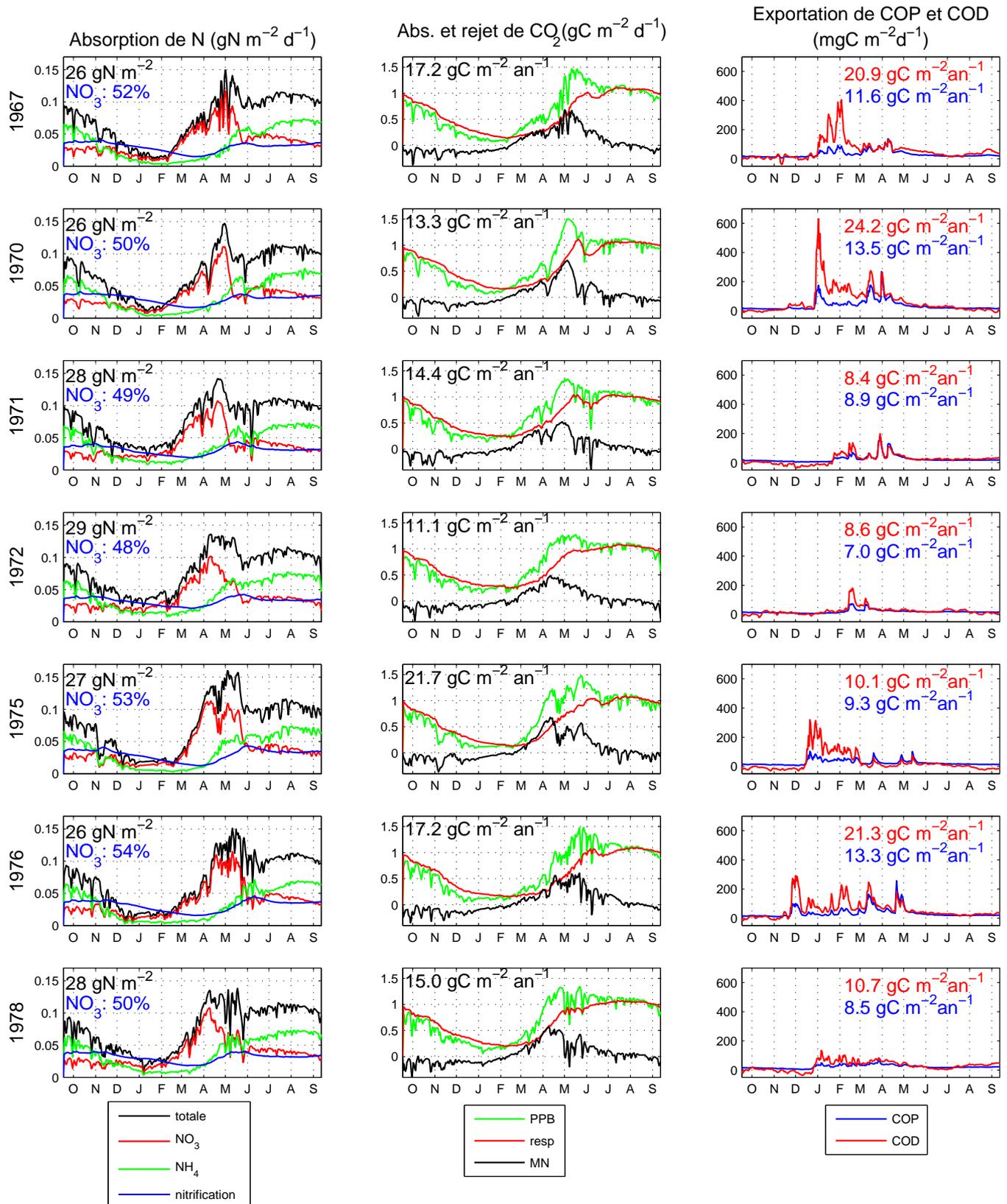


FIG. 11.6 – Variabilité interannuelle des processus (suite) : évolutions saisonnières de l'absorption d'azote, de l'absorption et du rejet de  $\text{CO}_2$  dissous ainsi que du métabolisme net (MN) et de l'exportation de carbone organique vers le fond.

La contribution des différents groupes phytoplanctoniques à la PPB varie peu d'une année à l'autre, correspondant à la faible variabilité de la composition du phytoplancton observée précédemment. La contribution du nanophytoplancton, égale en moyenne à  $81\% \pm 1\%$  de la PPB, est largement majoritaire. La contribution du picophytoplancton varie entre 10 et 12 % et les diatomées contribuent à 6-9 % de la PPB.

### 11.3.2 L'absorption d'azote

L'absorption d'azote suit une évolution analogue d'une année à l'autre, suivant l'évolution de la PPB (Fig. 11.6). Le bilan annuel de l'absorption d'azote ( $27.1 \text{ gN m}^{-2}\text{an}^{-1}$  en moyenne, Tab. 11.2) est lié directement au bilan annuel de PPB, avec un coefficient de corrélation égal à 0.94. Pour toutes les années, l'absorption de nitrate est majoritaire pendant la période de convection hivernale et pendant l'efflorescence printanière, de décembre à fin juin, en raison de la forte disponibilité en nutriments transportés depuis les couches profondes de l'océan par la convection. Au contraire, l'absorption d'ammonium est prépondérante de juillet à décembre, pendant la période de forte stratification et de plus faible disponibilité en nutriments exogènes. La contribution de l'absorption de nitrate au bilan annuel de l'absorption totale d'azote (le *f-ratio*) est supérieure à 50% les années 1967, 1975 et 1976, et inférieure les autres années. Elle est faiblement corrélée à la profondeur moyenne de la CMO (coefficient de corrélation de 0.61), et semble liée plutôt à la température moyenne, avec un coefficient de corrélation de -0.83 : la production régénérée est d'autant plus forte que la température de l'eau est élevée. La biomasse bactérienne est aussi plus élevée les années chaudes, ainsi que l'excrétion bactérienne d'ammonium, ce qui explique en partie cela. La variabilité interannuelle des contributions de la production nouvelle et de la production régénérée est cependant très faible, avec une part de la production nouvelle variant entre 48% et 54%. Il est donc difficile de déterminer clairement si la production primaire est soutenue majoritairement par la production nouvelle plutôt que la production régénérée. Cela correspond à la répartition de la PPB pendant l'année : la PPB de janvier à juin, période pendant laquelle l'absorption de nitrate est plus importante que l'absorption d'ammonium, est en moyenne égale à  $125 \text{ gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ . La PPB de juillet à décembre, qui correspond à la période de forte stratification et pendant laquelle l'absorption d'ammonium est supérieure à celle du nitrate, est égale à  $123 \text{ gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ . Ceci confirme que la production primaire dans cette région est soutenue approximativement à parts égales par la production nouvelle et par la production régénérée, ce qui est caractéristique d'un régime océanique mésotrophe [*Minas and Codispoti, 1993*]. Néanmoins, si on tient compte de la nitrification, qui présente une faible variabilité interannuelle (Tab. 11.2), la production primaire en Méditerranée nord-occidentale serait nettement plus soutenue par la production régénérée que par la production nouvelle pour toutes les années de la période actuelle.

### 11.3.3 La fixation et le rejet de $\text{CO}_2$

De même que pour la PPB, la variabilité interannuelle du rejet de  $\text{CO}_2$  dû à la respiration est très faible (4%, Tab. 11.2). Le bilan annuel de rejet de  $\text{CO}_2$  est fortement corrélé au bilan annuel de la PPB (+0.96). En revanche, la variabilité

interannuelle du métabolisme net annuel, correspondant au bilan net absorption - respiration de  $\text{CO}_2$ , de l'ordre de  $15.7 \text{ gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$ , est plus importante (22%, Tab. 11.2). D'après nos résultats, l'écosystème pélagique planctonique de Méditerranée nord-occidentale constitue donc toujours un puits pour le  $\text{CO}_2$  dissous, en accord avec les conclusions de *Sempéré et al.* [2000]. La profondeur moyenne de la CMO ne semble pas déterminer la valeur du métabolisme net, le coefficient de corrélation étant égal à 0.63. La température moyenne de la zone euphotique semble nettement plus déterminante, avec un coefficient de corrélation de -0.92 entre température moyenne et métabolisme net. Le métabolisme net est donc d'autant plus faible que la température moyenne de la zone euphotique est élevée. Nous avons vu lors de l'étude de l'année de référence que la respiration était principalement due aux bactéries, qui sont plus abondantes que la moyenne lors des années plutôt chaudes, ce qui explique le puits de  $\text{CO}_2$  dissous plus faible pour ces années.

### 11.3.4 L'exportation de carbone organique vers le fond

On observe une forte variabilité interannuelle de l'exportation verticale de carbone organique dissous et particulaire (COP) vers le fond (Fig. 11.6). L'exportation de carbone organique particulaire prend en compte le zooplancton, le phytoplancton, les particules organiques et les bactéries. Lors de l'étude de l'année de référence, nous avons montré que la majorité de l'exportation de carbone organique, dissous comme particulaire, avait lieu lors de la convection hivernale. C'est encore le cas pour les autres années de la période actuelle. Ceci explique la forte variabilité de cette exportation. La quantité totale de carbone organique varie en effet d'un facteur 2, soit entre 16 et  $19 \text{ gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$  en 1971, 1972 et 1978 (années pendant lesquelles l'intensité de la convection est faible), et entre 33 et  $38 \text{ gC m}^{-2}\text{an}^{-1}$  en 1967, 1970 et 1976 (années au cours desquelles la convection est intense). L'année 1975 est un cas particulier : la convection hivernale est intense, cependant l'exportation de carbone organique est de l'ordre de celle obtenue pendant les années de faible convection. Ceci pourrait s'expliquer par la durée de l'épisode de convection, qui s'arrête début mars, au moins un mois plus tôt cette année-là que les autres années de forte convection. A cette période, les quantités de phytoplancton, zooplancton, bactéries, détritiques et COD n'ont pas encore commencé à augmenter. Malgré la forte exportation de COD qui a lieu entre décembre et février, la quantité totale de carbone organique exporté est donc nettement plus faible en 1975 que pour les autres années de forte convection. L'exportation de carbone organique représente entre 13% et 15% du bilan annuel de PPB pendant les années de forte exportation, alors qu'elle varie entre 6% et 8% les années de faible exportation (Tab. 11.2).

L'exportation de COD présente une variabilité interannuelle plus importante que celle de COP (46% contre 24%, Tab. 11.2). L'exportation de COD représente plus de la moitié de l'exportation totale (57% en moyenne sur les 7 années), sauf pour l'année 1971 où elle représente un peu moins de 50% de cette exportation. Cette contribution est d'autant plus forte les années de forte exportation.

## 11.4 Conclusion

Dans cette partie, nous avons étudié l'influence de la variabilité interannuelle atmosphérique et océanique sur la dynamique de l'écosystème planctonique pélagique

en Méditerranée nord-occidentale. Pour cela, nous avons comparé les résultats d'un modèle tridimensionnel hydrodynamique-biogéochimie obtenus pour 7 années représentatives du climat actuel.

L'influence de la variabilité interannuelle océanique, en particulier de la durée et de l'intensité de la convection hivernale et de la température moyenne, sur l'écosystème planctonique pélagique a été étudiée dans la première partie de ce chapitre. L'intensité de la convection hivernale a une influence majeure sur la disponibilité en nutriments le reste de l'année. Cette disponibilité présente par conséquent une forte variabilité interannuelle. L'influence de la variabilité océanique sur l'évolution de la matière organique et des différents groupes planctoniques, autotrophes et hétérotrophes, est plus ou moins importante suivant les périodes de l'année. La variabilité des concentrations du plancton et de la matière organique est plus marquée pendant les périodes de convection hivernale et d'efflorescence printanière. Cependant, les bilans annuels présentent globalement une variabilité interannuelle assez faible comparée à la variabilité de la disponibilité en nutriments. Le plancton autotrophe représente en moyenne 61% de la biomasse totale, cette contribution variant très peu. La limitation du développement phytoplanctonique et de la croissance bactérienne par la disponibilité en phosphore, en particulier pendant la période stratifiée, est observée pour chaque année et est donc une spécificité marquée de l'écosystème planctonique pélagique en Méditerranée nord-occidentale.

Dans la seconde partie, nous avons étudié la variabilité des processus biogéochimiques. Les bilans annuels de PPB, d'absorption d'azote et de respiration sont corrélés positivement à la température moyenne de la zone euphotique, et présentent une variabilité interannuelle très faible. La variabilité du maximum de PPB et de sa période d'occurrence dépendent de l'intensité et de la durée de la convection hivernale. Le métabolisme net est corrélé négativement à la température moyenne, et montre une variabilité plus importante. La variabilité de l'exportation de carbone organique vers le fond, liée à l'intensité et la durée de la convection hivernale, est également plus importante. Enfin, le *f-ratio*, la biomasse bactérienne et la biomasse du picophytoplancton sont légèrement plus élevés les années chaudes, lorsque la disponibilité en nutriments provenant des couches profondes de l'océan est plus faible, indiquant une plus forte activité de la boucle microbienne pendant ces années.

De façon générale, on observe une faible variabilité interannuelle du fonctionnement de l'écosystème. Ceci peut paraître surprenant par rapport aux idées que l'on pourrait en avoir (on aurait par exemple pu s'attendre à observer un maximum de chlorophylle nettement plus marqué lors des années fortement convectives). Il est cependant difficile de conclure plus définitivement sur ce point, en raison du peu d'observations disponibles réalisées pendant un laps de temps suffisant. Ceci souligne en tous les cas la nécessité de mettre en place des systèmes d'observation à long terme, mais aussi de valider et de calibrer plus précisément le modèle biogéochimique à partir de simulations d'années réelles.