Influence du changement climatique sur l'écosystème planctonique pélagique

Sommaire

12.1 Les caractéristiques hydrodynamiques									
12.2 Influence du changement climatique sur l'évolution de									
l'éco	${ m syst}$ ème planctonique pélagique $\ \ldots \ \ldots \ \ldots \ \ldots \ 250$								
12.2.1	La disponibilité en nutriments								
12.2.2	Le phytoplancton $\ldots \ldots 254$								
12.2.3	La matière organique dissoute et particulaire $\ldots \ldots \ldots 259$								
12.2.4	Le plancton hétérotrophe								
12.3 Influ	ence du changement climatique sur les processus								
1.									
biog	$\operatorname{\acute{e}ochimiques}$								
biog 12.3.1	éochimiques261La production primaire brute261								
12.3.1 12.3.2	éochimiques								
biog 12.3.1 12.3.2 12.3.3	éochimiques261La production primaire brute261L'absorption d'azote264La fixation et le rejet de CO_2 264								
biog 12.3.1 12.3.2 12.3.3 12.3.4	éochimiques261La production primaire brute261L'absorption d'azote264La fixation et le rejet de CO2264L'exportation de matière organique265								
biog 12.3.1 12.3.2 12.3.3 12.3.4 12.3.5	éochimiques261La production primaire brute261L'absorption d'azote261L'absorption d'azote264La fixation et le rejet de CO_2 264L'exportation de matière organique265Conclusion267								

La réponse de l'écosystème planctonique pélagique à la variabilité atmosphérique interannuelle pour le climat actuel a été étudiée dans le chapitre 11. La réponse de cet écosystème à l'évolution du climat en Méditerranée nord-occidentale entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle est examinée dans ce chapitre, en comparant les résultats obtenus pour les 7 années de la période future avec ceux obtenus pour les 7 années de la période actuelle. Nous examinons ici l'influence du changement climatique sur l'évolution saisonnière de l'écosystème, puis sur les processus biogéochimiques.

Le Tab. 12.1 présente les résultats obtenus pour les années de la période future concernant les caractéristiques annuelles de l'écosystème, ainsi que les variations de ces caractéristiques par rapport à la période actuelle.

12.1 Les caractéristiques hydrodynamiques

L'influence du changement climatique sur les processus de la circulation en Méditerranée nord-occidentale a déjà été étudiée à l'échelle du bassin, notamment en ce qui concerne la convection profonde, lors de l'étude de Somot et al. [2006], au moyen de simulations numériques qui ont servi à forcer notre modèle hydrodynamique aux frontières latérales et à la surface. Les changements induits sur les processus de mésoéchelle comme le "cascading" d'eau dense ont été examinés dans le chapitre 9. Nous ne reviendrons donc pas en détails sur ces changements dans le présent chapitre. Notons cependant que la diminution de l'intensité de la convection profonde, déjà observée par Somot et al. [2006], est clairement visible sur la Fig. 12.1. La profondeur moyenne de la CMO sur le domaine ne dépasse pas 450 m en hiver dans la période future, alors qu'elle atteignait 1100 m certaines années de la période actuelle. La profondeur movenne annuelle de la CMO diminue en movenne de 52% entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle (Tab. 12.1). Par ailleurs, la température moyenne de la couche 0-200m augmente considérablement, de 2 à 2.5°C en hiver et de 5 à 10° C en été (Fig. 12.1). La température moyenne annuelle augmente en moyenne de 3.4°C entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle (Tab. 12.1).

12.2 Influence du changement climatique sur l'évolution de l'écosystème planctonique pélagique

L'influence du changement climatique sur les principaux constituants de l'écosystème est étudiée dans cette partie. L'évolution temporelle des principales variables biogéochimiques pour les 7 années de la période future est représentée sur la Fig. 12.2, où sont également indiquées les gammes de valeurs obtenues pour la période actuelle.

12.2.1 La disponibilité en nutriments

En raison de la diminution de l'intensité de la convection océanique hivernale, l'augmentation entre décembre et mai des concentrations en nitrate, phosphate et silicate dans la zone euphotique est moins importante pour les années de la période future par rapport à celles de la période actuelle (Fig. 12.2). Par conséquent, la



FIG. 12.1 – Evolutions saisonnières de la profondeur moyenne de la couche de mélange océanique (CMO, m) et de la température moyenne de la couche 0-200 m (T, °C) sur tout le domaine pour chaque année de la période future. Les gammes de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle sont indiquées en gris.



FIG. 12.2 – Evolutions saisonnières des différentes variables biogéochimiques en Méditerranée nord-occidentale pour les 7 années de la période future : zooplancton, phytoplancton, bactéries, matière organique, nutriments et chlorophylle totale. 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⁻³, sauf pour les concentrations en chlorophylle (mgChl m⁻³). Les gammes de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle sont indiquées en gris.



FIG. 12.3 – Evolution saisonnière de la surface de la zone enrichie en nitrate, définie par une concentration en nitrate à la surface supérieure à 4mmol m⁻³, pour chaque année de la période future. La gamme de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle est indiquée en gris.

surface maximale de la zone enrichie en nutriments, définie précédemment comme la région où la concentration de nitrate dépasse 4 mmol m⁻³ en surface, diminue sensiblement (Fig. 12.3), en moyenne de 32%, entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle.

La diminution de la concentration en ammonium dans la zone euphotique pendant la période de convection hivernale est très légèrement plus faible pour les années de la période future (Fig. 12.2), résultant aussi de l'affaiblissement de la convection. Par ailleurs, pour les années futures, cette concentration est plus faible en période stratifiée, de juin à décembre, ce qui suggère une diminution de la production d'ammonium et/ou une augmentation de sa consommation.

La Fig. 12.4 présente les évolutions des rapports moyens en nitrate, phosphate et silicate dans la zone euphotique. Le rapport nitrate :phosphate augmente en moyenne pour les années de la période future, notamment pour l'année 2093, suggérant une intensification du contrôle de la production primaire par le phosphore à la fin du XXIème siècle. Au contraire, le rapport nitrate :silicate est légèrement plus faible pour les années futures, et ce tout au long de l'année, indiquant une diminution potentielle du contrôle du développement des diatomées par la disponibilité en silicium entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle. Pour les années "chaudes" de la période actuelle, les rapports nitrate :phosphate et nitrate :silicate étaient respectivement plus et moins élevés que la moyenne, cette évolution des rapports de concentration en nutriments entre les périodes actuelle et future est donc cohérente avec les tendances observées pour la période actuelle. Il est important de noter ici que le modèle ne prend pas en compte l'évolution des concentrations en nutriments qui pourrait résulter des activités humaines. *Béthoux et al.* [2002b] a par exemple



FIG. 12.4 – Evolutions saisonnières des rapports moyens nitrate :phosphate et nitrate :silicate dans la couche 0-200m et sur tout le domaine pour les 7 années de la période future (mol/mol). Les gammes de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle sont indiquées en gris.

observé en Méditerranée nord-occidentale une augmentation des concentrations en nitrate et en phosphate, dont une partie serait due à l'augmentation, d'origine anthropique, des apports atmosphériques et terrestres.

12.2.2 Le phytoplancton

La biomasse chlorophyllienne totale augmente en moyenne de 8% entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle (Tab. 12.1). Cette biomasse augmente surtout pendant la période de convection hivernale, entre décembre et mars, en raison de l'affaiblissement de la convection profonde et de l'augmentation de la température (Fig.12.2), et pendant la période d'efflorescence printanière, entre mars et mai, notamment pour le nanophytoplancton. De plus, l'efflorescence printanière débute plus tôt pour les années de la période future, la période du maximum de chlorophylle variant entre fin mars et fin avril, alors qu'elle variait entre mi-avril et mi-mai dans la période actuelle. La comparaison des études de *Bosc et al.* [2004] et *Morel and André* [1991], espacées des 20 ans, a déja mis en évidence ce démarrage plus précoce de l'efflorescence, qui pourrait s'expliquer à la fois par l'affaiblissment de la convection profonde et par l'augmentation de la température de la zone euphotique. En période stratifiée, les valeurs de la biomasse chlorophyllienne totale sont comparables pour les deux périodes (Fig.12.2).

La contribution de chaque groupe phytoplanctonique à la biomasse chlorophyllienne varie très peu entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle (Tab. 12.1). L'augmentation de la biomasse du nanophytoplancton, en hiver et pendant la période d'efflorescence (Fig.12.2), est responsable de 78% de l'augmentation de la biomasse chlorophyllienne totale. La biomasse du picophytoplancton augmente de 27%, avec des concentrations en chlorophylle plus élevées dans la période future entre juin et octobre, en période stratifiée. La préférence de groupe phytoplanctonique pour l'ammonium par rapport au nitrate explique la diminution de la quantité d'ammonium dans la zone euphotique à cette période. Nous verrons dans la suite que l'excrétion bactérienne d'ammonium augmente pendant cette période, à l'origine du développement accru du picophytoplancton. Malgré cette forte augmentation relative, la contribution du picophytoplancton à la biomasse phytoplanctonique totale reste largement minoritaire. En moyenne sur les 7 années, la biomasse des diatomées varie peu entre les périodes actuelle et future (4%). Les diatomées sont cependant le groupe qui présente la plus forte variabilité : leur biomasse diminue pour 5 années de la période future, en particulier entre avril et mai. En revanche, on observe pour les deux années restantes des maxima de diatomées très importants pendant la période d'efflorescence printanière. Cette forte augmentation se fait aux dépens du nanophytoplancton, la variabilité interannuelle de la biomasse totale reste par conséquent faible dans la période future.

Contrairement à la biomasse chlorophyllienne, la biomasse carbonée du phytoplancton diminue légèrement (-3%) entre les périodes actuelle et future. On observe par conséquent une diminution du rapport moyen (C :Chl), qui passe de 91 gC gChl⁻¹ à 82 gC gChl⁻¹. Cette diminution peut s'expliquer par l'affaiblissement de la disponibilité en nutriments dans la zone euphotique, qui entraîne un approfondissement des nutriclines et conduit le phytoplancton à se développer à des profondeurs plus élevées. La limitation accrue du développement phytoplanctonique par la disponibilité en nutriments provoque une augmentation de l'exsudation annuelle de COD (en moyenne + 35% entre les périodes actuelle et future) plus importante que l'augmentation de la PPB annuelle (+19%) : une part plus élevée du CO₂ fixé par le phytoplancton est donc rejetée sous forme de COD. Ceci contribue également à la diminution du rapport C :Chl.

La contribution de la biomasse carbonée phytoplanctonique à la biomasse carbonée totale (phytoplancton + zooplancton + bactéries) diminue de 3% entre les périodes actuelle et future, mais reste toujours majoritaire (58%, Tab. 12.1).

Variable	Unité	Résultats du modèle							Variab	Evolution		
		2073	2074	2076	2084	2085	2086	2093	Moy.	$\sigma~(\%)$	gamme	
T_{moy}	°С	19.2	19.0	19.3	19.3	19.1	19.4	20.1	19.3	2	19.0 - 20.1	3.4(+21%)
CMO_{moy}	m	46	71	45	71	93	69	48	63	28	45 - 93	-67 (-52%)
$SURF_{NO_3}$	$10^3 \mathrm{km}^2$	66	123	7	138	140	109	38	89	59	7 - 140	-41 (-32%)
CHL _{tot}	${ m mgChl}~{ m m}^{-2}$	30.8	29.8	30.5	30.7	31.8	34.0	36.8	32.1	8	29.8 - 36.8	2.3 (+7.7%)
CHL_{dia}	${ m mgChl}~{ m m}^{-2}$	3.1	2.7	2.4	4.9	3.0	4.1	15.6	5.1	92	2.4 - 15.6	0.2~(+4.1%)
CHL_{nano}	${ m mgChl}~{ m m}^{-2}$	26.3	25.8	26.6	24.5	27.6	28.5	19.8	25.6	11	19.8 - 28.5	$1.8 \ (+7.6\%)$
CHL_{pico}	${ m mgChl}~{ m m}^{-2}$	1.4	1.4	1.5	1.3	1.2	1.4	1.4	1.4	6	1.2 - 1.5	0.1~(+27%)
$\% CHL_{dia}$	$\%$ de CHL_{tot}	10.0	8.9	7.9	16.1	9.5	12.2	42.3	15.3	12.2	7.9 - 42.3	(-1.1%)
%CHL _{nano}	$\%$ de CHL_{tot}	85.4	86.3	87.2	79.6	86.7	83.8	53.7	80.4	12.0	53.7 - 87.2	+0.5%
$\% CHL_{pico}$	$\%$ de CHL_{tot}	4.6	4.7	4.8	4.3	3.8	4.0	3.9	4.3	0.4	3.8 - 4.8	+0.6%
ZOO_{meso}	$\rm gC~m^{-2}$	0.71	0.68	0.72	0.67	0.65	0.68	0.75	0.70	5	0.65 - 0.75	$0.04 \ (+6.1\%)$
ZOO_{micro}	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	0.34	0.33	0.34	0.34	0.34	0.35	0.38	0.35	4	0.33 - 0.38	0.01~(+2.9%)
ZOO _{nano}	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	0.55	0.53	0.57	0.52	0.51	0.54	0.55	0.54	3	0.51 - 0.57	0.08~(+17%)
$\% ZOO_{meso}$	% de ZOO	44.3	44.1	44.3	43.9	43.6	43.5	44.9	44.1	0.5	43.5 - 44.9	-1.0%
$\% ZOO_{micro}$	% de ZOO	21.5	21.6	21.1	22.1	22.4	22.1	22.5	21.9	0.5	21.1 - 22.5	-1.5%
$\% ZOO_{nano}$	% de ZOO	34.2	34.3	34.6	34.1	34.0	34.4	32.6	34.0	0.7	32.6 - 34.6	2.5%
BIOM _{tot}	$\rm gC~m^{-2}$	4.52	4.46	4.58	4.47	4.52	4.68	4.46	4.53	2	4.46 - 4.68	0.11 (+2.5%)
ZOO	$\rm gC~m^{-2}$	1.60	1.55	1.63	1.53	1.50	1.57	1.67	1.58	4	1.50 - 1.67	0.13~(+9.0%)
BACT	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	0.32	0.31	0.33	0.31	0.30	0.32	0.32	0.31	3	0.30 - 0.33	0.04~(+15%)
PHYTO	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	2.60	2.60	2.62	2.63	2.72	2.79	2.46	2.63	4	2.46 - 2.79	-0.07 (-2.6%)
%ZOO	$\%$ de $BIOM_{tot}$	35.4	34.7	35.7	34.3	33.1	33.5	37.6	34.9	1.5	33.1 - 37.6	+2.0%
%BACT	$\%$ de $BIOM_{tot}$	7.0	6.9	7.1	6.9	6.6	6.8	7.2	6.9	0.2	6.6 - 7.2	+0.9%
%PHYTO	$\% \ de \ BIOM_{tot}$	57.6	58.3	57.2	58.8	60.3	59.7	55.3	58.2	1.7	55.3 - 60.3	-2.9%
D_P	$\rm gC~m^{-2}$	4.00	3.95	4.04	3.95	4.04	4.17	3.76	3.99	3	3.76 - 4.17	$0.01 \ (+0.3\%)$
$ D_G$	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	6	0.02 - 0.02	$0.00 \ (+0.0\%)$
COD	$\rm gC~m^{-2}$	33.3	32.5	34.1	32.7	32.4	33.8	33.2	33.1	2	32.4 - 34.1	4.9 (+17%)

TAB. 12.1 – Variabilité interannuelle des caractéristiques hydrodynamiques et des variables biogéochmiques pendant la période future. 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_{NO3}), 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 totale (BIOM_{tot}), la biomasse carbonée zooplanctonique totale ($\% ZOO_{meso}, \% ZOO_{micro}, \% ZOO_{nano}$), la biomasse carbonée totale (BIOM_{tot}), la biomasse carbonée zooplanctonique totale ($\% ZOO_{meso}, \% ZOO_{micro}, \% ZOO_{nano}$), la biomasse totale (% PHYTO), la masse des particules de grande et petite tailles (D_P et D_G) et la quantité de COD. La dernière colonne correspond à la différence entre les valeurs moyennes du présent et celles du futur, le changement relatif (en %) étant indiqué en italiques.

L'ensemble de ces résultats montre que les différences entre périodes actuelle et future sont les plus marquées pour les biomasses des petites et moyennes classes de taille de plancton (ici nano- et surout picophytoplancton mais également nanozooplancton, paragraphe 12.2.4 et Tab. 12.1). En revanche, les variations sont beaucoup plus faibles pour les diatomées. Ces résultats adossés à une légère diminution de la contribution des autotrophes à la biomasse carbonée totale en faveur du zooplancton (Tab. 12.1) permettent d'avancer l'hypothèse d'un contrôle accru (de type top-down) des grandes espèces de zooplancton sur le développement des diatomées, en particulier en hiver et au printemps. Ces évolutions dans les dynamiques trophiques entre les groupes de plancton prévus par le modèle sont très cohérentes avec de récentes études expérimentales menées en mésocosmes [Keller et al., 1999; Sommer et al., 2007] qui examinent les effets de l'augmentation de la température sur les écosystèmes côtiers tempérés. Ces études montrent que l'augmentation de température induit une perte de synchronicité entre les apports en proies et la demande des prédateurs, en particulier en hiver et au printemps. Le développement du zooplancton est alors stimulé par l'augmentation de température à ces saisons et permet de "rattraper" le développement du phytoplancton.

Les rapports moyens de constitution pour les trois groupes phytoplanctoniques sont présentés sur la Fig. 12.5.

Le rapport C :N augmente en moyenne sur les 7 années pour le nanophytoplancton et surtout pour le picophytoplancton pendant la période stratifiée, entre juin et novembre, suggérant un renforcement du contrôle de leur développement par disponibilité en azote. Ce rapport commence à augmenter plus tôt, à partir du mois de mars, pour les années de la période future, en raison du démarrage plus précoce de l'efflorescence printanière. Par ailleurs, le rapport C :P augmente légèrement pour les trois groupes, et plus nettement en période stratifiée pour le picophytoplancton et dans une moindre mesure pour les diatomées, indiquant une intensification du contrôle du développement phytoplanctonique par la disponibilité en phosphore entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle. Enfin, le rapport C :Si diminue au contraire légèrement pour les diatomées, en particulier pendant la période d'efflorescence printanière puis entre juin et octobre, en période stratifiée, le contrôle du développement des diatomées par la disponibilité en silicium s'affaiblirait donc entre les périodes actuelle et future.

L'année 2093 représente un cas particulier pour les diatomées, avec un contrôle par les disponibilités en azote et en silicium apparemment plus faibles et un contrôle par la disponibilité en phosphore accru. Les rapports nitrate :phosphate et nitrate :silicate sont respectivement nettement plus et légèrement moins élevés que la moyenne pendant la période d'efflorescence printanière pour cette année (Fig.12.4). Si on considère les rapports de constitution fournis dans le Tab. 5.1, on obtient des valeurs variant entre 0.25 et 40 pour les rapports N :P des diatomées, et entre 1.44 et 63 pour le nanophytoplancton. La plus faible disponibilité en phosphate et la plus forte disponibilité en silicate par rapport au nitrate favoriseraient donc les diatomées aux dépens du nanophytoplancon, expliquant le maximum exceptionnel de diatomées, ainsi que les valeurs respectivement moins, plus et moins élevées observées pour leurs rapports de constitution C :N, C :P et C :Si cette année-là.



FIG. 12.5 – Evolutions saisonnières des rapports moyens de constitution interne C :N, C :P et C :Si dans la couche 0-200m et sur tout le domaine pour les trois groupes de phytoplancton et les 7 années de la période future. Les gammes de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle sont indiquées en gris.



FIG. 12.6 – Evolutions saisonnières des rapports moyens entre COD, NOD et POD dans la couche 0-200m et sur tout le domaine pour les 7 années de la période future. Les gammes de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle sont indiquées en gris.

12.2.3 La matière organique dissoute et particulaire

Les quantités de particules organiques de petite et grande tailles dans la zone euphotique varient extrêmement peu entre les périodes actuelle et future, avec une très légère augmentation de la quantité de particules de petite taille (moins de 0.3%, Tab. 12.1), liée à l'augmentation de la biomasse carbonée totale (+3%) et à l'affaiblissement de la convection océanique. L'évolution des particules de grande taille, provenant de la mortalité du mésozooplancton, suit l'évolution de ce groupe planctonique (Fig. 12.2). Les valeurs observées pendant l'année varient dans la même gamme que celles observées pour la période actuelle, tant pour les petites que pour les grandes particules. En particulier, la contribution des particules de petite taille à la matière organique particulaire totale reste largement majoritaire (99.5 %, Tab. 12.1)

Les concentrations de matière organique dissoute dans la zone euphotique augmentent entre les années des périodes actuelle et future (+17% pour la concentration en COD, Tab. 12.1). Ceci s'explique en partie par leur moindre diminution en hiver lors de la convection hivernale (Fig.12.2), plus faible lors des années futures, et par l'augmentation de l'exsudation de matière organique dissoute par le phytoplancton. Par ailleurs, la concentration en COD augmente nettement pendant la période stratifiée, à partir de juin. Au contraire, pour le NOD et le POD, les valeurs obtenues à cette période rejoignent progressivement la gamme de valeurs obtenues lors de la période actuelle. La plus forte exsudation phytoplanctonique de COD que de NOD et de POD, résultant de la limitation en nutriments, pourrait expliquer en partie ces évolutions différentes du COD, du NOD et du POD à la fin de l'année. Comme pour la période actuelle, le COD représente le principal "stock" de carbone organique marin, représentant 79% de la masse organique totale (phytoplancton + zooplancton + bactéries + COD + particules) dans cette zone.

Les rapports entre les concentrations en COD, NOD et POD sont présentés sur la Fig. 12.6. Les rapports COD :NOD et COD :POD sont plus élevés dans la période future que dans la période actuelle pendant la majeure partie de l'année, suggérant un accroissement du contrôle de la croissance bactérienne par l'azote et le phosphore. Le rapport NOD :POD est lui aussi plus élevé, indiquant que pour nos simulations, le contrôle de la croissance bactérienne par la disponibilité en phosphore serait prépondérant sur celui de l'azote, comme pour la période actuelle, et augmenterait entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle.

12.2.4 Le plancton hétérotrophe

La biomasse carbonée du zooplancton augmente entre les périodes actuelle et future (+9%). 61% de cette augmentation est due à l'augmentation de la biomasse du nanozooplancton (+17%), elle-même attribuable en partie à l'augmentation de la biomasse des bactéries, qu'il consomme (Tab. 5.1). L'augmentation de la biomasse du mésozooplancton (+6%) représente 31% de l'augmentation totale. Les variations des contributions de chaque groupe à la biomasse zooplanctonique totale varient peu entre la période actuelle et future (moins de 3% de variation, Tab. 12.1). Par ailleurs, la variabilité interannuelle de la biomasse de chaque groupe reste faible dans la période future.

La biomasse carbonée des bactéries augmente de 15% entre les périodes actuelle et future, en conséquence de l'augmentation de la disponibilité en matière organique dissoute. La variabilité interannuelle de la biomasse bactérienne reste faible dans la période future. De même que lors de la période actuelle, les bactéries n'absorbent jamais d'ammonium mais en excrètent, elles jouent donc toujours un rôle de reminéralisateur vis-à-vis de l'azote. La fraction de NOD absorbé par les bactéries et rejetée sous forme d'ammonium passe de 76% à 74% entre les deux périodes, alors que la fraction de POD absorbé et rejeté sous forme de phosphate passe de 45% à 40%. De plus, les bactéries continuent à absorber du phosphate entre mi-avril et mioctobre. Cette absorption augmente de 163%, alors que celle de POD augmente de 14%. Ces résultats mettent en évidence l'intensification du contrôle de la croissance bactérienne par les disponibilités en phosphore et en azote d'ici la fin du XXIème siècle, avec une prépondérance accrue du contrôle par le phosphore par rapport à l'azote.

Entre les périodes actuelle et future, les contributions du zooplancton et des bactéries à la biomasse carbonée totale augmentent en moyenne de 2 et 1 % respec-

tivement.

12.3 Influence du changement climatique sur les processus biogéochimiques

Nous nous intéressons dans cette partie à l'influence du changement climatique sur quelques processus biogéochimiques primordiaux pour la compréhension de l'écosystème de Méditerranée nord-occidentale. Le Tab. 12.2 présente la variabilité interannuelle dans la période future de ces processus biogéochimiques et les variations moyennes par rapport à la période actuelle.

12.3.1 La production primaire brute

L'évolution saisonnière de la PPB pour les 7 années de la période future est présentée sur la Fig. 12.7. Cette évolution suit l'évolution de la biomasse phytoplanctonique décrite précédemment, notamment en ce qui concerne le maximum printanier de PPB, plus précoce en moyenne que pendant la période actuelle. Entre janvier et septembre, la PPB pour les années futures est moyenne supérieure à celle obtenue pour la période actuelle, avec des augmentations absolues similaires pour les trois saisons (hiver, printemps et été, Tab. 12.2). Cependant, en valeurs relatives, la PPB hivernale (janvier-mars) augmente nettement plus (54%, Tab. 12.2), en raison principalement du démarrage plus précoce du développement phytoplanctonique. Le maximum de PPB augmente aussi très légèrement (+6%), et présente une variabilité interannuelle équivalente à celle observée pour la période actuelle (7%). La PPB augmente également au printemps et en été, en raison de la forte augmentation de la température à cette période d'ici la fin du XXIème siècle.

Globalement, malgré la diminution de la disponibilité en nutriments induite par l'affaiblissement de la convection océanique, le bilan annuel de PPB totale augmente en moyenne de 48 gC m⁻²an⁻¹, soit 19%, entre les périodes actuelle et future. Sa variabilité interannuelle reste limitée (3%). Le terme de dépendance à la température dans l'équation de la PPB est de la forme $Q10 \binom{T-T1}{T2}$, avec $Q10_{ppb} = 2.0, T1 = 20^{\circ}$ C et $T2 = 10^{\circ}$ C (cf section 5.1.1). En considérant une augmentation de 3.4°C de la température annuelle dans la couche 0-200 m, on obtiendrait en théorie une augmentation de 27% de la PPB. La différence entre cette valeur et l'augmentation effective de 19% pourrait s'expliquer par la diminution de la disponibilité en nutriments entre les périodes actuelle et future. Ce résultat confirme donc l'hypothèse selon laquelle l'augmentation de la PPB est attribuable à l'augmentation de la température de la zone euphotique, et met en évidence un renforcement du contrôle de la production primaire par la disponibilité en nutriments d'ici la fin du XXIème siècle.



FIG. 12.7 – Evolutions saisonnières de la production primaire brute PPB, de la respiration, et du métabolisme net (PPB - respiration) moyennés sur tout le domaine, pour les 7 années de la période future (gC m⁻²jour⁻¹). Les gammes de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle sont indiquées en gris.

Variable	Unité	Résultats du modèle						Variabilité			Evolution	
		2073	2074	2076	2084	2085	2086	2093	Moy.	$\sigma~(\%)$	gamme	
T_{moy}	°С	19.2	19.0	19.3	19.3	19.1	19.4	20.1	19.3	2	19.0 - 20.1	3.4 (+21%)
CMO_{moy}	m	46	71	45	71	93	69	48	63	28	45 - 93	-67 (-52%)
$SURF_{NO_3}$	$10^3 \mathrm{km}^2$	66	123	7	138	140	109	38	89	59	7 - 140	-41 (-32%)
PPB _{tot}	$gC m^{-2}an^{-1}$	288	288	297	296	300	313	288	296	3	288 - 313	48 (+19%)
PPN_{tot}	$gC m^{-2}an^{-1}$	118	121	121	119	127	131	115	122	4	115 - 131	11 ~(+10%)
PPB_{max}	$gC m^{-2} jour^{-1}$	1.50	1.53	1.43	1.45	1.67	1.58	1.34	1.50	7	1.34 - 1.67	0.1~(+6.4%)
PPB_{JFM}	$\rm gC~m^{-2}$	41.6	33.8	46.1	41.8	36.0	41.0	41.1	40.2	10	33.8 - 46.1	14.1 (+54%)
PPB_{AMJ}	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	109.2	110.4	107.8	110.6	119.5	120.2	106.3	112.0	5	106.3 - 120.2	13.5(+14%)
PPB_{JAS}	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	97.4	101.3	99.7	105.1	104.5	107.5	101.1	102.4	3	97.4 - 107.5	15.9 (+18%)
PPB_{OND}	${ m gC}~{ m m}^{-2}$	39.7	42.2	43.2	38.3	40.3	44.2	39.5	41.1	5	38.3 - 44.2	4.6 (+12%)
PPB_{dia}	$gC m^{-2}an^{-1}$	13.3	11.6	10.0	28.1	13.1	17.3	63.9	22.5	86	10.0 - 63.9	3.4 (+18%)
PPB_{nano}	$gC m^{-2}an^{-1}$	228.2	230.0	238.6	221.4	245.9	250.1	174.2	226.9	11	174.2 - 250.1	25.9~(+13%)
PPB_{pico}	$gC m^{-2}an^{-1}$	46.4	46.1	48.2	46.2	41.4	45.6	50.0	46.3	6	41.4 - 50.0	$18.5 \ (+67\%)$
$%PPB_{dia}$	% de PPB _{tot}	4.6	4.0	3.4	9.5	4.4	5.5	22.2	7.7	γ	3.4 - 22.2	0%
$%PPB_{nano}$	% de PPB _{tot}	79.3	79.9	80.4	74.9	81.9	79.9	60.5	76.7	γ	60.5 - 81.9	-4.4%
$\% PPB_{pico}$	$\%$ de PPB_{tot}	16.1	16.0	16.2	15.6	13.8	14.6	17.3	15.7	1	13.8 - 17.3	+4.4%
RESP _{tot}	$gC m^{-2}an^{-1}$	275	275	282	274	280	291	273	279	2	273 - 291	47 (20%)
META	$gC m^{-2}an^{-1}$	12.7	12.5	14.4	22.0	20.0	21.9	15.6	17.0	25	12.5 - 22.0	1.3~(+8.3%)
$\text{EXP}_{C,tot}$	$gC m^{-2}an^{-1}$	7.7	38.2	18.5	19.8	39.7	28.0	17.3	24.2	48	7.7 - 39.7	-1.0 (-3.9%)
EXP_{COP}	$gC m^{-2}an^{-1}$	7.1	12.5	6.5	8.6	14.5	10.6	7.6	9.6	31	6.5 - 14.5	-0.7 (-6.8%)
EXP_{COD}	$gC m^{-2}an^{-1}$	0.7	25.7	12.0	11.3	25.2	17.4	9.7	14.6	61	0.7 - 25.7	-0.3 (-2.0%)
$\% EXP_{COD}$	$\%$ de $EXP_{C,tot}$	8.6	67.3	64.7	56.8	63.5	62.3	55.8	54.2	21	8.6 - 67.3	-3.2%
e-ratio	% de PPB _{tot}	2.7	13.3	6.2	6.7	13.2	8.9	6.0	8.2	4	2.7 - 9.0	-2.0%
ABS_N	$gN m^{-2}an^{-1}$	29.7	29.4	29.7	30.3	30.6	32.0	31.8	30.5	3	29.4 - 32.0	3.4 (+13%)
f-ratio	$\% \ de \ ABS_N$	47.8	49.2	47.1	50.2	52.4	51.7	49.9	49.8	4	47.1 - 52.4	-0.8%
NITRIF	$gN m^{-2}an^{-1}$	11.9	12.1	12.1	11.8	12.6	12.7	12.2	12.2	3	11.8 - 12.7	1.0(+9.0%)

TAB. 12.2 – Variabilité interannuelle et évolution des caractéristiques hydrodynamiques et des processus biogéochimiques pour la période future. Valeur pour chaque année et 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 CO₂ 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_{COD}), le *e-ratio* annuel, l'absorption d'azote (ABS_N), le *f-ratio* annuel et le bilan annuel de nitrification (NITRIF). La dernière colonne correspond à la différence entre les valeurs moyennes du présent et celle du futur, le changement relatif (en %) étant indiqué en italiques.

La PPB augmente pour chaque groupe de phytoplancton (Tab. 12.2). On observe cependant une augmentation relative de la PPB du picophytoplancton particulièrement importante (+67%, Tab. 12.2), qui explique l'augmentation sensible de la biomasse de ce groupe observée précedemment (Tab. 12.1). La contribution des diatomées à la PPB reste stable par rapport à la période actuelle, mais présente une très forte variabilité interannuelle (86%). En revanche, en valeurs relatives, la contribution du picophytoplancton à la PPB augmente légèrement (+4%), celle du nanophytoplancton diminuant de façon équivalente, et leur variabilité interannuelle est nettement plus faible (respectivement 6 et 11%).

12.3.2 L'absorption d'azote

Le bilan annuel de l'absorption d'azote augmente entre la période actuelle et la période future (+13%, Tab. 12.2). L'évolution du rapport entre l'absorption de nitrate et l'absorption totale d'azote, le *f-ratio*, est montrée sur la Fig. 12.8. A partir du mois de décembre, le *f-ratio* est en moyenne plus faible pour les années futures que pour la période actuelle, avec une diminution nette entre décembre et février. En moyenne, l'absorption de nitrate représente 49.8% de l'absorption totale d'azote, soit une diminution de 0.8% par rapport à la période actuelle (Tab. 12.2). De plus, le bilan annuel de nitrification augmente également entre les deux période (+9%, Tab. 12.2). L'écosystème semble donc s'orienter vers une production davantage régénérée. Ce résultat est cohérent avec l'augmentation du développement du picophytoplancton résultant de l'augmentation de l'excrétion d'ammonium par les bactéries.

12.3.3 La fixation et le rejet de CO_2

Nous avons vu que le bilan de PPB augmente entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle. Par ailleurs, le bilan de la respiration augmente également, en particulier en période stratifiée (Fig. 12.7). Le bilan annuel de respiration totale augmente en moyenne de 47 gC m⁻²an⁻¹, soit de 20%, entre les périodes actuelle et future (Tab. 12.2). Cette valeur d'augmentation de la respiration est très cohérente avec les résultats d'une étude très récente [*Vasquez-Dominguez et al.*, 2007] qui montre que, pour un réchauffement des eaux de 2.5°C, le taux de respiration de la communauté planctonique augmente d'environ 23% dans un système côtier de Méditerranée nord-occidentale.

L'augmentation de la respiration est pratiquement égale à celle de la PPB (+48 gC m⁻²an⁻¹), et est due essentiellement à l'augmentation de la respiration bactérienne (+41 gC m⁻²an⁻¹, soit 87% de l'augmentation totale). A l'échelle annuelle, la contribution de la respiration bactérienne à la représentation totale représente 75% dans la période future, contre 73% dans la période actuelle.

Malgré l'augmentation de la PPB et en raison de l'intensification de l'activité bactérienne, le métabolisme net évolue très peu entre les périodes actuelle et future : l'écosystème est un puits de CO₂ dissous de 17 gC m⁻²an⁻¹ dans la période future, contre 16 gC m⁻²an⁻¹ dans la période actuelle. D'après ces résultats, l'écosystème pélagique de Méditerranée nord-occidentale représenterait donc une zone "puits" pour le CO₂ dissous, tant à la fin du XXIème siècle que dans la période actuelle.



FIG. 12.8 – Evolution saisonnière du *f-ratio* moyenné sur tout le domaine, pour les 7 années de la période future (gC m⁻²jour⁻¹). La gamme de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle est indiquée en gris.

12.3.4 L'exportation de matière organique

Malgré l'affaiblissement de la convection hivernale, le bilan de l'exportation de carbone organique vers les profondeurs diminue très faiblement entre les périodes actuelle et future (-1 gC m⁻²an⁻¹, soit -4%, Tab. 12.2). Cette diminution peut sembler faible mais elle est parfaitement en accord avec les résultats d'une simulation couplée à l'échelle globale [*Bopp et al.*, 2001] qui prévoit, pour les latitudes moyennes, une diminution de l'ordre de 5% de l'exportation de matière organique vers les profondeurs.

L'évolution saisonnière de l'exportation de carbone organique particulaire (détritus + phytoplancton + zooplancton + bactéries) et dissous (Fig. 12.9) ne présente pas de différences notables entre les deux périodes. La plus grande partie de l'exportation a lieu entre janvier et juin pour les deux périodes. Le bilan annuel de l'exportation de COP diminue en moyenne de 7%, et celle du COD de 2%. L'augmentation de la biomasse carbonée et de la quantité de COD compensent donc l'affaiblissement de la convection océanique. La plus faible diminution pour le COD s'explique par la plus forte augmentation de la quantité totale de COD (+17% soit +4.9 gC m⁻² en moyenne annuelle) par rapport à celle du COP (+1%, soit +0.12 gC m⁻² en moyenne annuelle). La variabilité interannuelle de ces exportations augmente entre la période actuelle et future, notamment en ce qui concerne le COD.

Etant donné que le bilan annuel de PPB augmente entre les périodes actuelle et future, la part de la PPB exportée vers le fond diminue légèrement, passant de 10 à 8% entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle.



FIG. 12.9 – Evolutions saisonnières des exportations de matière organique particulaire et dissoute moyennées sur tout le domaine, pour les 7 années de la période future. Les gammes de valeurs obtenues pour les 7 années de la période actuelle sont indiquées en gris

12.3.5 Conclusion

La comparaison des résultats obtenus lors des 7 années des périodes actuelle et future nous a permis d'évaluer l'influence du changement climatique sur l'évolution saisonnière et la composition de l'écosystème planctonique pélagique en Méditerranée nord-occidentale, sous les hypothèses du scénario A2.

La disponibilité en nutriments diminue entre la période actuelle et la fin du XXIème siècle, en raison de l'affaiblissement de la convection océanique profonde. Paradoxalement, la biomasse chlorophyllienne augmente, en raison de l'augmentation de la production primaire liée à la hausse de la température dans la zone euphotique. Le contrôle de la production primaire par les disponibilités en azote et surtout en phosphore s'intensifie, alors que le contrôle par la disponibilité en silicium semble diminuer. En conséquence de la plus faible disponibilité en nutriments, l'exsudation phytoplanctonique de COD augmente, et la biomasse carbonée phytoplanctonique diminue (-3%). Cette augmentation de la concentration en COD favorise la croissance bactérienne, contrôlée davantage que dans la période actuelle, comme le développement phytoplanctonique, par les disponibilités en azote mais surtout en phosphore. L'excrétion bactérienne d'ammonium augmente, favorisant le développement estival du picophytoplancton. Par conséquent, la part de la production primaire liée à la production régénérée augmente. La hausse du rejet de CO_2 dissous dû à la respiration, résultant en grande partie de la hausse de la respiration bactérienne, compense presque exactement l'augmentation de la PPB : la quantité nette de CO_2 fixée au cours du cycle annuel par le système n'augmente que très légèrement. Enfin, l'exportation de carbone organique vers les couches profondes de la Méditerranée nord-occidentale diminue peu, l'affaiblissement de la convection océanique étant compensé par l'augmentation des quantités de carbone organique dissous et particulaire. Nos résultats montrent en effet une légère augmentation de la biomasse carbonée totale, avec une contribution accrue du plancton hétérotrophe.

Il est intéressant de constater que le modèle couplé prévoit certaines évolutions dans les dynamiques trophiques de la communauté planctonique qui sont prévues dans le cadre du changement climatique, et en particulier l'effet d'un contrôle acru des diatomées par la prédation du mésozooplancton en période hivernale et printanière.

Rappelons que l'évolution des concentrations en nutriments sur les 100 prochaines années, liée à celle des apports terrestres et atmosphériques, n'a pas été prise en compte dans cette étude. De plus, ce travail s'appuie sur une simulation de grande échelle, réalisée avec un modèle océanique et un modèle atmosphérique particuliers, sous les hypothèses d'un scénario de changement climatique particulier. Notons tout de même que d'autres études [*Thorpe and Bigg*, 2000; *Bozec*, 2006] prévoient également un affaiblissement de la convection et une augmentation de la température au cours du XXIème siècle. Si l'intensité de la réponse du modèle biogéochimique peut varier en fonction des modèles atmosphériques, on peut tout de même s'attendre à ce que cette réponse aille dans le même sens que celle obtenue ici.

Enfin, les incertitudes liées au modèle biogéochimique sont également à prendre

en compte. En effet, lors de l'étude de l'année de référence, nous avons montré que ce modèle présentait certains points faibles. De plus, les formulations et les paramétrisations des processus ne permettent pas au modèle de représenter tous les changements qui pourraient intervenir dans l'écosystème en réponse à l'évolution du climat : adaptation des espèces à l'augmentation de la température, apparition de nouvelles espèces, etc. Il est en outre nécessaire de pouvoir s'assurer que le modèle est adapté au différents régimes trophiques que l'écosystème peut rencontrer. Ces résultats constituent donc une première étape de l'étude de la réponse de l'écosystème planctonique pélagique au changement climatique, cependant, un travail approfondi de validation et de calibration du modèle est encore nécessaire.