



HAL
open science

Variabilité biooptique à différentes échelles spatiales et temporelles dans l'Atlantique nord-est : interprétations biogéochimiques

Davy Merien

► **To cite this version:**

Davy Merien. Variabilité biooptique à différentes échelles spatiales et temporelles dans l'Atlantique nord-est : interprétations biogéochimiques. Autre. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2003. Français. NNT: . tel-00004148

HAL Id: tel-00004148

<https://theses.hal.science/tel-00004148>

Submitted on 12 Jan 2004

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**THESE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE (PARIS IV)**
en
Océanographie

présentée par
Davy Merien

pour obtenir le grade de Docteur de l'université Pierre et Marie Curie

Sujet de la thèse

**Variabilité biooptique à différentes échelles spatiales et temporelles dans
l'Atlantique nord-est : interprétations biogéochimiques.**

Soutenue le 25 septembre 2003 devant le jury composé de :

Monsieur R. Fauzi C. MANTOURA - Rapporteur
Monsieur Yves DANDONNEAU - Rapporteur
Madame Annick BRICAUD - Examinatrice
Monsieur Alain SALIOT - Examineur
Monsieur Laurent MEMERY - Examineur
Monsieur Hervé CLAUSTRE - Directeur de thèse

Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-Sur-Mer (L.O.V.)

Observatoire Océanologique de Villefranche-Sur-Mer (O.O.V.)

RESUME

Cette étude a été motivée par la nécessité de pouvoir décrire la variabilité biogéochimique avec la même résolution que les paramètres physiques. Des profileurs optiques ont permis de mesurer à haute fréquence les propriétés optiques inhérentes dans la colonne d'eau. Par comparaison avec des données discrètes acquises simultanément à nos mesures, les coefficients optiques à des longueurs d'onde précises ont été convertis en grandeurs biogéochimiques quantitatives. Nous avons estimé la concentration en chlorophylle *a* et en carbone particulaire total ainsi que la répartition verticale de la matière organique dissoute colorée (CDOM). La nature qualitative du matériel particulaire et dissous a été abordée en combinant différents coefficients optiques ainsi qu'en analysant leur dépendance spectrale. En préalable aux campagnes dans l'Atlantique nord (campagnes POMME), une expérience en milieu contrôlé a été menée sur une population d'organismes phytoplanctoniques calcifiants (*Emiliana huxleyi*) afin de caractériser ses propriétés biooptiques ainsi que leurs modifications consécutives à une augmentation de la pCO₂ atmosphérique du niveau actuel (360 ppm) au niveau prévu pour la fin du siècle (700 ppm). Lors des campagnes entre le Portugal continental et les Açores nous avons effectué le suivi biooptique de la variabilité à méso-échelle à trois périodes clés de l'année : fin de l'hiver, printemps et fin de l'été. L'observation à haute résolution de la colonne d'eau a permis de mettre en évidence certaines relations entre les caractéristiques hydrologiques et biogéochimiques. Le déploiement de nos instruments le long de radiales avec un système tracté autorisant une résolution de 2 milles (Tow-Yo) a conduit à préciser l'influence des structures tourbillonnaires de moyenne échelle.

Mots Clés : biooptique, biogéochimie, indice de réfraction, ac-9, ECO-VSF, Tow-Yo, méso-échelle, sub-méso-échelle, POMME, CDOM, pCO₂, *Emiliana huxleyi*

ABSTRACT

This study has been driven by necessity to be able to describe biogeochemical variability on the same resolution as physical parameters. Optical profilers were used to measure high frequency inherent optical properties of the water column. Comparison to discrete samples collected simultaneously with our data allows us to convert IOPs at one wavelength into biogeochemical quantities. We have estimated chlorophyll *a*, total particulate carbon concentrations and the vertical distribution of colored dissolved organic matter (CDOM). The qualitative nature of particulate and dissolved matter has been studied combining several optical coefficients or analyzing their spectral dependency. In a laboratory experiment, a population of calcifying organisms (*Emiliana huxleyi*) was cultured under controlled conditions to characterize its optical properties and evolution after increasing atmospheric pCO₂ from actual level (360 ppm) to the level predicted for the end of the century (700 ppm). During three campaigns between continental Portugal and Azores, we mapped biooptical mesoscale variability over three seasonally important periods : end of winter, spring and end of summer. High resolution observations have evidenced several relationships between the hydrological and biogeochemical characteristics of water column. In addition, instrumental deployment along transects using a towed undulating system (Tow-Yo, 2 nm resolution) has lead to a better understanding of the influence of mesoscale eddies.

Keywords : biooptical, biogeochemical, refractive indices , ac-9, ECO-VSF, Tow-Yo, mesoscale, sub-mesoscale, POMME, CDOM, pCO₂, *Emiliana huxleyi*

Remerciements...

4 ans plus tard j'écris enfin ces quelques lignes qui présagent d'une fin prochaine de « l'aventure » ; comme ce n'est, à mon sens, pas l'exercice le plus facile, je ferais court.

Depuis que j'ai orienté mes études vers l'océanographie, j'attendais de me retrouver sur un bateau (malheureusement en fer mais on n'a pas le choix) à flotter au milieu de l'océan pour comprendre ce qu'il s'y passe. J'ai eu le droit à mes 126 jours à différentes saisons ; alors rien que pour ça : Merci à Hervé Claustre ! Je lui suis aussi reconnaissant de la confiance qu'il m'a témoignée en me laissant « gérer » le travail à la mer ainsi que d'avoir « jouer le jeu » par la suite.

Merci aux membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ces 4 années de travail : Annick Bricaud, Alain Saliot, Yves Dandonneau, Fauzi Mantoura et Laurent Mémary.

Je dois aussi remercier Louis Prieur d'avoir accepté de me faire bénéficier de l'infrastructure du L.P.C.M. devenu par la suite le L.O.V. sous la direction de Louis Legendre qui m'a permis de finir mes 3 années de financement dans ces locaux.

Dans le désordre, gros merci à Kadija pour m'avoir passé la main ; à Bernard pour les maths et la programmation ; à Marie-Paul pour Windows et les virus ; à Francis pour tous les cotés techniques... et il y en a ; à Martine pour sa patience face à ma maîtrise de la bibliothèque ; et merci à tous ceux à qui j'ai posé une ou plusieurs question(s) en quatre ans et à laquelle ils ont répondu en prenant sur leur temps quelque soit son niveau d'intérêt (je ne les citerais pas, j'ai pas noté les noms...).

Et puis surtout, merci à tous ceux avec qui j'ai discuté d'autre chose que du boulot autour d'un café, une bière, un rhum, ou encore en faisant voler un petit planeur dans la vallée ou en se promenant au fond d'un canyon, etc. Et à propos de ça : spéciale dédicace aux Kanakiens, Bretons, Molénais, St-Pierre-et-Miquelonais, etc qui peuplent et font vivre les gros bateaux en fer qui nous servent bien !!!

Et puis pour la fin, il y a la Famille qui m'a relayé quand je vivais un de mes rêves en prenant soin de mon modèle réduit préféré et de celle avec qui je partage mon pain quotidien ; on choisi ces copains mais rarement sa famille... moi je suis plutôt bien tombé : MERCI !

A Sandrine et Léon.

Table des Matières

Introduction Générale	1
I / Rappels d'optique marine utiles pour l'estimation de grandeurs biogéochimiques	7
I.1) Définitions	7
I.1.1. Propriétés Optiques Inhérentes	9
I.1.2. Influences des particules sur les IOP	11
I.1.2.a - Détermination expérimentale	12
I.1.2.b - Prédiction des facteurs d'efficacité	13
✓ Approximation de Van de Hulst	15
I.2) Variations de a et b en océan ouvert	17
I.2.1. Absorption (a)	17
I.2.1.a - Eau	17
I.2.1.b - Cellules phytoplanctoniques	19
I.2.1.c - Matière particulaire non algale (NAP)	20
I.2.1.d - Matière organique dissoute colorée	21
I.2.2. Diffusion (b)	22
I.2.2.a - Molécules d'eau	22
I.2.2.b - Matériel particulaire	23
(i) Influence de l'indice de réfraction	23
(ii) Influence de la taille	27
I.3) Estimation de grandeurs biogéochimiques	29
I.3.1. Concentrations et Coefficients spécifiques	29
I.3.2. Estimateur de la taille moyenne des particules	30
II / Matériel & Méthodes	33
II.1) Programme Océan Multidisciplinaire Méso Echelle (POMME)	33
II.1.1. Conditions hydrologiques du bassin est de l'Atlantique nord - Choix de la zone d'étude	33
II.1.2. Choix du nombre de campagnes	35
II.1.2.a - L'hiver : initialisation du système.	35
II.1.2.b - Le printemps : début de stratification et initialisation de la floraison	35
II.1.2.c - La fin de l'été : période de stratification maximale	35
II.1.3. Organisation des campagnes	37
II.1.3.a - Leg1	37
II.1.3.b - Leg2	38
II.2) Mesures discrètes	38
II.2.1. Mesure d'absorption sur filtre (LICOR)	38
II.2.2. Pigments	39
II.2.2.a - Profondeur euphotique (Z_c)	40
II.2.2.b - Proportion des différentes classes de tailles	40
II.2.2.c - Indice de taille Pigmentaire (ITP)	40
II.2.3. Compteur optique de particules (HIAC)	41
II.2.4. Carbone	42
II.2.4.a - Carbone Particulaire Total - TPC	42
II.2.4.b - Carbone Organique Total - TOC	42
II.3) Profondeur de couche de mélange (Z_m)	43
II.4) Instruments Optiques	43
II.5) Traitement des données optiques	45
II.5.1. Coefficients d'absorption et d'atténuation	45
II.5.1.a - Calibration absolue (WETLabs®)	45
II.5.1.b - Correction T-S	45
II.5.1.c - Correction de la diffusion	47

II.5.1.d - Recalibration-----	47
II.5.1.e - Intercalibration entre les 2 ac-9-----	51
II.5.1.f - Normalisation des spectres-----	55
II.5.2. Rétrodiffusion-----	55
II.5.2.a - ECO Digital (650 nm)-----	55
II.5.2.b - LSS-----	56
III / Validations des relations optique-biogéochimie-----	57
III.1) Evaluation des stocks-----	57
III.1.1. $a_t(676)$ et chlorophylle a (Chl a)-----	57
III.1.1.a - Existence d'un lien entre $a_t(676)$ et présence de chlorophylle-----	57
III.1.1.b - Etablissement de la relation $[Chl a]=f[a_t(676)]$ -----	59
III.1.2. $c_t(555)$ et Carbone Particulaire Total (TPC)-----	61
III.1.2.a - Atténuation et charge en particules-----	61
III.1.2.b - Etablissement de la relation $[TPC]=f[c_t(555)]$ -----	63
III.1.3. Carbone organique dissous-----	65
III.1.3.a - CDOM vs DOC-----	65
III.1.3.b - Etablissement d'une relation entre DOC et $c_{CDOM}(412)$ -----	65
III.2) Nature des Stocks estimés par les grandeurs optiques-----	67
III.2.1. Diamètre moyen et spectre d'atténuation-----	67
III.2.2. Conversion du signal du LSS en $b_b(650)$ -----	69
III.2.3. Déconvolution spectrale de l'absorption totale-----	69
III.2.3.a - Formulation de la déconvolution-----	70
(i) Rappel de la méthode originale (Bricaud et Stramski, 1990)-----	70
(ii) Adaptation aux profileurs in-situ-----	71
III.2.3.b - Validation de la méthode-----	73
III.2.4. Pente du spectre d'absorption phytoplanctonique-----	76
III.2.5. Significativité des paramètres extraits des mesures in situ-----	76
IV / Etude des propriétés biooptiques et des caractéristiques cellulaires d'<i>Emiliana huxleyi</i> cultivée en milieu contrôlé : influence de la calcite et dépendance par rapport à pCO_2-----	79
IV.1) Le choix d'<i>Emiliana huxleyi</i>-----	79
IV.2) Matériels et méthodes-----	81
IV.2.1. Conditions de culture-----	81
IV.2.2. Paramètres cellulaires-----	82
IV.2.2.a - Concentration et spectre de taille des particules.-----	82
IV.2.2.b - Concentration en carbone total et organique-----	82
IV.2.2.c - Concentration en pigments-----	83
IV.2.3. Paramètres optiques-----	83
IV.2.3.a - Principe et réalisation des mesures-----	83
IV.2.3.b - Détermination des coefficients optiques-----	85
IV.3) Résultats et Discussion-----	87
IV.3.1. Acclimatation des cultures-----	87
IV.3.1.a - Croissance cellulaire-----	87
IV.3.1.b - Production de carbone-----	89
IV.3.2. Diffusion-----	91
IV.3.2.a - Dépendance spectrale des coefficients de diffusion et d'atténuation-----	91
IV.3.2.b - Variations du coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a -----	91
IV.3.2.c - Influence de la calcite sur les phénomènes de diffusion-----	93
(i) Augmentation du diamètre par la présence d'une coccosphère autour de la cellule nue-----	93
(ii) Diffusion par les coccolithes libres-----	95
IV.3.2.d - Augmentation de pCO_2 -----	97
IV.3.2.e - Estimateur de la pente du spectre et taille moyenne de la population-----	99
IV.3.3. Absorption-----	103
IV.3.3.a - Dépendance spectrale du coefficient d'absorption-----	103
IV.3.3.b - Coefficients spécifiques d'absorption et pigments accessoires-----	103
IV.3.3.c - Discussion sur l'adaptation pigmentaire-----	105
IV.3.3.d - Pente du spectre d'absorption phytoplanctonique-----	107

(i) Influence des pigments accessoires sur la pente de $a_{\phi}(\lambda)$ -----	107
(ii) Variations circadiennes de $S_{a\phi}$ et PPC/PSC -----	109
IV.4) Conclusions -----	110
✓ Proxies optiques de propriétés biologiques ou biogéochimiques -----	110
✓ Influence éventuelle de l'augmentation de la pCO_2 sur les populations naturelles d' <i>Emiliania huxleyi</i> -----	111
<i>V / Evolutions biogéochimiques et biooptiques à l'échelle saisonnière dans la zone POMME -----</i>	<i>113</i>
V.1) Variabilité des forçages météorologiques -----	115
V.1.1. Paramètres météorologiques à l'interface air-mer -----	115
V.1.2. Répercussion des conditions météorologiques sur la colonne d'eau -----	117
✓ Extension de la couche de mélange et croissance phytoplanctonique -----	117
V.1.3. Premières observations d'une réponse biogéochimique aux forçages saisonniers -----	119
V.1.3.a - Covariation des stocks sur la verticale -----	119
V.1.3.b - Pente de la relation $a_t(676)$ _vs_ $c_t(555)$ -----	120
V.2) Evolutions quantitatives des stocks particulaires et dissous -----	123
V.2.1. Matière végétale : Chlorophylle a -----	123
V.2.2. Carbone particulaire -----	125
V.2.3. Matière organique dissoute colorée -----	127
V.2.4. Synthèse : Réponse des principaux stocks biogéochimiques -----	127
V.2.4.a - Absence de bloom phytoplanctonique dans la zone d'étude -----	127
V.2.4.b - Réactivité des compartiments particulaire et phytoplanctonique -----	129
V.2.4.c - Dynamique du matériel dissous coloré (CDOM) -----	131
(i) Décorrélation entre le CDOM et le carbone organique dissous (DOC) -----	131
(ii) Production de CDOM -----	133
V.3) Nature des assemblages particuliers observés dans la zone d'étude -----	135
V.3.1. Evolution du compartiment phytoplanctonique dans le carbone particulaire -----	135
V.3.2. Caractéristiques spectrales des IOP -----	139
V.3.2.a - Absorption -----	139
V.3.2.b - Diffusion / Atténuation -----	139
V.3.3. Evolution de la taille moyenne de l'assemblage particulaire -----	141
V.3.3.a - Distribution de taille des assemblages particuliers -----	143
V.3.3.b - Eté : Nature des stocks et taille des particules -----	143
V.3.4. Absorption phytoplanctonique -----	145
V.3.4.a - Part de l'absorption phytoplanctonique à l'absorption totale à 440 nm -----	145
V.3.4.b - Adaptation pigmentaire ($S_{a\phi}$) -----	147
V.3.5. Matériel particulaire détritique vs vivant -----	149
V.3.5.a - Probabilité de rétrodiffusion -----	149
V.3.5.b - Indice de réfraction du matériel particulaire -----	150
V.3.6. Synthèse : Succession saisonnière des assemblages particuliers -----	150
V.4) Résumé : Influence du cycle saisonnier sur l'évolution des assemblages particuliers	153
<i>VI / Variabilité méso-échelle des propriétés biooptiques et biogéochimiques dans la zone d'étude -----</i>	<i>157</i>
VI.1) Circulation à moyenne échelle et répartition des variables biogéochimiques -----	159
VI.1.1. Localisation des structures tourbillonnaires : résultats d'analyse des modèles -----	159
VI.1.2. Répartition spatiale des variables mesurées -----	161
VI.1.2.a - Température et Excès de densité -----	161
VI.1.2.b - Chlorophylle a et Carbone particulaire -----	163
VI.2) Hiver : Prédominance des forçages météorologiques -----	165
VI.2.1. Structures types : Anticyclone - Front - Cyclone -----	165
VI.2.1.a - Caractéristiques hydrologiques -----	165
VI.2.1.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques -----	165
VI.2.1.c - Synthèse : influence relative des structures tourbillonnaires -----	171
VI.2.2. De l'importance des processus de mélange dans la couche de surface -----	173

VI.2.2.a - Caractéristiques hydrologiques-----	173
VI.2.2.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques-----	173
VI.2.2.c - Synthèse : Décorrélation des paramètres physiques et biogéochimiques-----	177
VI.2.3. Exportation de matériel biogène en profondeur-----	181
VI.2.3.a - Introduction : présence d'un maximum profond à la station 17-----	181
VI.2.3.b - Caractéristiques hydrologiques-----	183
VI.2.3.c - Répartition et nature des stocks biogéochimiques-----	183
VI.2.3.d - Synthèse : origine de la masse d'eau exportée-----	187
VI.3) Printemps : Etablissement de la stratification et développement phytoplanctonique préférentiel ; Diatomées vs Flagellés-----	189
VI.3.1. Caractéristiques hydrologiques-----	191
VI.3.2. Répartition et nature des stocks biogéochimiques-----	191
VI.3.3. Synthèse : Discrimination biooptique des communautés phytoplanctoniques et influence des structures méso-échelles-----	198
VI.3.4. Cas particulier : Station 81, mise en place du système stratifié estival-----	203
VI.4) Été : Homogénéité hydrologique dans la zone POMME-----	203
VI.4.1. Caractéristiques hydrologiques-----	205
VI.4.2. Répartition et nature des stocks biogéochimiques-----	205
VI.4.3. Synthèse : Diminution du gradient vertical dans la structure cyclonique-----	209
VI.5) Résumé-----	211
<i>VII / Variabilité sub-méso-échelle des propriétés biogéochimiques et biooptiques : premières analyses des radiales Tow-Yo-----</i>	213
VII.1) POMME 2 - Situation Printanière-----	213
VII.1.1. Description de la radiale-----	213
VII.1.1.a - Caractéristiques hydrologiques le long de la radiale-----	213
VII.1.1.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques-----	214
VII.1.2. Bilan de la radiale Tow-Yo printanière-----	215
VII.1.2.a - Le transect dans le contexte de l'évolution saisonnière-----	215
VII.1.2.b - Analyse de situation ou de structures particulières-----	218
VII.2) Situation Estivale : Cyclone vs Anticyclone-----	219
VII.2.1. Description de la radiale-----	219
VII.2.1.a - Caractéristiques hydrologiques le long de la radiale-----	219
VII.2.1.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques-----	220
VII.2.2. Bilan de la radiale Tow-Yo estivale-----	224
VII.2.2.a - Concordance avec les tendances saisonnières-----	224
VII.2.2.b - Influence des structures tourbillonnaires en été-----	225
VII.3) Résumé : Intérêt du Tow-Yo-----	226
<i>Conclusion Générale-----</i>	227
<i>Références Bibliographiques-----</i>	233
<i>Annexe_I / Description des Instruments-----</i>	253
<i>Annexe_II / Mise en œuvre-----</i>	265
<i>Annexe_III / Feuilles de calibration-----</i>	271

Table des Illustrations

- Figure 1.** Relations causales entre les composants de la colonne d'eau, la structure du champ radiatif et les propriétés optiques inhérentes et apparentes. D'après Morel et Bricaud (1986). ----- 7
- Figure 2.** Principe expérimental utilisé pour définir les propriétés optiques inhérentes. ----- 8
- Figure 3.** Diffusion par un volume infinitésimal dv dans la direction (θ, ψ) à la longueur d'onde λ . ----- 8
- Figure 4.** Indicatrice de diffusion d'une particule organique à une longueur d'onde ($m^{-1} sr^{-1}$). Communication Personnelle de M. Twardowski (EGS, Avril 2002, Nice).----- 10
- Figure 5.** Indicatrice de diffusion à une longueur d'onde normalisée à 90° pour trois sortes d'eaux typiques. D'après Petzold (1972). ----- 10
- Figure 6.** Variations de Q_c , Q_b et Q_a en fonction du paramètre de taille (ρ) ou du diamètre (d) pour différentes valeurs de n' traduisant l'augmentation de l'absorption. Courbes établies pour une population monodispersée avec une valeur n de 1.05 représentative du phytoplancton (Stramski, 1999) et à une longueur d'onde de 440 nm. ----- 14
- Figure 7.** Valeur moyenne du facteur d'efficacité de l'atténuation Q_c (Eq. 10) d'une particule moyenne représentative d'une population polydispersée, tracée en fonction du paramètre de taille correspondant au maximum de la distribution de taille $F(d_m)$. Les courbes 1 à 3 traduisent une augmentation de la largeur de cette distribution (log-normale) telle que le nombre de particules de taille $d_m/2$ ou $2d_m$ [$F(d_m/2)=F(2d_m)$] soit respectivement égale à 0.01, 0.1 et 0.3 fois $F(d_m)$. Le tracé en pointillé représente le cas limite d'une population monodispersée. Toutes les courbes ont été établies dans le cas d'une particule non absorbante ($n'=0$). D'après Morel et Bricaud (1986).----- 16
- Figure 8.** Contribution des principaux constituants à l'absorption totale (trait épais) estimée pour des eaux productives ($1 \text{ mgChla } m^{-3}$). D'après Kirk (1994). ----- 16
- Figure 9.** Spectres d'absorption spécifiques d'espèces phytoplanctoniques en culture. Le trait épais représente un spectre moyen sur 14 espèces. Selon Ahn (1990). ----- 18
- Figure 10.** A gauche : spectre d'absorption spécifique acquis sur un site eutrophe dominé par des diatomées présentant un « package effect » élevé. A droite : idem, à un site oligotrophe dominé par du picophytoplancton ; notons toutefois que le pic entre 400 et 500 nm sur les spectres obtenus entre 0 et 120 m est en partie due à la présence de Zéaxanthine (photoprotectant). D'après Babin et al. (1996). ----- 18
- Figure 11.** (a) Spectre de l'indice de réfraction relatif à l'eau des principaux constituants du phytoplancton. D'après Aas (1996). (b) Indice de réfraction de la matière organique et différents minéraux en fonction de la densité de la particule considérée. Les minéraux sont aragonite (A), calcite (Ca), chlorite (Ch), gibbsite (G), illite (I), kaolinite (K), montmorillonite (M), opale (O) et quartz (Q). D'après Babin et al. (2003). ----- 24
- Figure 12.** Coefficient de diffusion à 546 nm en fonction de la concentration en calcite libre (coccolithes détachés) à l'intérieur d'un bloom de coccolithophoridés. D'après Balch, William M. et al. (1996). ----- 24
- Figure 13.** Indicatrice de diffusion (VSF) d'une particule de nature organique (à gauche) et inorganique (à droite). Communication Personnelle de M. Twardowski à EGS 2002. ----- 25
- Figure 14.** Spectres (a) de la partie imaginaire de l'indice de réfraction relatif, $n''(\lambda)$; (b) de la partie réelle de l'indice de réfraction relatif, $n(\lambda)$ pour différentes espèces phytoplanctoniques en culture. *D. bioculata*, *H. elongata*, *E. huxleyi*, *I. galbana*, *P. micans*, *C. fragarioides*, *Synechococcus sp.*, *Synechocystis sp.* et *A. marina*. D'après Ahn et al. (1992). ----- 25
- Figure 15.** Spectres de diffusion moyens normalisés par leur intégrale dans l'Atlantique (tracé gris) et en Méditerranée (eaux du cas 1 - tracé bleu). D'après Babin et al. (2003).----- 26

Figure 16. Coefficient d'efficacité de la diffusion, porté selon une échelle logarithmique, en fonction du paramètre de taille (ρ). En trait plein, valeurs calculées selon l'équation 19 pour n très voisin de 1 ($n=1+\epsilon$). Les pointillés correspondent aux valeurs calculées avec la formulation exacte de la théorie de Mie pour n différent de 1 ($n=1.15$). Figure extraite de Morel (1973).----- 26

Figure 17. Abondance des principaux groupes de microorganismes rencontrés en océan ouvert (échelles logarithmique). Le diamètre équivalent correspond à la moyenne de la classe de taille du groupe considéré. D'après Stramski et Kiefer (1991).----- 28

Figure 18. Contributions calculées des différentes classes de tailles au coefficients de diffusion et rétrodiffusion à 550 nm [respectivement $b(550)$ et $bb(550)$]. Calculs effectués pour des particules réparties selon une distribution de taille $F(D)\sim D^{-4}$, et d'indice de réfraction relatif moyen $n=1.05$ et $n'=0$. Redessiné d'après les figures 6 et 7 de Stramski et Kiefer (1991).----- 28

Figure 19. Carte de situation de la zone d'étude. La zone prospectée dans le cadre des campagnes POMME est figurée par le rectangle rouge. Le rectangle vert délimite la zone prise en compte par le modèle SOPRANE. Le courant nord Atlantique et celui des Açores sont tracés en bleu.----- 34

Figure 20. Positionnement initial des stations échantillonnées lors des legs 1. Les étoiles rouges sont prospectées par le D'Entrecasteaux (uniquement à POMME 1 et POMME 2) et les étoiles noires correspondent aux stations échantillonnées dans le cadre de notre étude (L'Atalante ou La Thalassa).----- 36

Figure 21. Schéma de principe de l'exploration de la zone POMME lors des leg 2. Les cercles bleus correspondent aux structures prospectées, l'étoile rouge à l'intérieur du cercle étant la position du site. Les traits en pointillés rouges représentent les radiales effectuées avec le Tow-Yo.----- 36

Figure 22. Exemple de chromatogramme acquis par méthode HPLC sur un échantillon obtenu à 5 m au site 1 de POMME 2. Le pic de 19'-HF indique la prédominance des flagellés.----- 39

Figure 23. Spectre de taille de 1.57 à 20 μm acquis à 39 m pendant la station 006 de POMME 2. L'histogramme montre la mesure dans chaque classe de taille et est approximé par la courbe rouge.----- 41

Figure 24. Spectres mesurés, corrigés en soustrayant la valeur de $a_r(715)$, et corrigés selon la méthode utilisée dans notre étude (qui tient compte des variations spectrales de b). Absorption (à gauche) et diffusion (à droite). Spectres moyens obtenus à la station P1_001 entre 30 et 50 m.----- 44

Figure 25. Dérive instrumentale estimée lors du premier leg de POMME 1 par différence entre la valeur mesurée et la valeur de référence. (a) tube de mesure de l'absorption et (b) de l'atténuation. Les traits pointillés rouges correspondent à un nettoyage de la surface interne des tubes de mesures. Notons la dérive importante de l'absorption par rapport à l'atténuation ainsi que la variabilité plus forte aux courtes longueurs d'onde.----- 46

Figure 26. Profils de température (a), densité (b) et diagramme θ -S (c) acquis lors des legs 1 de POMME 1, POMME 2 et POMME 3. Les valeurs en rouge correspondent à la masse d'eau de référence (550-600 m).---- 48

Figure 27. Spectres moyens (ronds vides) calculés dans la couche d'eau 550-600 m à la station 001 de POMME 1 ; les barres d'erreur représentent l'erreur instrumentale ($\pm 0.005 \text{ m}^{-1}$). En trait plein, les spectres ajustés sur les mesures. Les points rouges correspondent aux valeurs servant de référence pour la recalibration. Notons que les valeurs d'absorption et d'atténuation totales utilisées pour établir le spectre de référence sont une moyenne des valeurs obtenues à la descente et à la remontée. Seul les valeurs de la remontée ont été utilisées pour le spectre de référence de l'atténuation par le matériel dissous. La partie hachurée correspond à l'erreur instrumentale.----- 50

Figure 28. Spectres d'absorption moyens entre 35 et 45 m à la station 001 de POMME 1. En rouge, spectre mesuré ; les barres d'erreurs correspondent à l'erreur instrumentale du ac-9. En bleu, spectre recalibré sur le spectre de référence ajusté (monotone). En vert, spectre recalibré sur le spectre de référence mesuré et modifié à 676 nm. L'utilisation du spectre de référence monotone ne permet pas d'obtenir une absorption nulle à 715 nm et la dépendance spectrale autour des maxima d'absorption (440 et 676 nm) est modifié.----- 52

Figure 29. Organigramme du processus de recalibration.----- 52

- Figure 30.** Effet des corrections successives sur les spectres d'absorption et d'atténuation. ----- 53
- Figure 31.** Spectre de référence pour l'absorption totale [$a_t(\lambda)$, vert] et l'atténuation par le matériel organique dissous coloré [$c_{CDOM}(\lambda)$, bleu]. La partie hachurée correspond à l'erreur instrumentale. ----- 53
- Figure 32.** Dépendance spectrale des coefficients d'absorption médians aux stations : P1_052 entre 0 et 18 m (trait bleu), P2_039 entre 0 et 30 m (trait vert) et P3_051 entre 50 et 60 m (trait orange). (a) Coefficients en valeur absolue. (b) Coefficients normalisés par la valeur à 555 nm. (c) Coefficients normalisés par la valeur de l'intégrale.----- 54
- Figure 33.** Calcul du coefficient de rétrodiffusion à partir des mesures de l'ECO-VSF à 100, 125 et 150°. La valeur nulle à 180° est utilisée pour forcer le polynôme.----- 54
- Figure 34.** (a) Fluorescence in vivo en fonction du coefficient d'absorption total à 676 nm. Valeurs médianes de l'ensemble des données obtenues pendant les premiers leg de chaque campagne. (b) Profils simultanés d'absorption à 676 nm et de fluorescence in vivo de la chlorophylle a à la station 034 lors de POMME 2 ; profils acquis à 11h. Les mesures HPLC de [Chla] sont superposées à ces profils. Les régions hachurées correspondent à la précision du ac-9.----- 58
- Figure 35.** Concentration en chlorophylle a déterminée par HPLC en fonction de l'absorption à 676 nm mesurée par le ac-9. Données tracées pour l'ensemble des trois campagnes ----- 58
- Figure 36.** (a) Atténuation à 660 nm [$c(660)$] en fonction de l'atténuation totale à 555 nm [$c_t(555)$]. Valeurs médianes de l'ensemble des données acquises au premier leg de chaque campagne. (b) $c_t(555)$ en fonction de la section géométrique totale des particules (produit de la surface moyenne des particules par leur concentration déterminées par le HIAC). La courbe rouge est un ajustement par une loi puissance.----- 60
- Figure 37.** Comparaison du profil $c_t(555)$ obtenus avec le ac-9 et du profil de $c(660)$ obtenus avec le transmissiomètre Sea-Tech®. Les valeurs de concentration en carbone particulaire total déterminées par analyse d'échantillons discrets sont aussi présentées. Profils obtenus à la station 072 de POMME 2.----- 62
- Figure 38.** Concentration en carbone particulaire total en fonction de l'atténuation totale à 555 nm. ----- 62
- Figure 39.** Profil de $c_{CDOM412}$ (ac-9 avec filtre 0.2 μm en entrée, cf. Annexe II) et de [TOC]. Le profil de densité et la profondeur de la couche de mélange sont tracés. Profils obtenus (a) à la station 39 au printemps (POMME 2), (b) à la station 36 en été (POMME 3). La précision du ac-9 est portée en hachuré.----- 64
- Figure 40.** Relation entre le coefficient d'atténuation à 412 nm du matériel dissous [$c_{CDOM(412)}$] et la concentration en carbone organique totale ([TOC]). Ces valeurs ont été acquises dans la zone aphotique ou sous la couche de mélange.----- 64
- Figure 41.** Pente caractérisant la dépendance spectrale du coefficient d'atténuation particulaire (γ_{cp}) en fonction du diamètre moyen mesuré sur les échantillons discrets par le HIAC. Une relation a été établie pour chaque saison avec de haut en bas : hiver, printemps et été. ----- 66
- Figure 42.** Comparaison des valeurs de la pente du spectre d'atténuation particulaire selon la méthode utilisé. De façon directe, l'atténuation par le matériel dissous coloré (mesurée) est déduite de l'atténuation totale ($c_p=c_t-c_{CDOM}$, γ_{cp}). De façon indirecte, l'absorption par le matériel détritique coloré (calculée, $a_{CDM}=c_{CDOM} + a_{NAP}$) est déduite de l'atténuation totale ($c_p=c_t-a_{CDM}$, γ_{CDM}).----- 68
- Figure 43.** Estimation du coefficient de rétrodiffusion à 650 nm à partir de la mesure relative de la quantité d'énergie rétrodiffusée à 800 nm (LSS). Chaque campagne est représentée par sa couleur.----- 68
- Figure 44.** Schéma récapitulatif de la méthode de déconvolution appliquée aux spectres d'absorption totale acquis par le ac-9. Les rectangles correspondent aux valeurs mesurées et les hexagones aux valeurs calculées. Les mesures de bases nécessaires à cette méthode sont encadrées en bleu et le résultat en rouge. ----- 72

Figure 45. Résultat de la déconvolution du spectre d'absorption totale (ac-9) à 55 m à la station 27 de POMME 2 (30 mars 2001). Les spectres déduits de l'absorption sur filtre (LICOR) sont également tracés pour comparaison. Notons que le spectre CDM correspond à la somme de NAP et CDOM. (a) Spectres déconvolués, les barres d'erreur représentent l'erreur instrumentale du ac-9 ($\pm 0.005 \text{ m}^{-1}$). (b) Spectres normalisés par leur intégrale.----- 74

Figure 46. Profils de l'absorption par le CDM à 412 nm (bleu) calculé à partir de l'absorption totale. Les points orange correspondent à la même mesure évaluée en additionnant l'atténuation par le CDOM (mesurée) et l'absorption par NAP (calculée). L'erreur portée est celle du ac-9. Profils obtenus à chaque saison respectivement aux stations 44 (15 février 2001), 36 (01 avril 2001) et 17 (30 août 2001).----- 74

Figure 47. (a) Schéma de principe du spectrophotomètre de paillasse Lambda 19 UV-VIS. Les cuves en quartz sont placées contre la sphère intégrante (mesure de a) ou à distance (mesure de c). (b) Agrandissement du dispositif de mesure de l'atténuation. (c) Agrandissement du dispositif de mesure de l'absorption. Les flèches rouges représentent le flux lumineux initial, les bleues représentent le flux diffusé vers l'avant et les jaunes celui vers l'arrière (rétrodiffusion).----- 84

Figure 48. Variations circadiennes de la concentration cellulaire (trait rouge) et du diamètre cellulaire moyen (trait noir) pour chacune des quatre expériences. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$\text{PAR}(0^+)$] est tracée en arrière plan (trait bleu). Tous les graphiques ont la même échelle.----- 86

Figure 49. Variations circadiennes de la concentration cellulaire en carbone organique ($[\text{POC}]_{\text{cell}}$) et inorganique ($[\text{PIC}]_{\text{cell}}$) pour chacune des quatre expériences. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$\text{PAR}(0^+)$] est tracée en arrière plan. Tous les graphiques ont la même échelle. ----- 88

Figure 50. Variations circadiennes des rapports du carbone organique et inorganique à la chlorophylle a pour chacune des quatre expériences. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$\text{PAR}(0^+)$] est tracée en arrière plan. Tous les graphiques ont la même échelle. ----- 88

Figure 51. (a) Spectres de diffusion obtenus pour chaque expérience (9h, deuxième jour) et normalisés par la valeur de leur intégrale. (b) Même présentation pour l'atténuation. ----- 90

Figure 52. Variations circadiennes de $b^*_{\text{chl}a}(555)$. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$\text{PAR}(0^+)$] est tracé en arrière plan.----- 90

Figure 53. (a) Facteur d'efficacité de la diffusion (Q_b) en fonction du paramètre de taille (ρ). $\lambda=555 \text{ nm}$ et $n=1.044$; Q_b ne dépend pas de n' (dans le cadre de cette approximation). La section rouge de la courbe correspond aux valeurs de ρ calculées avec les diamètres observés sur l'ensemble des 4 expériences (de 3.6 à 6.5 μm). (b) Calcul du Q_b en fonction de la longueur d'onde (λ) pour la même valeur de n ; la valeur du diamètre utilisé correspond à la taille moyenne des cellules (nue et calcifiante) cultivées sous une atmosphère de 360 ppm de CO_2 , respectivement 4.6 et 5.8 μm . ----- 94

Figure 54. (a) Facteur d'efficacité de la diffusion en fonction du paramètre de taille. Valeurs calculés pour $d=1\mu\text{m}$, $n=1.16$ et λ variable. La section bleu clair correspond aux longueurs d'ondes du visible (350-750 nm). (b) Mêmes valeurs de Q_b tracées en fonction de λ .----- 96

Figure 55. Dépendance spectrale du facteur d'efficacité de la diffusion pour des particules non absorbantes de diamètre égal à 1 μm , et d'indice de réfraction variable. Les spectres sont normalisés par la valeur de leur intégrale.----- 98

Figure 56. Variations circadiennes du diamètre moyen et de la pente du spectre d'atténuation particulière (γ_{cp}). L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$\text{PAR}(0^+)$] est tracée en arrière plan. Mêmes échelles pour tous les graphiques.----- 98

Figure 57. Pente du spectre d'atténuation (γ_{cp}) en fonction du diamètre moyen observé. En vert, la souche non calcifiante cultivée sous les deux $p\text{CO}_2$ ($N=44$, $R^2=0.89$, $p<0.001$). En bleu, la souche calcifiante cultivée sous les deux $p\text{CO}_2$ ($N=40$, $R^2=0.53$, $p<0.001$). ----- 100

Figure 58. Spectres d'absorption phytoplanctonique de chaque souche cultivée sous chaque pression partielle de dioxyde de carbone. Les spectres sont normalisés par la valeur de leur intégrale.----- 102

Figure 59. Variations circadiennes (a) du coefficient spécifique d'absorption à 676 nm, (b) du coefficient spécifique d'absorption à 440 nm, (c) du rapport des pigments accessoires photosynthétiques à la chlorophylle a et (d) du rapport des pigments accessoires non photosynthétiques à la chlorophylle a. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$PAR(0^+)$] est tracée en arrière plan. ----- 102

Figure 60. (a) Dépendance spectrale des coefficients d'absorption des pigments caroténoïdes photosynthétiques (PSC, carrés) et photoprotectants (PPC, ronds) reconstituée à partir des spectres d'absorption spécifiques de chaque pigment et des concentrations pigmentaires mesurées le deuxième jour dans la culture de la souche non calcifiante sous 360 ppm de CO_2 à 6h et 15h. (b) Spectres normalisés à 532 nm de l'absorption phytoplanctonique par les cellules de la souche non calcifiante cultivée sous 360 ppm de CO_2 à 6h et 15h. Les spectres ont été normalisés à 532 nm afin de mieux apprécier la variation de pente. Les traits verticaux rouges marquent les longueurs d'ondes 488 et 532 nm. ----- 106

Figure 61. Variations circadiennes du rapport des pigments caroténoïdes photoprotectants sur les caroténoïdes photosynthétiques (PPC/PSC, courbes oranges) et pente du spectre d'absorption phytoplanctonique ($S_{a\phi}$, courbes vertes). L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$PAR(0^+)$] est tracée en arrière plan (trait bleu). Tous les graphiques sont tracés avec les mêmes échelles. ----- 108

Figure 62. Estimation de la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique ($S_{a\phi}$) en fonction du rapport des caroténoïdes photoprotectants sur les caroténoïdes photosynthétiques (PPC/PSC). Droite de régression sur les données en rouge et droite obtenue par Eisner et al. (2003) sur leur set de données (trait continu bleu) ; ces deux droites sont tracées uniquement dans la gamme de variation des études correspondantes. La droite en pointillés bleus correspond à une extrapolation, par Eisner, de ses mesures pour une population ne présentant pas d'effet de discrétisation de la matière. ----- 108

Figure 63. (a) Valeur moyenne journalière de la PAR (400 à 700 nm) au-dessus de la surface. Etablie à partir des mesures (ronds) et des valeurs modélisées par ciel clair (triangles). (b) Température moyenne de l'air au-dessus de la surface et température de l'eau dans la couche de mélange. (c) Stress du vent sur la surface de l'océan intégré sur la journée. Les capteurs de la centrale météo étaient à une altitude de 17.5 m. ----- 114

Figure 64. Profils médians de température (T en $^{\circ}C$) et excès de densité (σ_t en $Kg\ m^{-3}$) pour les trois campagnes : POMME 1 (février-mars 2001), POMME 2 (mars-avril 2001) et POMME 3 (août-septembre 2001). Les profils en pointillés représentent l'écart moyen par rapport à la médiane (σ_m). Noter le changement d'échelle nécessaire pour les profils d'été (axe brisé). ----- 116

Figure 65. Variabilité saisonnière de la relation $c_t(555)$ vs $a_t(676)$, dérivée des profils médians calculés sur les premiers legs de chaque campagne. La profondeur de couche mélangée (triangle rouge foncé) et la profondeur euphotique (rond bleu) sont portées sur chaque set de données ; ces valeurs correspondent à la médiane calculée sur le même leg. $a_t(676)$ est un estimateur de la concentration en chlorophylle a ($[Chla]$, axe supérieur) et $c_t(555)$ est lié à la quantité de carbone particulaire ($[TPC]$, axe de droite) (cf. Section III.1). L'intervalle de profondeur entre deux points consécutifs est de 0.5 m. ----- 118

Figure 66. (a) Profils médians de concentration en chlorophylle a estimée à partir de l'absorption totale à 676 nm et des analyses discrètes des pigments. Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la pycnocline (Z_m). La zone hachurée correspond à l'incertitude de l'instrument ($0.003\ m^{-1}$). (b) Concentration moyenne en chlorophylle a dans la couche de mélange. (c) Concentration moyenne en chlorophylle a dans la couche euphotique. (d) Chlorophylle a intégrée entre 0 et 400 m. ----- 122

Figure 67. (a) Profils médians de concentration en carbone particulaire estimés à partir de l'atténuation totale à 555 nm et des analyses discrètes (cf. Section III.1.2). Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la pycnocline (Z_m). La zone hachurée correspond à l'incertitude de l'instrument ($0.003\ m^{-1}$). (b) Concentration moyenne en carbone particulaire dans la couche de mélange. (c) Concentration moyenne en carbone particulaire dans la couche euphotique. (d) Carbone particulaire intégré entre 0 et 400 m (ligne de base). ----- 124

- Figure 68.** (a) Profils médians de l'atténuation par la matière organique dissoute colorée (CDOM, $<0.2 \mu\text{m}$) à 412 nm. Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la picnocline (Z_m). La zone hachurée correspond à l'incertitude de l'instrument (0.003 m^{-1}). (b) Atténuation moyenne dans la couche de mélange. (c) Atténuation moyenne dans la couche euphotique. (d) Atténuation intégrée entre 0 et 400 m (ligne de base), l'intégration de l'atténuation est équivalente à une épaisseur optique (τ).----- 126
- Figure 69.** Profils médians de la concentration en carbone organique total (dissous plus particulaire) à chaque campagne. Le carbone dissous (DOC) est largement majoritaire dans le TOC.----- 130
- Figure 70.** Diagramme de l'atténuation par le carbone organique dissoute colorée à 412 nm [$c_{\text{CDOM}(412)}$, $<0.2 \mu\text{m}$] en fonction de l'absorption totale à 676 nm (a) et de l'atténuation totale à 555 nm (b). ----- 132
- Figure 71.** Profils saisonniers médians de la production bactérienne.----- 132
- Figure 72.** (a) Profils médians du coefficient spécifique de diffusion à 555 nm [$b_{\text{Chla}}^*(555)$] à chaque saison. Les points rouge sombre et bleu clair correspondent respectivement à la position de la profondeur de mélange et de la profondeur euphotique. (b) Idem pour le rapport entre le carbone ([TPC]) et la chlorophylle a ([Chla]). Contrairement à [Chla], [TPC] présente un fond continu sur l'ensemble de la colonne ($\sim 40 \text{ mgC m}^{-3}$); C/Chla n'est donc significatif que dans la couche superficielle de l'océan contenant suffisamment de matière phytoplanctonique.----- 134
- Figure 73.** Pourcentage du carbone particulaire qui est d'origine phytoplanctonique. ----- 136
- Figure 74.** Spectres moyens dans la couche de mélange à chaque saison. Ces spectres ont été normalisés par leur intégrale afin de pouvoir comparer leur forme. (a) Spectres d'absorption, (b) de diffusion et (c) d'atténuation. Pour la campagne POMME 3 le spectre observé entre la picnocline et la profondeur euphotique a été tracé (ligne pointillé et triangles).----- 138
- Figure 75.** (a) Contribution relative des trois classes de taille du phytoplancton à la biomasse autotrophe occupant la zone euphotique (cf. Sections II.2.2.b). (b) Pente médiane du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}) dans la zone euphotique en fonction de l'indice de taille pigmentaire (ITP). La couleur du point correspond à la campagne qu'il représente. Coefficient de corrélation : ($N=3$, $R^2=0.94$, $p=0.16$).----- 140
- Figure 76.** Profils saisonniers médians de la pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}). ----- 140
- Figure 77.** Coefficient d'atténuation particulaire à 555 nm en fonction de la pente du spectre d'atténuation particulaire. Sur chaque set de données, le point rouge sombre correspond à la profondeur de couche mélangée.----- 142
- Figure 78.** (a) Coefficient d'absorption à 676 nm (estimateur de [Chla]) en fonction de la pente du spectre d'atténuation particulaire. Le point bleu correspond à la profondeur euphotique. (b) Coefficient d'atténuation particulaire à 555 nm (estimateur de [TPC]) et coefficient d'atténuation par la matière organique dissoute colorée (CDOM) à 412 nm en fonction de la pente du spectre d'atténuation particulaire. ----- 142
- Figure 79.** Profils médians de la proportion d'absorption par les pigments phytoplanctoniques à 440 nm. 144
- Figure 80.** (a) Profils médians de la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique à chaque saison. Les points rouge sombre et bleu clair correspondent respectivement à la position de la profondeur de mélange et de la profondeur euphotique. (b) Valeurs moyennes dans la couche de mélange. (c) Valeurs moyennes dans la zone euphotique. (d) Eclaircissement moyen dans la couche de mélange.----- 146
- Figure 81.** Profils saisonniers médians de \tilde{b}_b à 650 nm. Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la picnocline (Z_m). ----- 148

Figure 82. (a) Profils saisonniers de l'indice de réfraction particulière à 650 nm [$n_p(650)$]. Les points bleu clair et rouge sombre correspondent respectivement à la position de la profondeur euphotique et de couche mélangée. (b) Valeur moyenne de $n_p(650)$ dans la couche mélangée. (c) Valeur moyenne de $n_p(650)$ dans la couche euphotique. En été (POMME 3) les valeurs présentées correspondent à la couche Z_m-Z_e (3) et au niveau du pic de chlorophylle (3').-----148

Figure 83. Réanalyse des fonctions de courant à 100 m calculées par le modèle régional SOPRANE (Assenbaum et al., 2001). Chaque carte correspond à la situation centrée sur une date donnée : 7 février 2001 (POMME 1), 4 avril 2001 (POMME 2), 5 septembre 2001 (POMME 3). Les structures cycloniques apparaissent en bleu et les structures anticycloniques en rouge. Le rectangle pointillé rouge délimite la zone prospectée, dans le cadre de cette étude, pendant les leg1.-----158

Figure 84. Variabilité spatiale de la température et excès de densité entre 80 et 120 m (valeur médiane) à chaque saison. Même échelle pour chaque saison. L'isotherme 13.4 °C et l'isopicne 26.8 Kg m⁻³ sont représentés par un trait noir épais afin d'apprécier leur évolution saisonnière.-----160

Figure 85. Variabilité spatiale des concentrations intégrées de chlorophylle a et carbone particulaire entre 0 et 400 m pour chaque saison. Les échelles sont différentes en fonction de la saison considérée.-----162

Figure 86. Profils de température et excès de densité pendant POMME 1 aux stations 83 (rouge), 114 (Jaune) et 148 (bleu). Les traits discontinus sur les profils d'excès de densité correspondent à la profondeur de couche mélangée. D'après les analyses de courant ces stations sont respectivement placées au centre d'un tourbillon anticyclonique, d'un front et d'un tourbillon cyclonique. La station 83 a été échantillonnée le 1^{er} mars, la station 114 le 6 mars et la station 148 le 11 mars. La carte de réanalyse des courants à 100 m a été établie pour le 7 mars.-----164

Figure 87. Page suivante. Profils des principaux descripteurs biogéochimiques et biooptiques de la colonne d'eau. (a) Concentration en chlorophylle a ([Chla]) et carbone particulaire total ([TPC]) estimées à partir des mesures de l'absorption à 676 nm et l'atténuation à 555 nm ; et atténuation par le CDOM à 412 nm. Le profil de l'excès de densité (σ_t) est également tracé. (b) Absorption par le matériel détritique coloré à 412 nm [$a_{CDM}(412)$], proportion de l'absorption phytoplanctonique à 440 nm [$a_{\phi}(440)$] et coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a à 555 nm [$b_{Chla}(555)$]. (c) Proportion des différentes classes de taille composant la biomasse phytoplanctonique et pente du spectre d'absorption phytoplanctonique ($S_{a\phi}$). (d) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$, noté $b_b/b(650)$], pente du spectre d'atténuation particulière (γ_{cp}) et indice de réfraction du matériel particulaire à 650 nm [$n_p(650)$]. Sur les graphiques b, c et d, les limites de la couche euphotique (trait discontinu bleu clair) et de la couche de mélange (trait continu bleu) sont identifiées. Seules les valeurs significatives sont présentées (cf. Section III.2.5).-----164

Figure 88. station 114 (tourbillon cyclonique). Présentation analogue à celle de la figure 87.-----167

Figure 89. station 148 (tourbillon cyclonique). Présentation analogue à celle de la figure 87.-----168

Figure 90. A gauche, profils de température et excès de densité des stations 17 (44°30'N, 20°W) et 78 (39°N, 20°W) occupées respectivement le 9 et 23 février 2001. A droite, fonction de courant à 100 m ; réanalyse du 7 (en haut) et 21 (en bas) février.-----172

Figure 91. station 78. Présentation analogue à celle de la figure 87.-----174

Figure 92. station 17. Présentation analogue à celle de la figure 87.-----175

Figure 93. Dépendance spectrale de l'absorption totale (a_t) et par le matériel détritique coloré (a_{CDM}) dans la zone euphotique (0- Z_e) et aphotique (Z_e-Z_m) de la couche mélangée. (a) station 17 et (b) station 78. Spectres médians normalisés par la valeur de leur intégrale.-----178

Figure 94. (a) Diagramme $c_t(555)$ versus $a_t(676)$ et (b) diagramme $n_p(650)$ versus γ_{cp} à la station 17. Les cercles rouges correspondent aux valeurs de 150 à 225 m (juste au-dessus de Z_m) et montrent nettement la diminution de l'absorption ([Chla]) alors que l'atténuation ([TPC]) est constante.-----178

Figure 95.	Profils entre la surface et 450 m de (a) Concentration en chlorophylle a ([Chla]), concentration en carbone particulaire ([TPC]) et température (T). (b) Pente de l'atténuation particulaire (γ_{cp}). (c) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$], noté $b_b/b(650)$]. (d) indice de réfraction de la matière particulaire à 650 nm [$n_p(650)$]. Le trait bleu représente la profondeur de la pycnocline. Le rectangle rouge délimite la couche correspondant à l'anomalie de température.-----	180
Figure 96.	Profil de la concentration en nitrates à la station 17, le déficit observé correspond à la profondeur de l'anomalie de température. -----	180
Figure 97.	A gauche, profils de température et excès de densité observés à la station 26 (42°N, 17°20'W - 11 fév. 01), mêmes profils à droite pour la station 36 (41°N, 18°W - 13 fév. 01) de POMME 1. Au centre, fonction de courant à 100 m, réanalyse du 14 février 2001.-----	182
Figure 98.	station 26. Présentation analogue à celle de la figure 87.-----	184
Figure 99.	station 36. Présentation analogue à celle de la figure 87.-----	185
Figure 100.	Spectres d'absorption phytoplanctonique à différentes profondeurs à la station 26 et 36 de POMME 1. Calculés par déconvolution numérique du spectre d'absorption totale. -----	188
Figure 101.	Les points blancs représentent les positions des stations 60 (7 avril 2001 - 41°30'N, 20°W), 68 (9 avril 2001 - 40°30'N, 20°W) et 78 (11 avril 2001 - 39°30'N, 20°W) ; ils sont superposés aux cartes de fonction de courant à 15 m, réanalyses du 04 (à gauche) et du 11 avril 2001 (à droite).-----	190
Figure 102.	Excès de densité aux stations 60, 68 et 78 de POMME 2. (a) de 0 à 600 m, (b) de 0 à 200 m et (c) de 0 à 50 m. Les profondeurs de couche de mélange calculées (Z_m) sont portées sur les profils 0-50 m (triangles).-----	190
Figure 103.	station 60. Présentation analogue à celle de la figure 87. -----	192
Figure 104.	station 68. Présentation analogue à celle de la figure 87. -----	193
Figure 105.	station 78. Présentation analogue à celle de la figure 87. -----	194
Figure 106.	Profils de l'atténuation par le matériel organique dissous coloré à 412 nm ainsi que de l'excès de densité entre la surface et 400 m. Le trait vertical discontinue rouge correspond à la valeur profonde de $c_{CDOM}(412)$ ($\sim 0.030 \text{ m}^{-1}$ à 600 m). -----	196
Figure 107.	Profils de la concentration en nitrates aux stations 60, 68 et 78. -----	200
Figure 108.	A gauche, position de la station 81. A droite, profils de la concentration en chlorophylle a ([Chla]), en carbone particulaire ([TPC]) et atténuation par la matière organique dissoute colorée à 412 nm [$c_{CDOM}(412)$]. Le profil d'excès de densité (σ_t) est tracé pour juger de l'intensité de la stratification. -----	202
Figure 109.	Profils de température (T, à gauche) et d'excès de densité (σ_t , à droite) aux stations 4 (26 août 2001, 20h30, trait bleu) et 6 (27 août 2001, 15h, trait orange). Les points blancs symbolisent les positions de ces stations sur la carte de réanalyse du 29 août 2001. -----	204
Figure 110.	station 4. Présentation analogue à celle de la figure 87.-----	206
Figure 111.	station 6. Présentation analogue à celle de la figure 87.-----	207
Figure 112.	Profils de la concentration en nitrates ([NO ₃ -]) aux stations 4 (bleu) et 6 (orange). Les profils de [Chla] sont présentés pour repérer la position du maximum de chlorophylle.-----	210
Figure 113.	(a) Trajet de la radiale. (b) Excès de densité (σ_t). (c) Concentration en chlorophylle a ([Chla]). (d) Concentration en carbone particulaire ([TPC]). (e) Absorption par le matériel détritique coloré à 412 nm [$a_{CDM}(412)$]. Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.---	216

Figure 114.	(a) Trajet de la radiale. (b) Coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a à 555 nm [$b_{Chla}^*(555)$]. (c) Pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}). (d) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$]. (e) Indice de réfraction de l'assemblage particulaire à 650 nm [$n_p(650)$]. Les valeurs non significatives sont masquées par la zone grisée. Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.-----	217
Figure 115.	Agrandissement entre 0 et 70 m de la radiale de σ_t présentée Figure 116a. Les deux traits épais correspondent aux isopignes 25.55 et 26 Kg m ⁻³ .-----	220
Figure 116.	(a) Trajet de la radiale. (b) Excès de densité (σ_t). (c) Concentration en chlorophylle a ([Chla]). (d) Concentration en carbone particulaire ([TPC]). (e) Absorption par le matériel détritique coloré à 412 nm [$a_{CDM}(412)$]. Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.---	222
Figure 117.	(a) Trajet de la radiale. (b) Coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a à 555 nm [$b_{Chla}^*(555)$]. (c) Pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}). (d) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$] présentée en unités relatives. Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.-----	223
Figure 118.	Coupe générale d'un ac-9. (ac-9 Protocol Document.)-----	254
Figure 119.	Schéma représentatif de la roue porte filtre équipant le ac-9. Chaque filtre est séparé du suivant par une portion noire qui permet de réaliser la mesure « au noir »-----	256
Figure 120.	Schéma de principe du tube de mesure de l'atténuation. En noir, le tube absorbant et en jaune, l'épaisseur d'huile dans laquelle il est placé.-----	258
Figure 121.	Schéma optique du dispositif de mesure de l'atténuation-----	258
Figure 122.	Schéma de principe du tube de mesure de l'absorption. En gris, le tube argenté et en jaune, l'épaisseur d'huile dans laquelle il est placé.-----	258
Figure 123.	Schéma optique du dispositif de mesure de l'absorption-----	260
Figure 124.	Vue générale d'un rétrodiffusiomètre. (Site Web WETLabs® Inc.)-----	260
Figure 125.	Définition du volume de rétrodiffusion. Seuls les photons sortant du volume orange correspondent à la mesure de rétrodiffusion. Les photons provenant du volume jaune doivent être éliminés de la mesure.-----	260
Figure 126.	Configuration optique d'un ECO-VSF-----	262
Figure 127.	Configuration optique du LSS-----	262
Figure 128.	Assemblage des ac-9 sur la rosette.-----	264
Figure 129.	ECO-VSF sur la grappe optique.-----	266
Figure 130.	Tow-Yo avant la mise à l'eau-----	266
Figure 131.	Interface graphique permettant la visualisation en temps « quasi » réel des profils.-----	268

Table des Tableaux

- Tableau 1.** Coefficients de dépendance de l'absorption et de l'atténuation pour la température et la salinité. Extraits de « ac-9 Protocol Document (rev. F, 07/08/02)»----- 44
- Tableau 2.** Valeurs des rapports utilisés à chaque campagne pour déconvoluer le spectre d'absorption total mesuré par le ac-9 en ces composantes phytoplanctonique (a_{ϕ}) et détritique colorée (a_{CDM}). Les régressions sont établies à partir des mesures sur filtre ; les valeurs du coefficient de corrélation sont entre parenthèse. 72
- Tableau 3.** Valeurs moyennes des mesures traduisant l'acclimatation des cultures à chaque expérience. Le calcul est effectué sur des cycles complets et l'écart type est porté entre parenthèses.----- 86
- Tableau 4.** Valeurs moyennes du coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a à 555 nm pour chaque expérience. Le calcul est effectué sur des cycles complets et l'écart type est porté entre parenthèses. Deuxième ligne, décroissance observée entre les extrema avant et après la division cellulaire ; pour la souche calcifiante à 700 ppm, le calcul a été effectué sur le deuxième cycle.----- 92
- Tableau 5.** Valeurs moyennes des coefficients spécifiques et des rapports des pigments accessoires pour chaque expérience. Le calcul est effectué sur des cycles complets et l'écart type est porté entre parenthèses. - 104
- Tableau 6.** Valeurs médianes des variables météorologiques et des profondeurs de mélange et euphotiques calculées pour chaque campagne. La valeur moyenne de l'écart à la médiane (σ_m) est donnée entre parenthèse.-
----- 116
- Tableau 7.** Comparaison des concentrations en chlorophylle a intégrées selon la méthode de mesure. ---- 125
- Tableau 8.** Evolution saisonnière des concentrations moyennes de Chlorophylle a et Carbone particulaire dans les couches mélangées et euphotiques entre l'hiver et le printemps, puis entre le printemps et l'été. Même présentation pour le stock entre 0 et 400 m.----- 128
- Tableau 9.** Résumé des caractéristiques hydrologiques et biogéochimiques de la couche de mélange à chaque saison ; la moyenne de l'écart à la médiane est présentée entre parenthèse. La biomasse phytoplanctonique étant localisée sous la pycnocline en été, les caractéristiques de la masse d'eau entre Z_m et Z_e ont été ajoutées pour la campagne POMME 3.-----154
- Tableau 10.** Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des tourbillons cycloniques et anticycloniques et de la station frontale en hiver. Valeurs médianes dans la couche de mélange des paramètres présentés figure 87, 88 et 89. Les valeurs des stocks (Chla, TPC et CDOM) intégrés entre la surface et 400 m (indice 0-400) sont également présentées. Les deux dernières lignes contiennent les valeurs des concentrations moyennes en nitrates dans la couche de mélange ainsi que l'éclairement moyen journalier dans cette masse d'eau.-----169
- Tableau 11.** Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 17 et 78 en hiver. Valeurs médianes des paramètres présentés figure 91 et 92. Pour chacune des deux stations, la première colonne correspond à la valeur calculée dans la zone euphotique et la deuxième colonne à la valeur calculée entre la profondeur euphotique et la profondeur de mélange. Ces deux stations ont été prospectées de nuit (respectivement 1h15 et 6h40), l'éclairement moyen a donc été calculé en considérant PAR(0⁺) comme étant la moyenne des valeurs observées la veille et le lendemain. ----- 176
- Tableau 12.** Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 26 et 36 en hiver. Valeurs médianes des paramètres présentés figure 98 et 99. Pour chacune des deux stations, la première colonne correspond à la valeur calculée dans la couche de mélange et la deuxième colonne à la valeur calculée dans le maximum profond. ----- 186

Tableau 13. *Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 60, 68 et 78 au printemps. Valeurs médianes, calculées dans la couche de mélange, des paramètres présentés figure 103, 104 et 105. La valeur calculée entre la profondeur de mélange et la profondeur euphotique a été ajoutée pour la station 78. L'écart à la médiane moyen est entre parenthèses. La valeur de l'indice de taille pigmentaire (ITP) ainsi que les concentrations médianes en nitrates dans la couche de mélange ont été ajoutées. ----- 195*

Tableau 14. *Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 4 et 6 en été. Valeurs médianes des paramètres présentés figure 110 et 111, calculées dans la couche de mélange (colonne de gauche) et à la profondeur des maxima de [Chla] et [TPC] (colonne de droite). Les valeurs des stocks (Chla, TPC et CDOM) intégrés entre la surface et 400 m (indice 0-400) sont également présentées. De même l'éclairement moyen dans la couche de mélange est donné à la dernière ligne.-----208*

Tableau 15. *Indices de réflexion de l'Aluminium à différentes longueurs d'ondes-----259*

Tableau 16. *Profondeurs maximales d'utilisation des différents instruments utilisés-----264*

Tableau 17. *Mode de déploiement de chaque instrument -----264*

Table des Notations

$a(\lambda)$	coefficient d'absorption à la longueur d'onde λ , en m^{-1}
$b(\lambda)$	coefficient de diffusion à la longueur d'onde λ , en m^{-1}
$b_b(\lambda)$	coefficient de rétrodiffusion à la longueur d'onde λ , en m^{-1}
$c(\lambda)$	coefficient d'atténuation à la longueur d'onde λ , en m^{-1}

λ longueur d'onde de la mesure, en nm

Chacun des coefficients cités ci-dessus peut être affecté d'un indice tel que :

t	se réfère à l'ensemble du matériel (particulaire et dissous) optiquement actif présent dans le milieu ; abstraction faite du contenant : l'eau
φ ou Φ	se réfère aux organismes phytoplanctoniques
CDOM	se réfère au matériel organique dissous coloré
NAP	se réfère aux particules non algales
CDM	se réfère au matériel détritique coloré qui comprend les particules non algales (NAP) et le matériel organique dissous coloré (CDOM)

$a^*_{Chla}(\lambda)$	coefficient spécifique d'absorption par la chlorophylle a à la longueur d'onde λ , en $m^2 \text{ mgChla}^{-1}$
$b^*_{Chla}(\lambda)$	coefficient spécifique de diffusion par la chlorophylle a à la longueur d'onde λ , en $m^2 \text{ mgChla}^{-1}$

Un coefficient spécifique peut être calculé pour différents constituants tels que ceux présentés dans le prochain paragraphe, il est alors exprimé en $m^2 \text{ mgCons}^{-1}$.

Q_i	facteur d'efficacité de l'absorption, la diffusion ou l'atténuation selon la valeur de i , sans dimension
$\%a_\varphi(440)$	proportion d'absorption à 440 nm exclusivement due aux pigments phytoplanctoniques, en pourcentage ; parfois noté $a_\varphi(440)(\%)$

[cons]	concentration du constituant (cons), en mgCons m^{-3}
$[\text{cons}]_{0-400}$	concentration du constituant (cons) intégrée entre 0 et 400 m, en mgCons m^{-2} ou gCons m^2

$[\text{cons}]_{\text{cell}}$ concentration du constituant (cons) dans une cellule, en fgCons cell^{-1}

Les constituants présentés dans cette étude peuvent être :

Chla	chlorophylle a
TPC	carbone particulaire total
POC	carbone particulaire organique
PIC	carbone particulaire inorganique
PS	pigments accessoires photosynthétiques
NPS	pigments accessoires non photosynthétiques
PSC	pigments caroténoïdes photosynthétiques
PPC	pigments caroténoïdes photoprotectants

$\tilde{b}_b(650)$	probabilité de rétrodiffusion, parfois noté $b_b/b(650)$ exprimé sans dimension ou en pourcentage
γ_{cp}	pente du spectre d'atténuation particulaire mesurée

γ_{CDM}	pende du spectre d'atténuation particulaire estimée après déconvolution
$n_p(\lambda)$	indice de réfraction de l'ensemble des particules présentes dans le milieu à la longueur d'onde λ
$S_{a\Phi}$	pende du spectre d'absorption phytoplanctonique entre 488 et 532 nm, en nm^{-1}
<hr/>	
PAR	intensité lumineuse potentiellement utilisable par les organismes autotrophes, en $\mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$
PAR(0 ⁺)	intensité lumineuse, juste au-dessus de la colonne d'eau, potentiellement utilisable par les organismes autotrophes, en $\mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$
C_Φ	proportion du carbone qui est d'origine phytoplanctonique, en pourcentage
Z_m	profondeur de couche de mélange, en m
Z_e	profondeur euphotique, en m

Introduction Générale

La fin du XX^{ème} siècle a été marquée par une prise de conscience importante : l'Homme est responsable du réchauffement climatique. L'augmentation de la température moyenne de la planète constatée depuis quelques décennies est le résultat de l'accroissement constant de la concentration des gaz à effet de serre dans l'atmosphère (CO₂, CH₄, N₂O, HFC, PFC et SF₆). Ils sont largement relargués par les activités humaines telles que l'utilisation des énergies fossiles, certains procédés industriels ou méthodes d'agriculture ou encore par l'incinération des déchets (Kyoto, 1997). On considère que le dioxyde de carbone est responsable à lui seul de 50 % de l'augmentation des gaz à effet de serre ; sa pression partielle (pCO₂) atmosphérique est passée de 280 ppm (parties par million) en 1750 à 365 ppm en 1998 (Houghton *et al.*, 2001). Lors des conférences des Nations Unies de Rio de Janeiro (1992) et Kyoto (1997), les principaux pays « producteurs » de CO₂, exceptés les plus importants, se sont engagés à réduire leurs émissions, limitant ainsi le terme source. La durée de vie de ce gaz dans l'atmosphère étant de plusieurs siècles il est inconcevable d'imaginer le retour de la pCO₂ au niveau préindustriel par la simple réduction des émissions ; la communauté scientifique internationale s'est donc intéressée, dès les années 80, au **cycle du carbone** et notamment au **principal puits supposé : l'océan**.

L'océan contient 50 fois plus de dioxyde de carbone que l'atmosphère et prélève actuellement un tiers du CO₂ d'origine anthropique par dissolution dans la couche de surface et exportation en profondeur (JGOFS¹, <http://www.uib.no/jgofs/about.html>). A cette première voie de séquestration par des processus physico-chimiques (pompe de solubilité) vient se superposer celle de la **pompe biologique du carbone** : par les processus de photosynthèse, le dioxyde de carbone est transformé en matière organique particulaire dans la couche superficielle ; par la suite, cette matière organique est éventuellement exportée vers les couches profondes de l'océan avec une intensité variable selon les zones et les périodes (Volk et Hoffer, 1985 ; Schlesinger, 1997). **Comme un grand nombre d'études antérieures, celle présentée dans cette thèse a donc pour toile de fond la compréhension du puit océanique de carbone.**

¹ Joint Global Ocean Flux Study

Pour décrire les caractéristiques hydrodynamiques ou hydrologiques des masses d'eaux, les physiciens ont rapidement été dotés d'outils (sonde CTD : conductivité, température, densité) leur permettant d'apprécier finement les variations de ces propriétés sur la verticale. Plus récemment ces outils ont été adaptés à de nouvelles plates-formes (Tow-Yo, bouée, Glider) permettant d'aborder les variations de ces caractéristiques à des échelles (mésos-échelle, sub-mésos-échelle, échelle diurne) longtemps inaccessibles à l'observation.

A l'inverse, l'observation des propriétés biologiques et/ou biogéochimiques, est restée, et reste encore pour une très large part, dépendante d'un échantillonnage discret, forcément laborieux et contraire à une observation à haute résolution. La biogéochimie, ne peut donc être étudiée avec la même "finesse" que les propriétés hydrologiques. Il faut toutefois concéder que, dans les années 80, les premiers fluorimètres ont permis de décrire la répartition spatiale de la Chlorophylle *a* du phytoplancton ; dans le même temps, les transmissiomètres permettaient d'accéder à la turbidité ou à la charge en particules (Dickey *et al.*, 1986 ; Bartz *et al.*, 1988 ; Cullen *et al.*, 1988). Néanmoins et pendant près de 2 décades, ces deux instruments furent les seuls outils disponibles pour étudier, "à haute résolution", les variations de certaines grandeurs biogéochimiques.

Pendant cette période, les travaux d'optique marine, à la fois théoriques et expérimentaux, se sont toutefois multipliés en tirant profit des appareils optiques de paillasse (spectrophotomètres notamment). Ainsi les caractéristiques spectrales des coefficients d'absorption, d'atténuation ou de diffusion (également appelées propriétés optiques inhérentes ou IOP) du matériel biogène et minéral ont été étudiées : un des objectifs était de relier la mesure spectrale d'un coefficient optique à la nature et l'abondance des constituants dits "optiquement significatifs". Par exemple, Morel (1973) a proposé un cadre théorique pour interpréter l'influence de la taille des particules sur la dépendance spectrale du coefficient de diffusion ; au début des années 80, le lien entre la distribution de taille des particules et la pente du spectre d'atténuation a été vérifié expérimentalement, à la fois sur des cultures et sur des échantillons naturels (Diehl et Haardt, 1980 ; Kitchen *et al.*, 1982). De nombreuses études s'attacheront ensuite à décrire les caractéristiques spectrales des coefficients d'absorption et de diffusion pour diverses espèces phytoplanctoniques (Bricaud et Morel, 1986 ; Sathyendranath *et al.*, 1987 ; Bricaud *et al.*, 1988 ; Mitchell et Kiefer, 1988b ; Morel *et al.*, 1993 ; Johnsen *et al.*, 1994) ; la variabilité de ces caractéristiques en fonction des conditions environnementales sera ensuite étudiée (Mitchell et Kiefer, 1988a ; Berner *et al.*, 1989 ; Claustre *et al.*, 1994 ; Bricaud *et al.*, 1995). Les organismes hétérotrophes (ciliés, bactéries,

flagellés) feront également l'objet d'études expérimentales approfondies (Morel et Ahn, 1991 ; Stramski *et al.*, 1992) ainsi, plus récemment, que les virus (Stramski et Mobley, 1997 ; Balch, 2000). Enfin, sur la base de l'information "globale" que représentent les spectres des coefficients optiques, un certain nombre de techniques numériques ou expérimentales seront proposées pour extraire d'autres grandeurs potentiellement utiles à la biogéochimie : pour estimer l'indice de réfraction (Stramski *et al.*, 1988) qui permet d'évaluer la "densité" d'une particule en matière organique, ou pour déconvoluer le matériel algal du matériel non-algal (Kishino *et al.*, 1985 ; Roesler *et al.*, 1989 ; Bricaud et Stramski, 1990).

Le potentiel de l'information spectrale pour aborder des grandeurs biogéochimiques au travers de la "biooptique" devient progressivement une évidence. Cependant, l'instrumentation optique in situ reste une barrière aux applications océanographiques de routine jusqu'à la fin des années 90 et la mise sur le marché de spectrophotomètres mesurant les coefficients spectraux d'absorption et d'atténuation (ac-9, WetLabs[®], Moore *et al.*, 1992 ; Zaneveld *et al.*, 1992). Les premières applications permettent alors d'apporter un éclairage nouveau sur la distribution de grandeurs biooptiques/biogéochimiques à des échelles jusqu'alors inaccessibles à l'investigation. (Chang et Dickey, 1999 ; Twardowski *et al.*, 1999 ; Barth et Bogucki, 2000 ; Oubelkheir, 2001 ; Belzile *et al.*, 2002). S'en suit la mise au point de rétrodiffusiomètres capables de mesurer la fraction de lumière renvoyée vers l'arrière par les particules (ECO-VSF, WetLabs[®], Moore *et al.*, 2000) si bien que l'essentiel des propriétés optiques inhérentes du milieu sont désormais accessibles directement in situ. **Les données présentées dans cette étude ont été acquises en tirant profit de cette nouvelle génération de profileurs optiques.**

Les profileurs optiques marins laissent donc entrevoir d'intéressantes possibilités dans l'étude des variables impliquées dans la pompe biologique du carbone (e.g. phytoplancton, particules, matériel dissous) avec la même résolution que les paramètres décrivant l'hydrologie. Ceci est d'autant plus important que les caractéristiques biogéochimiques en une zone et pour une période donnée sont fortement contraintes par les conditions hydrologiques qui prévalent, telles que, par exemple, l'extension de la couche de mélange ou encore l'intensité de la stratification (Archer, 1995 ; Bustillos-Guzman *et al.*, 1995 ; Doney *et al.*, 1996 ; Barth *et al.*, 2001 ; Siegel *et al.*, 2002). A partir de ces constats, le travail présenté dans ce manuscrit ambitionnait de répondre à deux questions initiales :

- De quelle façon la mesure des IOP et les informations qui peuvent en découler permettent d'observer, en continu, des phénomènes biogéochimiques traditionnellement étudiés par un échantillonnage discret ; quelles sont les limites actuelles de ces approches ?

- Quelle est la nature de la réponse (dépendance) des caractéristiques biogéochimiques aux conditions de forçage hydrologiques ou hydrodynamiques qui prévalent ?

La base de données utilisée a été acquise pendant les campagnes P.O.M.M.E (Programme Océan Multidisciplinaire Méso Echelle) dans l'océan Atlantique Nord présenté comme le principal puits de CO₂ atmosphérique (Sarmiento *et al.*, 1995). Un des processus permettant de soustraire le dioxyde de carbone de l'atmosphère est l'enfouissement de masses d'eau (subduction) dans la thermocline principale. Lorsqu'elle est en surface, cette masse d'eau acquiert des caractéristiques physiques et biogéochimiques (notamment température et pCO₂) qu'elle conserve au moment de la subduction. Ces phénomènes seraient des facteurs importants de l'influence de l'océan sur le climat (Woods et Barkmann, 1986) mais leur connaissance reste empreinte de grandes incertitudes.

Entre le Portugal et les Açores il existe, à une latitude de 42°N, une discontinuité de profondeur de couche de mélange hivernale (DPCMH) ; cette région a été présentée par Paillet et Arhan (1996) comme étant le siège de la subduction d'une partie de l'eau modale subpolaire formé plus au nord. Elle est peu influencée par la circulation générale du bassin (Brügge, 1995 ; Penduff *et al.*, 2001) et caractérisée par la présence de tourbillons méso-échelle (Arhan *et al.*, 1994 ; Pollard *et al.*, 1996). L'objectif du programme P.O.M.M.E. est de « ...comprendre le rôle de la méso-échelle sur les processus de la subduction des eaux modales et de la floraison printanière, ainsi qu'à déterminer les processus régulant les caractéristiques biogéochimiques des masses d'eau modales et le devenir de la matière biogène subductée et exportée sur l'échelle annuelle... » (Mémery et Reverdin, Dossier Scientifique POMME, http://www.lodyc.jussieu.fr/POMME/PROGRAMME/site_pomme_frame.html). La zone d'étude a donc été centrée autour de 42°N dans l'Atlantique Nord Est. Pour bien comprendre l'influence de ces phénomènes sur le CO₂ atmosphérique il était nécessaire de prendre en compte à la fois les processus physiques et biogéochimiques caractérisant les masses d'eau. De même, il fallait « définir » la zone à certaines périodes clés

de son évolution saisonnière. Une campagne hivernale a eu pour but d'identifier les structures tourbillonnaires principales ainsi que les caractéristiques hydrologiques chimiques et biologiques de la colonne d'eau avant la floraison printanière. La prospection de la zone POMME au printemps (mars - avril) visait à comprendre les processus déterminant le déclenchement de cette floraison et de la subduction ; elle devait également permettre d'enregistrer les caractéristiques des masses d'eau avant qu'elles ne soient isolées de l'atmosphère. Enfin la période de septembre à octobre a été mise à profit pour observer le devenir des masses d'eau subductées et l'état des stocks de matière organique dissoute potentiellement exportable lors du rétablissement des convections hivernales.

Le programme **P.O.M.M.E.** repose donc fortement sur l'étude **du couplage entre le forçage physique et la réponse biogéochimique**. De plus, la prédominance de la circulation méso-échelle dans la zone d'étude contribue à une **forte hétérogénéité des conditions hydrologiques et conduit donc, a priori, à des signatures biogéochimiques types**.

Ce travail a été organisé de la façon suivante :

Le **chapitre I** présente les bases théoriques permettant de comprendre et d'interpréter les mesures optiques réalisées dans le cadre de cette étude

Le **chapitre II** présente la méthodologie et le travail de traitement qui ont permis de constituer la base de données.

Le **chapitre III** définit et valide les différentes méthodes nécessaires à la conversion des mesures optiques en grandeurs biogéochimiques.

Le **chapitre IV** présente une expérience de laboratoire où sont réalisées et interprétées des mesures biooptiques et biogéochimiques menées sur une culture de phytoplancton calcifiant, *Emiliana huxleyi*. Cette étude a été menée en préalable à l'étude in situ.

Le **chapitre V** permet une première analyse des caractéristiques biooptiques et biogéochimiques de la zone POMME au travers de leur variations saisonnières ; la connaissance de la situation saisonnière moyenne "type" à chaque période permet dans un deuxième temps d'extraire la variabilité associée à la circulation méso-échelle.

Le **chapitre VI** propose une analyse plus approfondie de l'influence de cette circulation à méso-échelle sur la répartition des caractéristiques biooptiques et biogéochimiques dans la colonne d'eau.

La variabilité à sub-méso-échelle est étudiée dans le **chapitre VII** en réalisant une analyse de deux radiales haute résolution (~2 milles), au printemps et en été.

La **Conclusion Générale** servira de bilan à cette étude : ce que nous avons observé, les questions restant en suspens et les éventuelles perspectives à ce travail.

Chapitre I

I / Rappels d'optique marine utiles pour l'estimation de grandeurs biogéochimiques

I.1) Définitions

Dans le milieu marin la propagation du champ électromagnétique composant la lumière (champ radiatif) est influencée par la présence des composants particulaires et dissous ; les modifications qu'ils engendrent sont estimées par différents coefficients optiques. Preisendorfer (1961) propose de classer ces coefficients en deux grands groupes de propriétés.

Il définit ainsi les **propriétés optiques apparentes** (Apparent Optical Properties – **AOP**) et les **propriétés optiques inhérentes** (Inherent Optical Properties – **IOP**) toutes deux dépendantes de la nature des composants présents dans le milieu.

Les IOP traduisent l'influence de ces composants sur le champ radiatif alors que les AOP décrivent sa propagation dans le milieu (pénétration à l'interface océan-atmosphère, diminution de l'énergie radiative avec la profondeur, modification spatiale, etc.). La propagation du champ radiatif dépend de sa structure géométrique qui est partiellement influencée par les IOP. Les propriétés optiques apparentes dépendent donc aussi des propriétés optiques inhérentes (Figure 1).

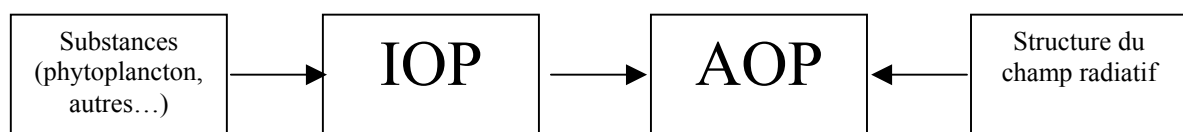


Figure 1. Relations causales entre les composants de la colonne d'eau, la structure du champ radiatif et les propriétés optiques inhérentes et apparentes. D'après Morel et Bricaud (1986).

La distinction entre ces deux familles est liée à leur dépendance par rapport à la structure géométrique initiale du champ radiatif. Les IOP en sont indépendantes contrairement aux AOP. Les **propriétés optiques inhérentes** sont donc uniquement liées aux **constituants du milieu marin** et cette étude s'attachera à présenter leurs variations.

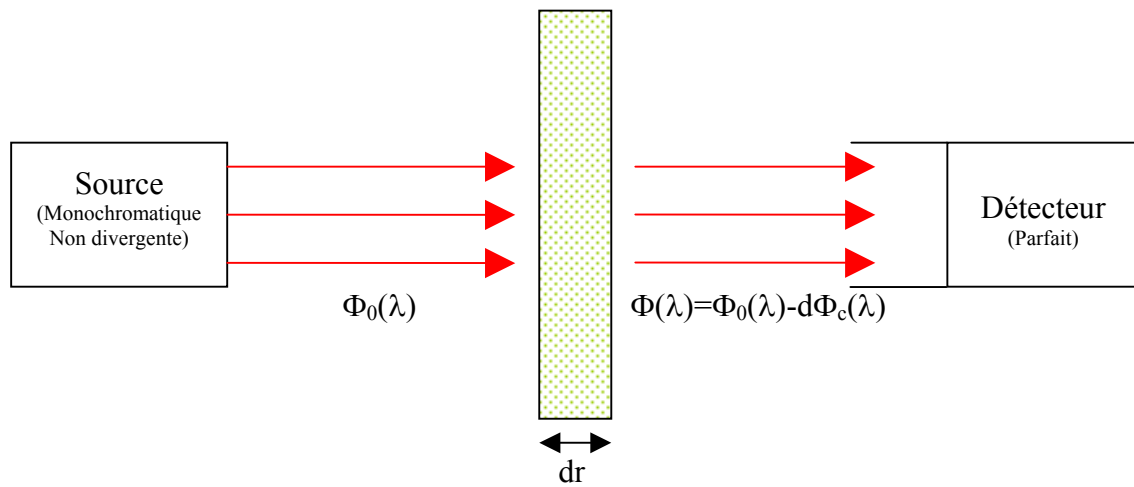


Figure 2. Principe expérimental utilisé pour définir les propriétés optiques inhérentes.

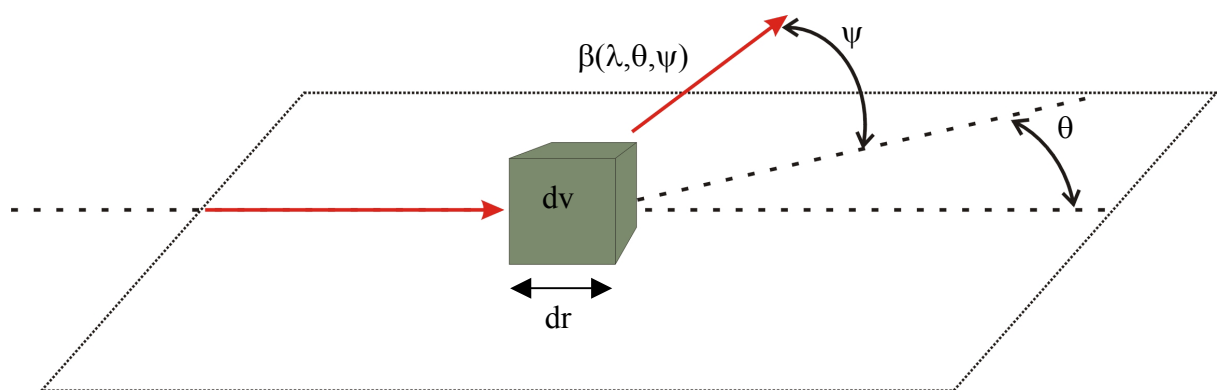


Figure 3. Diffusion par un volume infinitésimal dv dans la direction (θ, ψ) à la longueur d'onde λ .

I.1.1. Propriétés Optiques Inhérentes

La définition des IOP repose sur des conditions expérimentales idéales a priori impossibles à mettre en pratique. Elle considère un milieu **homogène d'épaisseur infinitésimale** (dr). Ce milieu est éclairé perpendiculairement par une source lumineuse monochromatique de longueur d'onde λ (nm) d'intensité $\Phi_0(\lambda)$ et dont les rayons sont parallèles (i.e. source non divergente). Une proportion de ce flux est atténuée [$d\Phi_c(\lambda)$] dans l'épaisseur traversée et la partie restante atteint un détecteur dont l'angle d'acceptance est nul afin que seuls les photons ayant conservé leur direction initiale soient récupérés (Figure 2). Dans ces conditions expérimentales, le flux atteignant le détecteur [$\Phi(\lambda)$] peut être calculé selon la loi de Beer-Lambert (Eq. 1) en fonction du flux initial [$\Phi_0(\lambda)$], de l'épaisseur du milieu traversé (dr) et du coefficient d'**atténuation** $c(\lambda)$ (exprimé en m^{-1}) caractérisant le milieu.

$$\phi(\lambda) = \phi_0(\lambda) \times e^{-c(\lambda) \times dr} \rightarrow \text{intégration} \rightarrow \phi(\lambda) = \phi_0(\lambda) \times e^{-c(\lambda) \times dr} \quad \text{Eq. 1}$$

L'atténuation traduit la perte d'énergie lumineuse (photons) selon la direction initiale du flux ; cette perte peut avoir deux origines. L'énergie des photons est utilisée ; ceci implique leur disparition, c'est le phénomène d'**absorption** évalué par son coefficient $a(\lambda)$ (m^{-1}). L'onde électromagnétique peut aussi être déviée de sa direction initiale ainsi que les photons qui lui sont associés ; l'intensité de cet événement est caractérisée par le coefficient de **diffusion** $b(\lambda)$ (m^{-1}). On a donc :

$$c(\lambda) = a(\lambda) + b(\lambda) \quad \text{Eq. 2}$$

Dans le cas de la diffusion, les photons existent toujours et constituent un flux émergent du volume infinitésimal dv d'épaisseur dr (Figure 3). Ce volume se comporte comme une source lumineuse et l'intensité du flux émis dans la direction (θ, ψ) est évaluée par une autre propriété inhérente : l'**indicatrice de diffusion** $\beta(\lambda, \theta, \psi)$. Dans le cas de l'optique marine, le milieu considéré est composé de particules orientées de façon aléatoire. Il ne présente donc pas d'organisation spatiale comme dans un cristal et il existe alors une symétrie selon la direction azimutale (ψ) ; β ne dépend plus que de λ et θ (Figure 4) et est exprimé en $m^{-1} sr^{-1}$. La symétrie spatiale évidente sur cette figure permet de ne considérer $\beta(\lambda, \theta)$ que sur l'intervalle $[0, \pi]$ radians (i.e. de 0 à 180°, Figure 5).

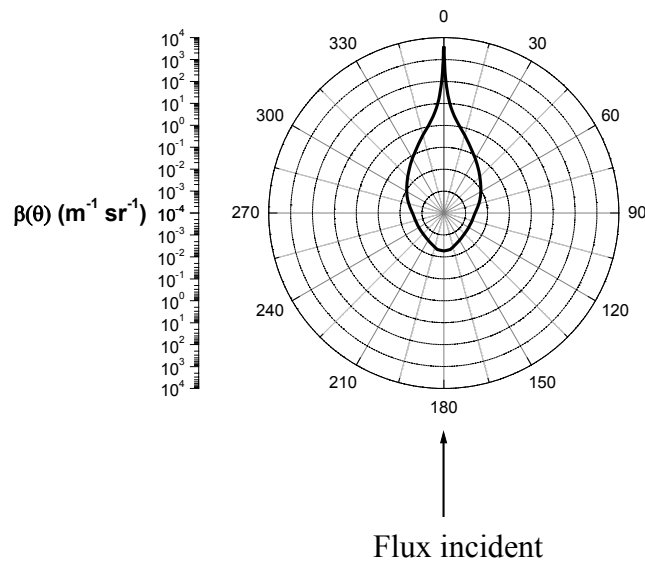


Figure 4. Indicatrice de diffusion d'une particule organique à une longueur d'onde (m⁻¹ sr⁻¹). Communication Personnelle de M. Twardowski (EGS, Avril 2002, Nice).

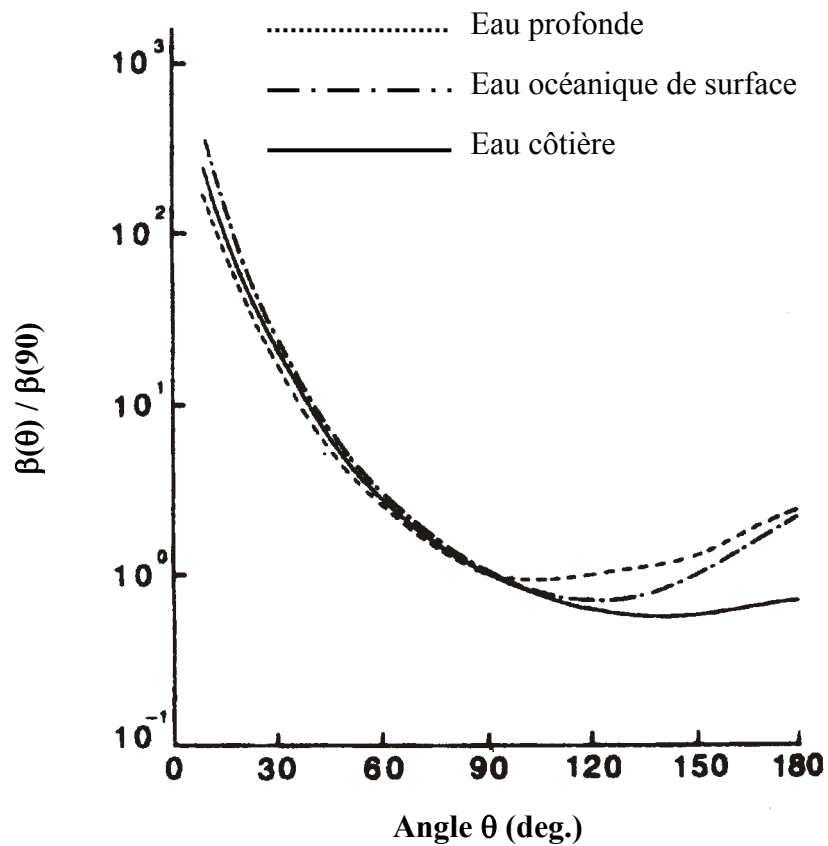


Figure 5. Indicatrice de diffusion à une longueur d'onde normalisée à 90° pour trois sortes d'eaux typiques. D'après Petzold (1972).

L'énergie diffusée dans tout l'espace (4π stéradians) à une longueur d'onde donnée, estimée par le coefficient $b(\lambda)$ (en m^{-1}), correspond alors (à une constante près) à l'intégration de β sur toutes les valeurs de θ comprises entre 0 et π :

$$b(\lambda) = \int_0^{4\pi} \beta(\theta, \lambda) d\Omega = 2\pi \int_{\theta=0}^{\pi} \beta(\theta, \lambda) \sin(\theta) d\theta \quad \text{Eq. 3}$$

De la même manière, l'intégration de β entre 0 et $\pi/2$ correspond au coefficient de diffusion avant $b_f(\lambda)$ (Eq. 4) et la diffusion arrière ou **rétrodiffusion** $b_b(\lambda)$ se calcule en intégrant les valeurs de β entre $\pi/2$ et π (Eq. 5) :

$$b_f(\lambda) = 2\pi \int_{\theta=0}^{\pi/2} \beta(\theta, \lambda) \sin(\theta) d\theta \quad \text{Eq. 4}$$

$$b_b(\lambda) = 2\pi \int_{\theta=\pi/2}^{\pi} \beta(\theta, \lambda) \sin(\theta) d\theta \quad \text{Eq. 5}$$

Comme le montre la figure 5 (échelle logarithmique), l'énergie rétrodiffusée (entre 90° et 180°) est de l'ordre de 1% de la diffusion totale ; on peut utiliser également la probabilité de rétrodiffusion (sans dimension) :

$$\tilde{b}_b(\lambda) = \frac{b_b(\lambda)}{b(\lambda)} \quad \text{Eq. 6}$$

De par la définition des propriétés inhérentes qu'ils servent à estimer, ces coefficients dépendent donc directement des propriétés optiques individuelles de chaque constituant du milieu. Parmi ces constituants, les particules sont certainement ceux dont la variabilité en terme d'origine, de taille, ou de constitution est la plus grande. Des **outils théoriques** ont été développés afin de **relier les coefficients optiques aux caractéristiques des particules responsables de leurs variations** (Bricaud *et al.*, 1983 ; Morel et Ahn, 1990 ; Ahn *et al.*, 1992).

I.1.2. Influences des particules sur les IOP

De la même façon que la capacité d'un milieu à absorber ou diffuser la lumière est estimée par la mesure des coefficients a et b , on peut évaluer cette propriété à l'échelle d'une particule. Il faut alors établir les facteurs d'efficacité (sans dimension) de l'absorption (Q_a), de la diffusion (Q_b), de la rétrodiffusion (Q_{bb}) ou encore de l'atténuation ($Q_c = Q_a + Q_b$). Ils sont définis comme étant le rapport de l'énergie absorbée (ou diffusée, ...) par une particule sur

l'énergie atteignant la surface géométrique (s_g) de cette particule (définie perpendiculairement à la direction du flux lumineux considéré). Les facteurs d'efficacité se rapportent à une particule.

I.1.2.a - Détermination expérimentale

Soit un volume V contenant N particules monodispersées absorbantes et/ou diffusantes ; la présence de ces éléments dans le milieu implique une certaine valeur du coefficient optique $j(\lambda)$ (j peut être a , b , b_b , b_f ou c). La quantité d'énergie absorbée (ou diffusée,...) par une de ces particules est estimée en définissant sa section efficace d'absorption (ou de diffusion,...) σ_a (ou σ_b ,...), exprimée en m^2 :

$$\sigma_j(\lambda) = \frac{j(\lambda)}{N/V} \quad \text{Eq. 7}$$

La définition du facteur d'efficacité conduit à :

$$Q_j(\lambda) = \frac{\sigma_j(\lambda)}{s_g} \quad \text{Eq. 7'}$$

En combinant les équations 7 et 7', on obtient l'expression d'un coefficient optique $j(\lambda)$ en fonction du facteur d'efficacité des particules d'une population monodispersée :

$$j(\lambda) = Q_j(\lambda) \times \frac{N}{V} \times s_g \quad \text{Eq. 8}$$

Dans le cas d'une population polydispersée, plus couramment rencontrée en milieu naturel, l'équation 8 devient :

$$j(\lambda) = \int_{d=0}^{\infty} Q_j(\lambda, d) \times F(d) \times \pi \times \left(\frac{d}{2}\right)^2 \times d(d) \quad \text{Eq. 9}$$

Où $F(d)$ est le nombre de particules de diamètre compris entre d et $d+d(d)$ (i.e. fonction de distribution de taille) et $Q_j(\lambda, d)$ leur facteur d'efficacité à la longueur d'onde λ . Un tel facteur, relatif à une taille de particule, représente peu d'intérêt dans le cas d'une population polydispersée. On utilise alors sa valeur moyenne pour la population :

$$\overline{Q_j(\lambda)} = \frac{\int_{d=0}^{\infty} Q_j(\lambda, d) \times F(d) \times d^2 \times d(d)}{\int_{d=0}^{\infty} F(d) \times d^2 \times d(d)} \quad \text{Eq. 10}$$

Combiné à l'équation 9, on obtient :

$$j(\lambda) = \frac{\pi}{4} \times \overline{Q_j(\lambda)} \times \int_{d=0}^{\infty} F(d) \times d^2 \times d(d) \quad \text{Eq.10'}$$

I.1.2.b - Prédiction des facteurs d'efficacité

L'indice de réfraction¹ d'une particule étant différent de celui de l'eau, il existe, à l'interface eau/particule, des phénomènes de réflexion et réfraction. De plus, si cette particule est suffisamment grande par rapport à la longueur d'onde considérée il y a **diffraction**. Dans ce cas, le théorème de Babinet prévoit que la quantité d'énergie diffusée par diffraction est égale à celle interceptée par la section géométrique de la particule (s_g) : le facteur d'efficacité de la diffusion est donc au moins égal à 1. La prise en compte des phénomènes de **réflexion** à la surface de la particule font que Q_b est toujours supérieur à 1 ($Q_b > 1$).

Le devenir des photons **réfractés** à l'intérieur de la particule peut être envisagé selon deux cas extrêmes :

- la particule est totalement absorbante, Q_a est égal à 1 moins l'énergie perdue par réflexion à l'entrée, d'où $Q_a < 1$
- la particule n'est pas absorbante, tous les photons réfractés finiront par ressortir dans une direction différente du flux initial. Cette dernière hypothèse signifie que Q_a vaut 0 et que toute l'énergie rencontrant la surface géométrique de la particule est diffusée par réflexion ou réfraction ; ce qui, additionné aux phénomènes de diffraction, conduit à $Q_b = 2$.

Ces deux cas extrêmes permettent de montrer que :

$$Q_a \in [0;1[$$

$$Q_b \in]1;2]$$

Q_b atteint sa valeur maximale quand Q_a est minimum (et inversement). Q_c étant la somme de ces deux facteurs, sa valeur peut atteindre 2 ($Q_a \approx 1$ et $Q_b \approx 1$). Cela signifie qu'une particule enlève du milieu deux fois plus d'énergie qu'elle n'en intercepte géométriquement, c'est le « **paradoxe de l'extinction** ».

En réalité, les variations des facteurs d'efficacité dépendent de multiples paramètres (indice de réfraction, taille, capacité absorbante, etc.) et ne peuvent être calculées que par

¹ Rapport des vitesses de propagation de la lumière dans le vide et dans le milieu considéré.

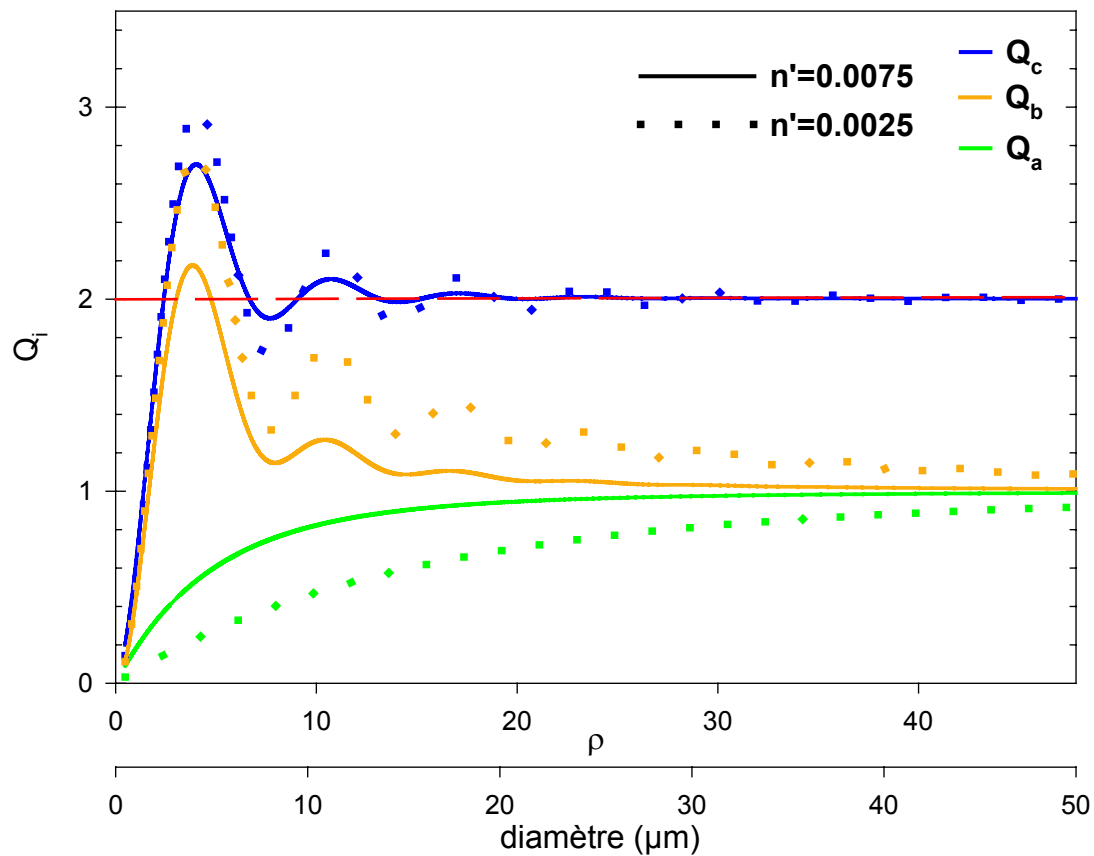


Figure 6. Variations de Q_c , Q_b et Q_a en fonction du paramètre de taille (ρ) ou du diamètre (d) pour différentes valeurs de n' traduisant l'augmentation de l'absorption. Courbes établies pour une population monodispersée avec une valeur n de 1.05 représentative du phytoplancton (Stramski, 1999) et à une longueur d'onde de 440 nm.

l'utilisation de la théorie de Mie. Cependant la résolution de ce problème mathématique est généralement effectuée en utilisant quelques approximations.

✓ Approximation de Van de Hulst

Dans le milieu marin, les particules sont **orientées de façon aléatoire** ; on peut alors les considérer dans leur ensemble comme une population de **sphères** dont la **taille relative** (Eq. 11) **est inférieure à l'unité**. De plus, leur **indice de réfraction n'est pas très différent de celui de l'eau**. Ces caractéristiques correspondent aux conditions nécessaires pour appliquer **l'approximation de la diffraction anormale** (Van de Hulst, 1957). Cette loi permet de calculer les facteurs d'efficacité des particules en utilisant des indices relatifs (sans dimension). On dispose ainsi de :

$$\text{Taille relative}^1 : \alpha = \frac{\pi \times d}{\lambda} \quad \text{Eq. 11}$$

$$\text{Indice de réfraction relatif} : m = n - i \times n' \quad \text{Eq. 12}$$

Où n et n' sont respectivement les parties réelle et imaginaire de l'indice de réfraction relatif par rapport à l'eau ($n = n_s/n_w$ et $n' = n'_s/n'_w$). Cet indice (m) détermine la propagation de l'onde électromagnétique dans le milieu qui est, dans ce cas précis, la particule ; n définit la phase de cette onde et n' la diminution de son intensité (i.e. l'absorption). On calcule ensuite :

$$\text{Paramètre de taille} : \rho = 2 \times \alpha \times (n - 1) \quad \text{Eq. 13}$$

$$\text{Épaisseur optique due à l'absorption} : \rho' = 4 \times \alpha \times n' \quad \text{Eq. 14}$$

Ces grandeurs permettent d'accéder aux facteurs d'efficacité de l'absorption et de l'atténuation selon :

$$Q_a = 1 + 2 \frac{e^{-\rho'}}{\rho'} + 2 \frac{e^{-\rho'} - 1}{\rho'^2} \quad \text{Eq. 15}$$

$$Q_c = 2 - 4e^{-\rho \times \tan \xi} \left[\frac{\cos \xi}{\rho} \sin(\rho - \xi) + \left(\frac{\cos \xi}{\rho} \right)^2 \cos(\rho - 2\xi) \right] + 4 \left(\frac{\cos \xi}{\rho} \right)^2 \cos(2\xi) \quad \text{Eq. 16}$$

$$\text{où } \tan \xi = \frac{n'}{n - 1}$$

¹ λ est la longueur d'onde dans le milieu considéré.

² 's' se rapporte à la substance considérée et 'w' à l'eau pure.

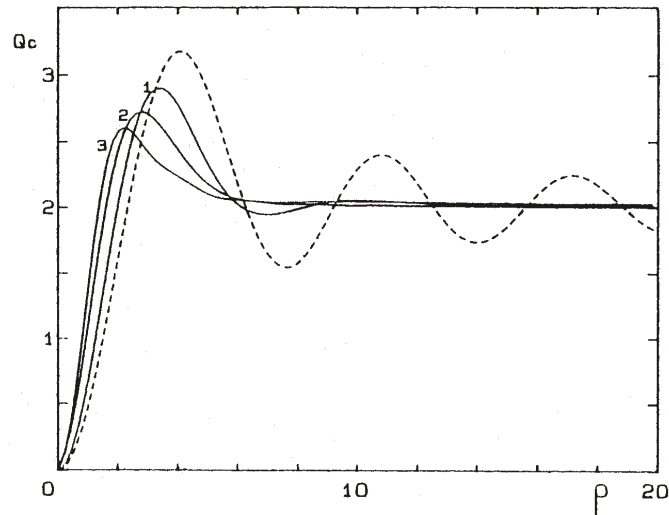


Figure 7. Valeur moyenne du facteur d'efficacité de l'atténuation Q_c (Eq. 10) d'une particule moyenne représentative d'une population polydispersée, tracée en fonction du paramètre de taille correspondant au maximum de la distribution de taille $F(d_m)$. Les courbes 1 à 3 traduisent une augmentation de la largeur de cette distribution (log-normale) telle que le nombre de particules de taille $d_m/2$ ou $2d_m$ [$F(d_m/2)=F(2d_m)$] soit respectivement égale à 0.01, 0.1 et 0.3 fois $F(d_m)$. Le tracé en pointillé représente le cas limite d'une population monodispersée. Toutes les courbes ont été établies dans le cas d'une particule non absorbante ($n'=0$). D'après Morel et Bricaud (1986).

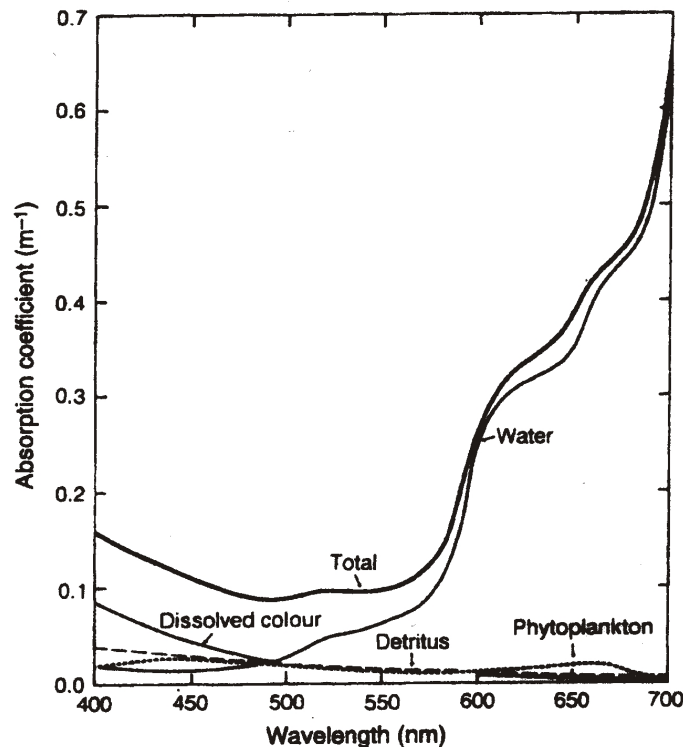


Figure 8. Contribution des principaux constituants à l'absorption totale (trait épais) estimée pour des eaux productives ($1 \text{ mgChl}a \text{ m}^{-3}$). D'après Kirk (1994).

Q_b est déterminé par différence entre Q_c et Q_a . On obtient alors les variations des facteurs d'efficacité en fonction du paramètre de taille (ρ) (Figure 6) ; cette figure met en évidence le comportement asymptotique (en accord avec la théorie) des facteurs d'efficacité lorsque la taille des particules augmente.

Dans le cas d'une population naturelle polydispersée, le facteur d'efficacité moyen est estimé pour une valeur de ρ correspondant au maximum de la distribution de taille. La valeur de Q_i est alors dépendante de la largeur de la distribution et cela induit un phénomène de lissage des courbes (Figure 7).

En dehors du fait d'être polydispersée, une population naturelle est constituée d'une multitude de particules ayant chacune une efficacité variable en terme d'absorption ou de diffusion en fonction de son origine. Il est donc nécessaire de discriminer **l'influence des différents composants** de la colonne d'eau sur ses **propriétés optiques**.

I.2) Variations de a et b en océan ouvert

I.2.1. Absorption (a)

Le spectre d'absorption mesuré sur un échantillon d'eau prélevé en océan ouvert résulte de la présence de tous les constituants optiquement significatifs. Ceux-ci sont l'eau (H_2O), le phytoplancton (ϕ), le matériel particulaire non algal (NAP^1) et le matériel organique dissous coloré ($CDOM^2$). Le spectre d'absorption total est issu de la somme de toutes ces contributions (Eq. 17 et Figure 8) :

$$a_t = a_{H_2O} + a_\phi + a_{NAP} + a_{CDOM} \quad \text{Eq. 17}$$

I.2.1.a - Eau

La forme du spectre d'absorption au-delà de 500 nm est majoritairement déterminée par l'eau avec les épaulements caractéristiques des harmoniques de vibration des liaisons oxygène-hydrogène (O-H) des molécules H_2O (Figure 8). De nombreuses études se sont attachées à définir les propriétés optiques de l'eau pure (Morel et Prieur, 1977 ; Smith et Baker, 1981 ; Buiteveld *et al.*, 1994 ; Pope et Fry, 1997 ; Sogandares et Fry, 1997), cependant leur utilisation dans cette étude est restreinte au traitement initial des données. En effet l'eau de mer (eau pure + minéraux dissous) étant le seul constituant qui ne varie pas dans nos mesures, sa contribution optique sera systématiquement déduite des mesures lors du

¹ Non Algal Particles

² Colored Dissolved Organic Matter

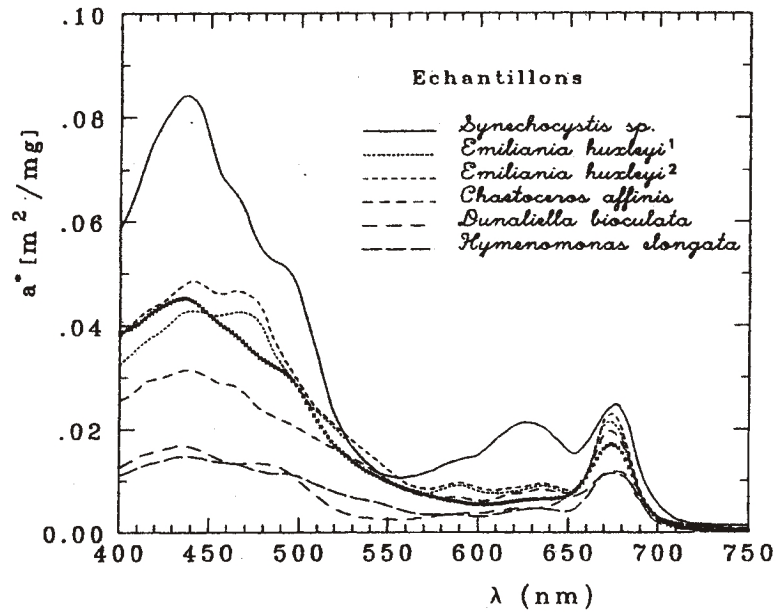


Figure 9. Spectres d'absorption spécifiques d'espèces phytoplanctoniques en culture. Le trait épais représente un spectre moyen sur 14 espèces. Selon Ahn (1990).

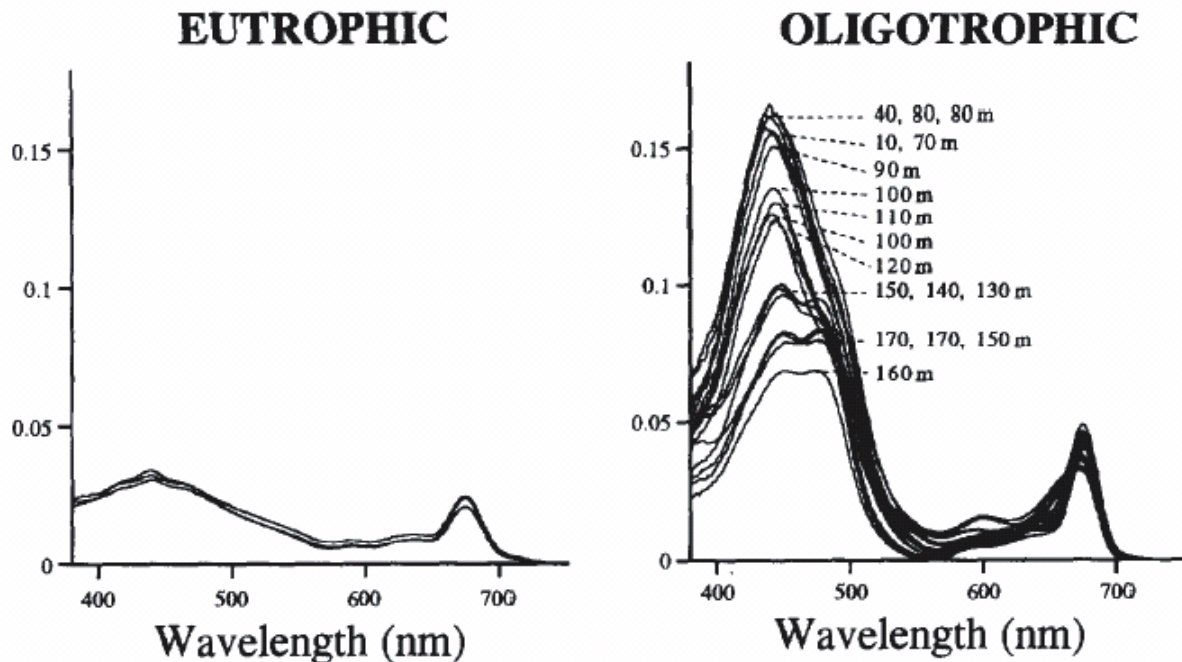


Figure 10. A gauche : spectre d'absorption spécifique acquis sur un site eutrophe dominé par des diatomées présentant un « package effect » élevé. A droite : idem, à un site oligotrophe dominé par du picophytoplancton ; notons toutefois que le pic entre 400 et 500 nm sur les spectres obtenus entre 0 et 120 m est en partie due à la présence de Zéaxanthine (photoprotectant). D'après Babin *et al.* (1996).

traitement des données (cf. Section II.5.1.a). Ceci est rendu possible par le fait que ses propriétés absorbantes en fonction de sa température et sa salinité sont bien connues (Waggener *et al.*, 1964 ; Pegau *et al.*, 1995 ; Pegau *et al.*, 1997).

I.2.1.b - Cellules phytoplanctoniques

Les spectres d'absorption de diverses espèces phytoplanctoniques normalisés par leur concentration en chlorophylle *a* (spectres d'absorption spécifique) présentent une grande variabilité spectrale (Figure 9).

La première cause de variabilité est la **composition pigmentaire** des cellules (Bricaud *et al.*, 1988 ; Bidigare *et al.*, 1990 ; Hoepffner et Sathyendranath, 1991 ; Lutz *et al.*, 1996 ; Stuart *et al.*, 1998 ; Kirkpatrick *et al.*, 2000). En effet, bien que les organismes photosynthétiques aient en commun le fait d'utiliser l'énergie lumineuse par l'intermédiaire des pigments, il n'existe pas de « pool pigmentaire » type. La chlorophylle *a*¹ est le seul pigment universel de par sa place terminale dans l'appareil photosynthétique ; mais ses bandes d'absorption (440 et 676 nm) laissent passer une grande partie des photons dont l'énergie correspond à la bande spectrale du visible. Pour augmenter ses capacités d'absorption la cellule dispose de toute une gamme de pigments accessoires tels que la chlorophylle *b*, les chlorophylles *c* (*c*₁, *c*₂, *c*₃), les caroténoïdes et les biliprotéines qui présentent des bandes d'absorption principalement réparties dans le bleu, vert, et le rouge. Certains de ces pigments sont spécifiques à des groupes phytoplanctoniques (Jeffrey *et al.*, 1997) ; ainsi les phycobilines ne se rencontrent que chez les cryptophycées et les cyanobactéries, la fucoxanthine est surtout présente dans les diatomées et la 19'-Hexanoyloxyfucoxanthine se retrouve uniquement chez les prymnesiophycées. Certaines irrégularités sur le spectre d'absorption peuvent donc donner des indices sur les groupes en présence. Notons que ces pigments spécifiques sont utilisés dans des approches dites chemotaxonomiques (Claustre, 1994, Vidussi *et al.*, 2000).

Indépendamment de leur spécificité taxonomique, les pigments accessoires peuvent apporter une information sur le devenir des photons absorbés. Certains caroténoïdes tels que la zéaxanthine, la diadinoxanthine, la diatoxanthine et le β carotène ne transmettent pas leur énergie de désexcitation à la chlorophylle *a* ; ils protègent la cellule de cet excès énergétique en l'éliminant sous forme de chaleur, ce sont des pigments **photoprotectants**. Leur présence en forte proportion indique donc que la cellule n'utilise pas toute l'énergie qu'elle capte.

¹ ou ses variantes telle que la Divinyl-Chlorophylle *a*

La répartition des pigments accessoires varie fortement entre les espèces mais aussi en fonction des conditions environnementales tels que la disponibilité en sels nutritifs ou en lumière (Falkowski et LaRoche, 1991 ; Claustre *et al.*, 1994 ; Johnsen *et al.*, 1994 ; Babin *et al.*, 1996). Ces variations se répercutent sur la forme du spectre d'absorption.

La deuxième cause de variabilité dans les spectres d'absorption réside dans le **package effect** aussi présenté comme l'**effet de discrétisation de la matière** ; il a été mis en évidence par Duysens (1956). La constatation expérimentale de ce phénomène est relativement simple. Il suffit de mesurer le spectre d'absorption de cellules phytoplanctoniques en suspension puis de faire éclater leurs structures cellulaires afin que le matériel interne (dont les pigments) se retrouve directement dans la solution. Le spectre alors mesuré dans ces conditions présente des valeurs plus élevées que celui acquis lorsque les cellules étaient intactes. Ainsi une quantité donnée de pigments absorbe plus lorsqu'elle est en solution que lorsqu'elle est concentrée à l'intérieur d'un volume. L'intensité de ce phénomène dépend simultanément du **diamètre de la cellule** et de sa **concentration interne en pigments** (Morel et Bricaud, 1981) ; de ce fait, il est plus accentué dans les grosses cellules du microplancton ou bien dans des cellules bénéficiant d'un faible éclaircissement (augmentation de la charge pigmentaire, Berner *et al.*, 1989). Cette dépendance vis-à-vis de la taille des cellules a notamment été observée entre des sites eutrophes (dominés par du microphytoplancton) et des sites oligotrophes où le picoplancton domine (Bricaud *et al.*, 1995a ; Allali *et al.*, 1997 ; Babin *et al.*, 1996 - Figure 10).

I.2.1.c - Matière particulaire non algale (NAP)

Ce terme définit l'ensemble des particules organiques ou non présentes dans le milieu à l'exception des cellules phytoplanctoniques. Il s'agit donc de la matière détritique « vraie » résultant du fonctionnement et de la dégradation du système (fragments organiques ou minéraux, pelotes fécales, etc.) ; mais aussi des organismes hétérotrophes vivants comme les bactéries, les flagellés, les ciliés ou bien encore les virus. Enfin dans certaines régions océaniques (eaux côtières du cas 2) ou à la suite d'évènements ponctuels dans l'océan ouvert (eaux du cas 1), le « pool » détritique peut potentiellement inclure des poussières d'origine continentale (Duce et Tindale, 1991 ; Romero *et al.*, 1999 ; Claustre *et al.*, 2002).

La dépendance spectrale du coefficient d'absorption de ce matériel peut être approximée par une décroissance exponentielle de l'ultraviolet vers l'infrarouge ; celle-ci se traduit par la relation :

$$a_{NAP}(\lambda) = a_{NAP}(\lambda_0) \times e^{[-S_1(\lambda-\lambda_0)]} \quad \text{Eq. 18}$$

λ_0 est une longueur d'onde de référence généralement choisie à la limite du rayonnement visible (autour de 400 nm) et S_1 la pente caractérisant le matériel rencontré. Des valeurs de 0.006 à 0.014 nm⁻¹ ont été mesurées respectivement dans le nord ouest de l'océan Pacifique (Kishino *et al.*, 1986) et dans le port de Kiel (Maske et Haardt, 1987) ; Bricaud *et al.* (1998) a proposé une valeur moyenne pour S_1 de 0.011 nm⁻¹.

Les différentes pentes mesurées ainsi que les différentes valeurs de $a_{NAP}(\lambda_0)$ obtenues autour de 400 nm (de 0.01 à 0.4 m⁻¹ - Morrison et Sosik, 2002 ; Chang et Dickey, 1999) traduisent la variabilité de l'absorption par le matériel non algal. Il est nécessaire de connaître la part d'absorption par ce matériel dans l'absorption totale pour accéder au spectre d'absorption strictement phytoplanctonique. Celui-ci est nécessaire dans le développement et la validation des modèles de couleur de l'océan (Kiefer et Mitchell, 1983 ; Ciotti *et al.*, 1999) ou de production primaire (Morel, 1989). C'est pourquoi le spectre d'absorption non algal est souvent évalué de façon directe sur des échantillons discrets (Kishino *et al.*, 1985) ou par déconvolution de l'absorption totale¹ (Roesler *et al.*, 1989 ; Carder *et al.*, 1991 ; Nelson et Guarda, 1995 ; Sosik et Mitchell, 1995 ; Chang et Dickey, 1999).

I.2.1.d - Matière organique dissoute colorée

Cette matière aussi appelée « gelbstoff » ou « substance jaune » représente la partie absorbante, et variable (Vodacek *et al.*, 1995), de la matière organique dissoute. Elle est constituée majoritairement d'acides fulviques et humiques (Carder *et al.*, 1989), mais aussi de lipides et d'acétate dans des proportions qui dépendent de la source de production (phytoplancton, zooplancton, dissolution des pelotes fécales, activité bactérienne, etc.) (Aluwihare *et al.*, 1997 ; Aluwihare et Repeta, 1999).

Les caractéristiques spectrales de ce compartiment sont très proches de celles de la matière particulaire détritique (NAP) et ont conduit à l'établissement d'une relation similaire traduisant la décroissance exponentielle de l'absorption depuis les courtes longueurs d'onde vers les grandes (Jerlov, 1968 ; Bricaud *et al.*, 1981).

$$a_{CDOM}(\lambda) = a_{CDOM}(\lambda_0) \times e^{[-S_2(\lambda-\lambda_0)]} \quad \text{Eq. 19}$$

¹ Notons que ces méthodes de déconvolution utilisent le terme « détritique » pour décrire le matériel « non algal »

La seule différence avec le matériel détritique réside dans la valeur de la pente S_2 généralement plus élevée que S_1 (de 0.011 à 0.030 nm^{-1} , Bricaud *et al.*, 1981 ; Carder *et al.*, 1989 ; Green et Blough, 1994). La similarité de la dépendance spectrale de ces deux compartiments explique le fait qu'ils soient parfois assimilés en un seul pool de matière détritique colorée (CDM), notamment lorsqu'il est extrait par déconvolution d'un spectre d'absorption totale (Roesler *et al.*, 1989 ; Siegel et Michaels, 1996 ; Oubelkheir, 2001 ; Claustre *et al.*, 2002 ; Siegel, D.A. *et al.*, 2002).

La forte absorption du CDOM aux courtes longueurs d'ondes est en fait due à l'utilisation de l'énergie lumineuse pour la transformation des molécules organiques en des formes optiquement inactives de carbone organique dissous (Vodacek *et al.*, 1997 ; Moran *et al.*, 2000 ; Whitehead *et al.*, 2000), ou bien de façon moins importante en carbone inorganique dissous (Miller et Zepp, 1995 ; Vodacek *et al.*, 1997 ; Zafiriou *et al.*, 2003) ou encore en peroxyde d'hydrogène (H_2O_2 - Andrews *et al.*, 2000). Les UV-B (280-320 nm) semblent être les principaux acteurs de ces réactions (Kirk, 1994) et, dans des conditions d'éclairement intensif prolongé (forte luminosité et stratification), la **photooxydation** peut être un **puits de CDOM**.

La frontière entre le matériel dissous et particulaire est fixée expérimentalement à 0.2 μm . Il faut noter que cette limite est supérieure à la taille de certains éléments qui ne correspondent pas à la définition du matériel dissous comme les colloïdes (Koike *et al.*, 1990 ; Ridal et Moore, 1993) ou les virus (Balch, W. M., 2000).

I.2.2. Diffusion (b)

Le spectre de diffusion comme celui de l'absorption résulte des effets cumulés des différents composants de la colonne d'eau. Cependant l'influence du matériel dissous sur la diffusion est nulle puisqu'il ne présente pas de différence significative d'indice de réfraction par rapport à l'eau. On obtient alors la relation :

$$b_t = b_{H_2O} + b_\phi + b_{NAP} \quad \text{Eq. 20}$$

I.2.2.a - Molécules d'eau

La théorie d'Einstein-Schmoluchowski a permis de décrire l'indicatrice de diffusion moléculaire de l'eau pure ; son intégration sur tout l'angle solide fournit le coefficient de diffusion de l'eau pure. Celui-ci présente une dépendance spectrale en $\lambda^{-4.3}$ (Morel, 1974 ; Buiteveld *et al.*, 1994). De la même façon que pour l'absorption, la contribution de l'eau pure sera systématiquement retirée des valeurs mesurées lors du traitement des données.

I.2.2.b - Matériel particulaire

Les processus de diffusion particulaire sont principalement dépendants de la taille des particules ainsi que de leur indice de réfraction (m , Eq. 12) (Kitchen *et al.*, 1982 ; Gordon *et al.*, 1984 ; Bricaud et Morel, 1986) ; or ces deux facteurs varient fortement entre les différents composants de l'assemblage particulaire (phytoplancton, détritus, hétérotrophes, ...). De ce fait, il est difficile de présenter l'influence de chacun de ces stocks sur le spectre de diffusion. Ainsi, contrairement à l'absorption, les particules diffusantes de la colonne d'eau sont généralement étudiées suivant leur taille ou leur indice de réfraction plutôt qu'en fonction de leur statut dans le système (vivant ou détritique) (Morel et Ahn, 1991 ; Voss *et al.*, 1998 ; Balch, W. M., 2000).

(i) Influence de l'indice de réfraction

La valeur de l'indice de réfraction dépend de la composition chimique des particules et de leur densité (Figure 11). Un indice de réfraction élevé contribue à augmenter les phénomènes de diffusion à l'interface de la particule. La présence dans le milieu d'un grand nombre de constituants avec un tel indice augmente significativement le coefficient de diffusion (Figure 12).

Ainsi la présence de matériel inorganique, souvent associé à un indice de réfraction élevé (Figure 11b), induit une augmentation de $b(\lambda)$; toutefois ce type de matériel influence aussi la forme de l'indicatrice de diffusion en modifiant la probabilité de rétrodiffusion (\tilde{b}_b - Figure 13).

De plus, dans le cas de particules absorbantes, l'indice de réfraction est diminué par sa partie imaginaire (n'). Celle-ci traduit les processus d'absorption, l'influence de n' sur n est donc plus importante à proximité des pics d'absorption caractéristiques des pigments (Bricaud *et al.*, 1983 ; Morel et Bricaud, 1986 ; Ahn *et al.*, 1992) (Figure 14). La présence des pigments conduit donc à une diminution de l'indice de réfraction relatif à travers la valeur de n' ; ce qui implique une dépression du spectre du coefficient de diffusion à proximité des pics d'absorption (400 à 500 nm et autour de 676 nm - Figure 15).

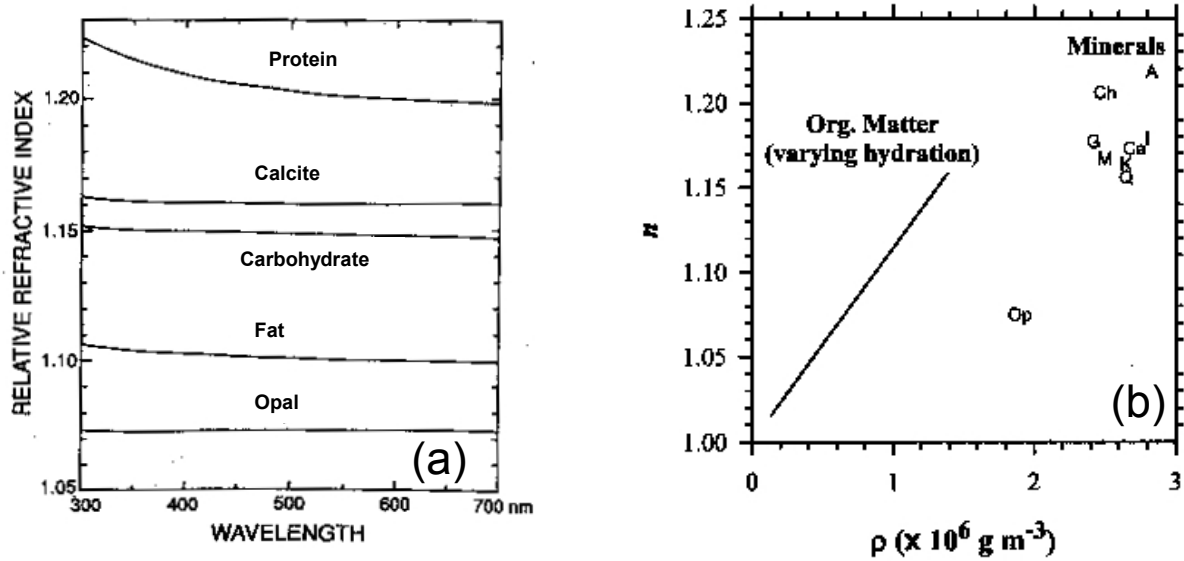


Figure 11. (a) Spectre de l'indice de réfraction relatif à l'eau des principaux constituants du phytoplancton. D'après Aas (1996). (b) Indice de réfraction de la matière organique et différents minéraux en fonction de la densité de la particule considérée. Les minéraux sont aragonite (A), calcite (Ca), chlorite (Ch), gibbsite (G), illite (I), kaolinite (K), montmorillonite (M), opale (O) et quartz (Q). D'après Babin *et al.* (2003).

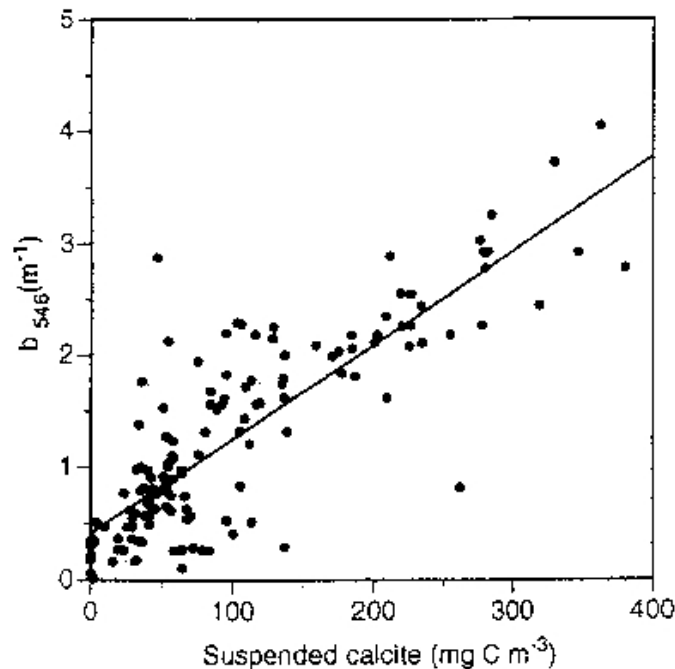


Figure 12. Coefficient de diffusion à 546 nm en fonction de la concentration en calcite libre (coccolithes détachés) à l'intérieur d'un bloom de coccolithophoridés. D'après Balch *et al.* (1996).

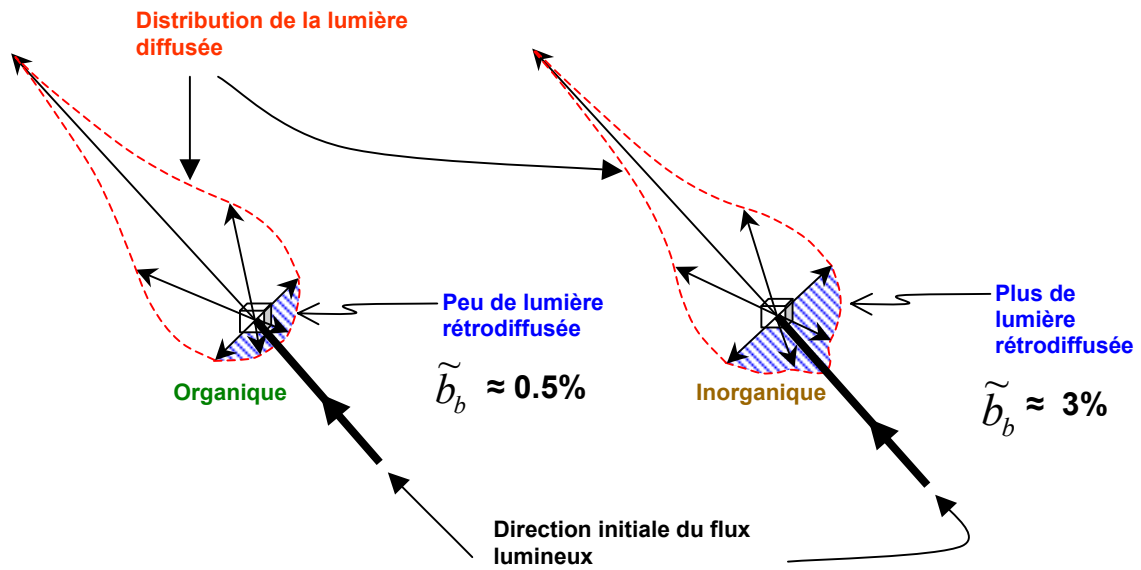


Figure 13. Indicatrice de diffusion (VSF) d'une particule de nature organique (à gauche) et inorganique (à droite). Communication Personnelle de M. Twardowski à EGS 2002.

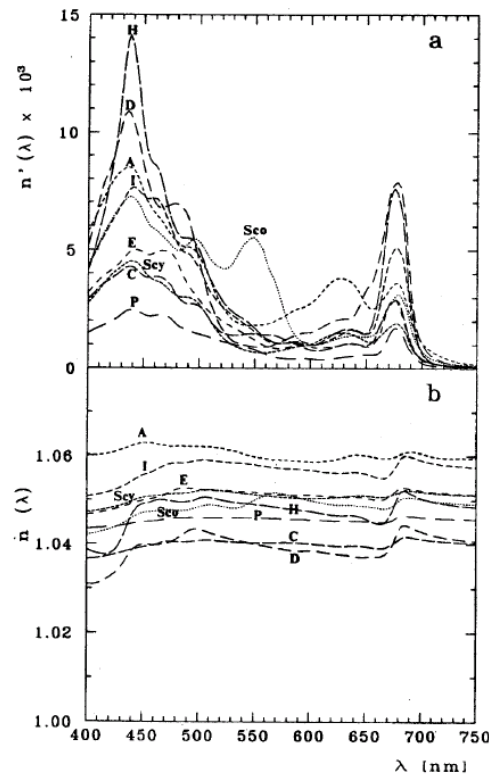


Figure 14. Spectres (a) de la partie imaginaire de l'indice de réfraction relatif, $n''(\lambda)$; (b) de la partie réelle de l'indice de réfraction relatif, $n(\lambda)$ pour différentes espèces phytoplanctoniques en culture. D. bioculata, H. elongata, E. huxleyi, I. galbana, P. micans, C. fragarioides, Synechococcus sp., Synechocystis sp. et A. marina. D'après Ahn *et al.* (1992).

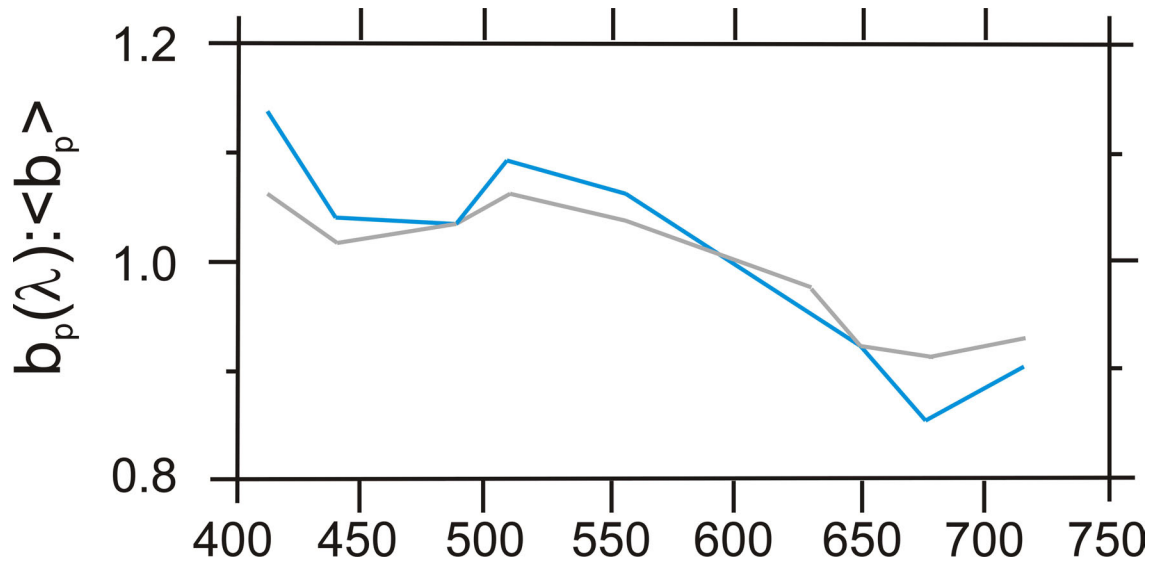


Figure 15. Spectres de diffusion moyens normalisés par leur intégrale dans l'Atlantique (tracé gris) et en Méditerranée (tracé bleu). Eaux du cas 1, d'après Babin *et al.* (2003).

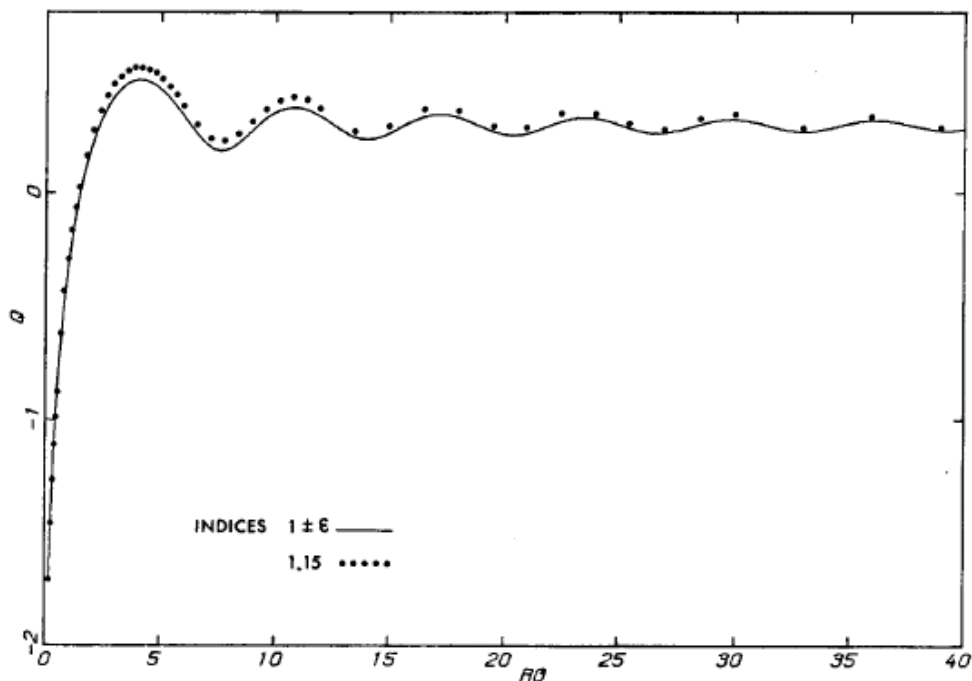


Figure 16. Coefficient d'efficacité de la diffusion, porté selon une échelle logarithmique, en fonction du paramètre de taille (ρ). En trait plein, valeurs calculées selon l'équation 19 pour n très voisin de 1 ($n=1+\epsilon$). Les pointillés correspondent aux valeurs calculées avec la formulation exacte de la théorie de Mie pour n différent de 1 ($n=1.15$). Figure extraite de Morel (1973).

(ii) *Influence de la taille*

Nous avons vu qu'il était possible, sous certaines conditions, de prédire les facteurs d'efficacité de l'absorption et de l'atténuation des particules (cf. Section I.1.2.b). Pour des particules non absorbantes ($n''=0$) et d'indice de réfraction très voisin de 1, Van de Hulst, (1957) a montré que l'on peut aussi calculer le facteur d'efficacité de la diffusion (Q_b) en fonction du paramètre de taille (ρ) selon l'équation 21 (Figure 16).

$$Q_b = 2 - \frac{4}{\rho} \sin(\rho) + \frac{4}{\rho^2} (1 - \cos(\rho)) \quad \text{Eq. 21}$$

$$\rho = 2 \times \frac{\pi d}{\lambda} \times (n - 1)$$

Si l'on considère des particules appartenant à une même classe de taille et d'indice de réfraction constant quel que soit la longueur d'onde (λ), ρ ne varie qu'en fonction de λ . Pour des valeurs suffisamment faibles du paramètre de taille correspondant à la première partie ascendante de la courbe, Q_b varie alors en λ^{-x} (Morel, 1973).

La répartition des particules dans l'océan en fonction de leur taille est généralement décrite par la loi puissance dite de « Junge » (Bader, 1970 ; Jonasz, 1983) :

$$\frac{dN}{dd} = K \times d^{-j} \quad \text{Eq. 22}$$

dN est le nombre de particules dans l'intervalle de taille dd , K une constante d'amplitude et j **l'exposant de Junge**. Les valeurs prises par la constante j dans une population naturelle sont comprises entre 2.5 et 5, la plupart appartenant à l'intervalle [3.5,4] (Bader, 1970 ; Jonasz, 1983). De telles valeurs traduisent la prédominance des particules de petite taille.

Morel (1973) a montré, pour une population répartie selon une loi de Junge, que la dépendance spectrale du coefficient d'efficacité de la diffusion (x) est liée à l'exposant de Junge (j) selon l'équation 23.

$$x = j - 3 \quad \text{Eq. 23}$$

Dans cette même étude, l'auteur a démontré l'influence de la taille des particules sur la diffusion à un angle précis. La diffusion entre 90° et 180° (**rétrodiffusion**) est **majoritairement due aux petites particules** ; une augmentation de la taille influence préférentiellement la diffusion aux petits angles ou diffusion avant. Etant donné la loi de

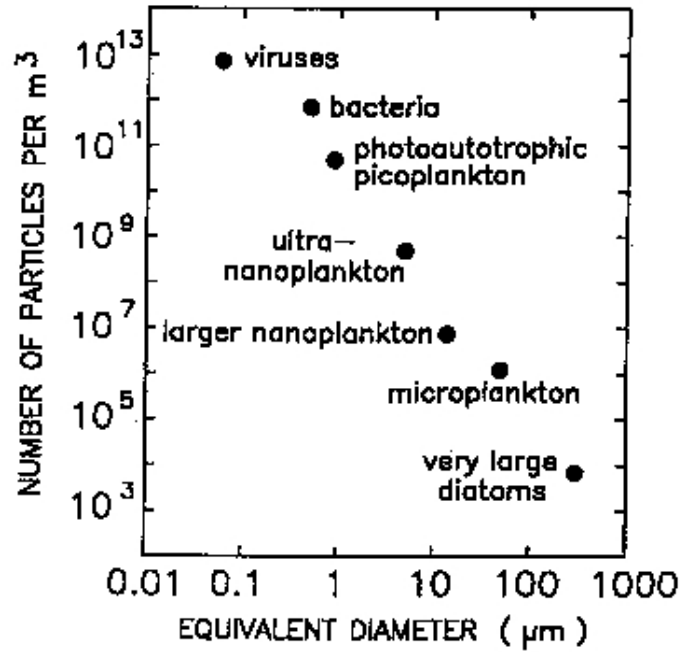


Figure 17. Abondance des principaux groupes de microorganismes rencontrés en océan ouvert (échelles logarithmique). Le diamètre équivalent correspond à la moyenne de la classe de taille du groupe considéré. D'après Stramski et Kiefer (1991).

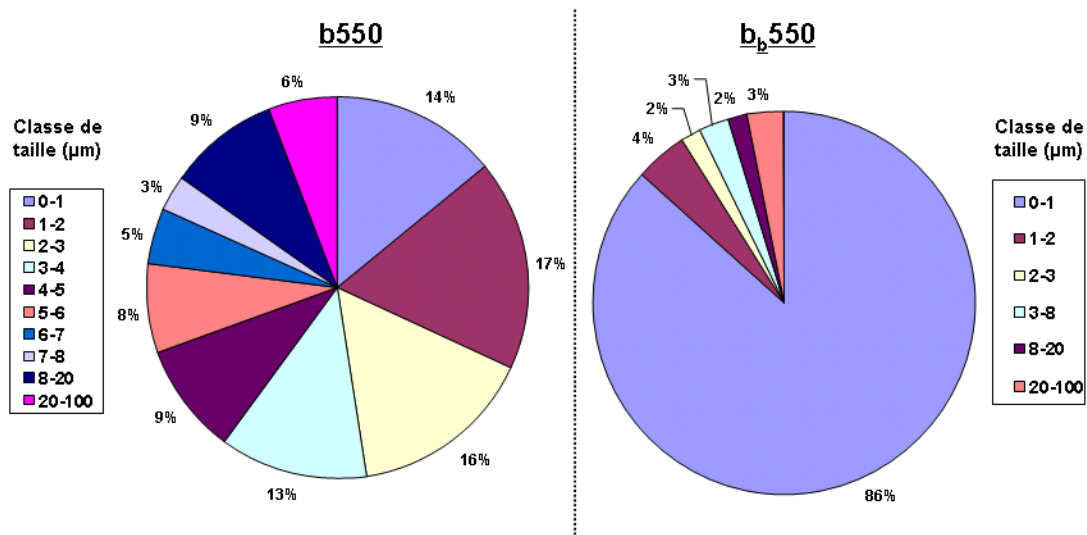


Figure 18. Contributions calculées des différentes classes de tailles au coefficients de diffusion et rétrodiffusion à 550 nm [respectivement $b(550)$ et $b_b(550)$]. Calculs effectués pour des particules réparties selon une distribution de taille $F(D) \sim D^{-4}$, et d'indice de réfraction relatif moyen $n=1.05$ et $n'=0$. Redessiné d'après les figures 6 et 7 de Stramski et Kiefer (1991).

distribution de taille caractérisant les particules marines, elles sont d'autant plus représentées qu'elles sont petites (Figure 17).

Plus récemment Stramski et Kiefer (1991) ont mené une étude exhaustive sur l'influence relative des différentes classes de taille sur les coefficients de diffusion et rétrodiffusion. Qu'il s'agisse de la diffusion ou de la rétrodiffusion, plus de 92 % du coefficient à 550 nm est dû à la présence des particules de diamètre inférieur à 20 µm. Dans ce compartiment, qui représente la majorité des microorganismes, on se rend compte que les très petites particules (inférieures à 1 µm) sont responsables de 86 % de la rétrodiffusion alors qu'elles n'interviennent que dans 14 % de la diffusion.

La composition du milieu marin influence donc fortement les propriétés absorbantes et diffusantes de celui-ci. L'**optique marine** permet alors d'obtenir une information **quantitative**, à travers **certaines longueurs d'onde**, et **qualitative** à partir de la **dépendance spectrale** de ces coefficients.

I.3) Estimation de grandeurs biogéochimiques

I.3.1. Concentrations et Coefficients spécifiques

Par définition, le coefficient spécifique d'un constituant ($m^2 \text{ mgConstituant}^{-1}$) est établi en normalisant le coefficient mesuré par la concentration de celui-ci :

$$J_{\text{constituant}}^*(\lambda) = \frac{J_{\text{constituant}}(\lambda)}{[\text{constituant}]} \quad \text{Eq. 24}$$

Il devrait donc permettre de déterminer une concentration dans le milieu à partir d'une mesure optique. Ce principe théorique se heurte aux conditions expérimentales ; la valeur d'un coefficient optique en milieu naturel est souvent le résultat de la présence de plusieurs constituants. Ainsi l'utilisation de l'équation 24 dans l'équation 17 conduit à :

$$a_t(\lambda) - a_{H_2O}(\lambda) = a_{\varphi}^*(\lambda) \times [Chla] + a_{NAP}^*(\lambda) \times [NAP] + a_{CDOM}^*(\lambda) \times [CDOM] \quad \text{Eq. 25}$$

On se rend alors compte que pour accéder aux concentrations de chaque constituant il faut d'abord déterminer la proportion de leur absorption respective ($a_{\text{cons.}}^* \times [\text{cons.}]$) dans le coefficient total. Plusieurs études se sont attachées à déconvoluer les différentes influences sur le coefficient d'absorption global. Prieur et Sathyendranath (1981) puis Twardowski et

Donaghay (2001) séparent la contribution du matériel particulaire de celle du matériel dissous. Kishino *et al.* (1985) et Bricaud et Stramski (1990) proposent de retrouver le spectre d'absorption du phytoplancton en déduisant l'influence de la matière particulaire non végétale du spectre d'absorption particulaire ; Roesler *et al.* (1989) puis Claustre *et al.* (2000) obtiennent la contribution phytoplanctonique en déterminant la contribution du matériel détritique coloré (CDM=NAP + CDOM) dans l'absorption totale. Récemment Morrison et Sosik (2002) ont proposé une méthode permettant de séparer le spectre d'absorption totale des eaux côtières (cas 2) en ses composantes phytoplanctonique, non algale et dissoute.

Les coefficients spécifiques les plus couramment utilisés sont ceux se rapportant à la chlorophylle *a* [$a_{\text{Chla}}^*(676)$, $b_{\text{Chla}}^*(555)$,...]. Leur utilisation permet de relier les propriétés optiques du milieu (absorption ou diffusion) au contenu en phytoplancton qui reste le principal acteur de la modification du champ radiatif en océan ouvert (Morel, 1987 ; Bricaud *et al.*, 1995a ; Bricaud *et al.*, 1998 ; Loisel et Morel, 1998).

I.3.2. Estimateur de la taille moyenne des particules

La taille des particules détermine la dépendance spectrale du coefficient d'efficacité de la diffusion (sous certaines conditions - section I.1.2.b). Pour des particules non absorbantes dont la taille est distribuée de 0 μm à l'infini selon une loi de Junge, il est possible de caractériser la dépendance spectrale de l'atténuation particulaire par un modèle hyperbolique (Morel, 1973 ; Diehl et Haardt, 1980) :

$$c_p(\lambda) = \alpha \times \lambda^{-\gamma_{cp}} \quad \text{Eq. 26}$$

Pour une telle population (non absorbante), le coefficient d'atténuation n'est déterminé que par les phénomènes de diffusion. On obtient alors selon les mêmes auteurs la relation linéaire :

$$\gamma_{cp} = j - 3 \quad \text{Eq. 27}$$

Il devient alors possible de déterminer la pente de la distribution de taille des particules présentes dans le milieu à partir du spectre d'atténuation de celui-ci. Bien que l'équation 27 représente une bonne approximation pour les valeurs de j couramment rencontrées ($3.5 < j < 4$), les conditions naturelles peuvent s'éloigner plus ou moins des hypothèses acceptées pour l'établir (notamment en ce qui concerne les limites de la distribution de taille). Afin d'en tenir compte Boss et Twardowski (2001) ont proposé la relation plus robuste :

$$\gamma_{cp} = j - 3 + 0.5 \times e^{(-2.3 \times (j - 2.5))} \quad \text{Eq. 28}$$

Les auteurs ont ensuite testé cette relation dans le cas de particules absorbantes (i.e. parties réelle et imaginaire de l'indice de réfraction relatif dépendantes de la longueur d'onde). Ils ont montré que sa limite de validité dépendait des valeurs de n et n' envisagées. L'erreur est acceptable pour des valeurs de j inférieures à 4.3 si l'on considère $n=1.2$, et cette limite descend à 3.75 pour $n=1.02$ (n' variant de 0 à 0.01). En d'autres termes, **la détermination de la pente de la distribution de taille de l'assemblage particulaire est d'autant plus critique que la part des petites particules est élevée.**

La distribution angulaire de la diffusion étant dépendante de la taille des particules et de leur indice de réfraction, des méthodes permettant de retrouver l'indice de réfraction à partir de mesures optiques ont été proposées (Stramski *et al.*, 1988 ; Bricaud *et al.*, 1995b). Elles nécessitent néanmoins l'utilisation de mesures discrètes, rendant difficile leur utilisation à haute fréquence pour appréhender les caractéristiques du stock particulaire. Récemment, Twardowski *et al.* (2001) ont proposé un modèle permettant de déterminer l'indice de réfraction global (n_p) de l'assemblage particulaire uniquement à partir de mesures optiques in-situ (Equation 29).

$$\tilde{n}_p(\tilde{b}_b, \gamma_{cp}) = 1 + \tilde{b}_b^{0.5377 + 0.4867 \times \gamma_{cp}^2} [1.4676 + 2.2950 \times \gamma_{cp}^2 + 2.3113 \times \gamma_{cp}^4] \quad \text{Eq. 29}$$

\tilde{b}_b étant la probabilité de rétrodiffusion (Eq. 6) et γ_{cp} la pente du spectre d'atténuation particulaire (Eq. 26). D'après les auteurs, ce modèle peut être utilisé pour des valeurs de j (exposant de Junge) allant de 2.5 à 4.5 et des valeurs de \tilde{b}_{bp} comprises entre 0 et 0.03.

De nombreuses relations existent donc entre les caractéristiques quantitatives ou qualitatives des variables biogéochimiques et les coefficients optiques qu'elles induisent (absorption, diffusion, atténuation). Les conditions naturelles explorées par ces méthodes biooptiques présentent une telle variabilité que l'on approche couramment les limites de validité des hypothèses de départ. Malgré cela l'intérêt croissant de ces outils est indéniable. Non seulement ils permettent une intercomparaison, sur les mêmes bases, de différents systèmes ou régions océaniques, mais ils autorisent aussi une définition des caractéristiques des composants de la colonne d'eau à des échelles spatiales et temporelles jusqu'ici inaccessibles par les méthodes conventionnelles.

Chapitre II

II / Matériel & Méthodes

II.1) Programme Océan Multidisciplinaire Méso Echelle (POMME)

Pour plus de détails sur le programme POMME, se reporter aux adresses <http://www.lodyc.jussieu.fr/POMME/> et <http://www.cnrs.fr/cw/fr/pres/Pomme/>.

II.1.1. Conditions hydrologiques du bassin est de l'Atlantique nord - Choix de la zone d'étude

L'océan Atlantique Nord est séparé en deux bassins est et ouest par le rift océanique. La circulation thermohaline dans le bassin ouest est dominée par le Gulf Stream. Ce courant s'étend du sud au nord-est en longeant le continent américain et il peut atteindre une centaine de kilomètres de large. A l'est de 45°W il devient le courant nord Atlantique (NAC¹) dont une partie franchit le rift pour entrer dans le bassin est.

Il se sépare alors en plusieurs branches dont les caractéristiques (nombre, intensité, structure T-S, ...) sont très variables sur une année (Sy *et al.*, 1992). La tendance générale montre néanmoins l'existence de deux branches (Brügge, 1995) ; l'une part vers le nord-est au nord de 50°N et l'autre se dirige au sud-est pour rejoindre le courant des Açores entre 30 et 35°N.

Les deux tiers de l'eau transportée par le NAC subissent l'influence du vent (Penduff *et al.*, 2001). Ces forçages augmentent avec la latitude et influencent la branche qui se dirige vers l'Islande. Les échanges thermiques avec l'atmosphère au-delà de 50°N refroidissent progressivement la couche de surface et augmentent son homogénéité verticale. Ce phénomène conduit à la formation de l'Eau Modale Subpolaire (SMW²) (Mc Cartney, 1982 ; Mc Cartney et Talley, 1982).

Sa composante la plus lourde (densité élevée) est incluse dans la circulation cyclonique du gyre subpolaire alors que sa partie légère est advectée vers le sud par la circulation anticyclonique subtropicale. Paillet et Arhan (1996) ont mis en évidence la subduction de cette masse d'eau à l'est de 20°W autour d'une ligne située vers 42°N marquant une discontinuité de profondeur de couche mélangée hivernale (DPCMH).

¹ North Atlantic Current

² Subpolar Mode Water

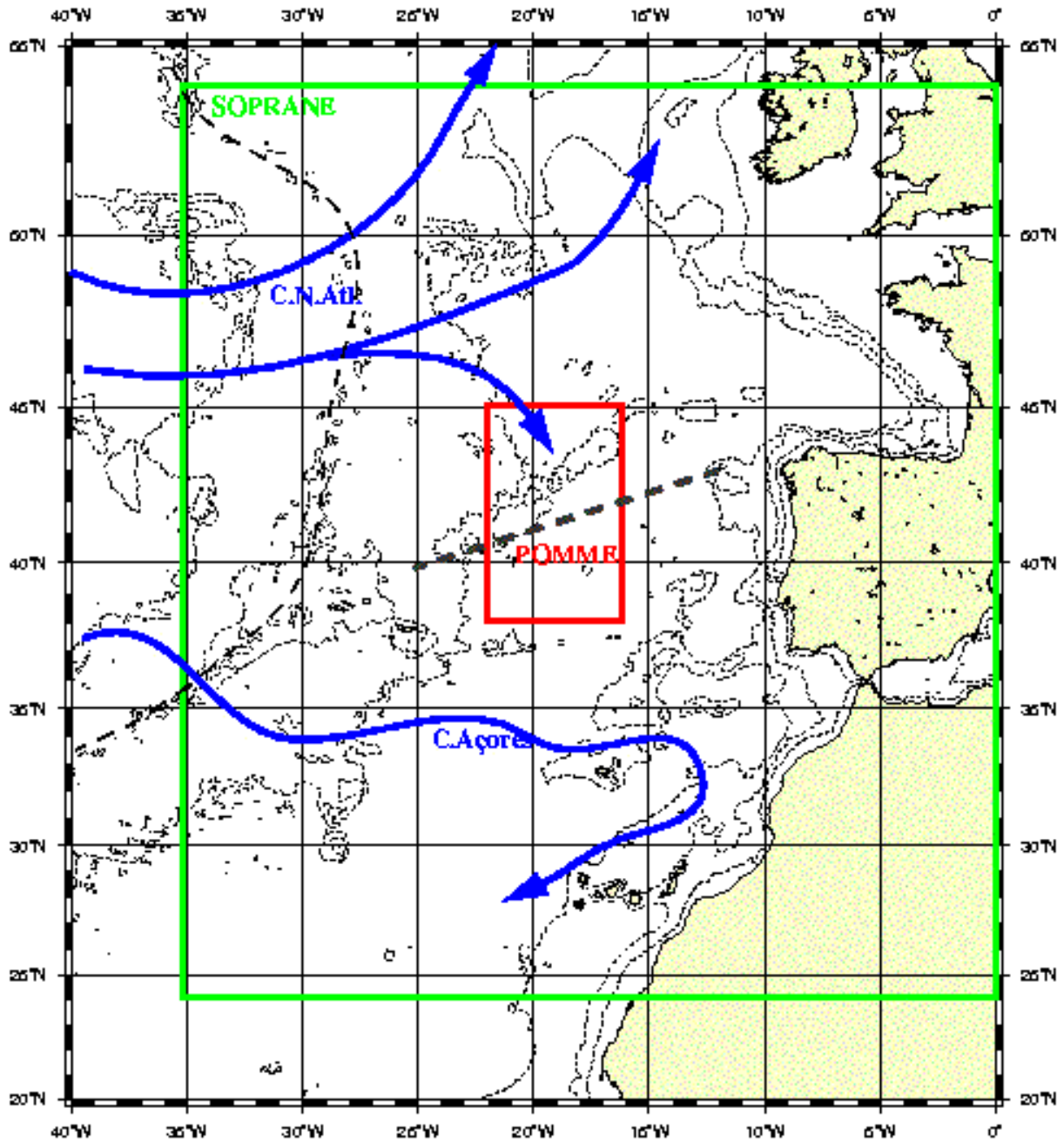


Figure 19. Carte de situation de la zone d'étude. La zone prospectée dans le cadre des campagnes POMME est figurée par le rectangle rouge. Le rectangle vert délimite la zone prise en compte par le modèle SOPRANE. Le courant nord Atlantique et celui des Açores sont tracés en bleu.

Cette région correspond à la zone d'étude choisie pour le programme POMME. Entre le courant nord Atlantique et le front des Açores (Figure 19), elle est caractérisée par des courants moyens faibles et une activité méso-échelle élevée. Lors des campagnes Vivaldi (1991), Pollard *et al.* (1996) ont ainsi relevé de nombreuses structures de ce type entre 39°N et 54°N.

II.1.2. Choix du nombre de campagnes

L'établissement d'un bilan biogéochimique de la zone POMME imposait de quantifier les champs des paramètres physiques, chimiques et biologiques sur une période couvrant au moins un cycle saisonnier. Dans la mesure ou la présence d'un bateau sur site pendant une année complète n'était pas réaliste pour des questions de logistique et de coût, trois périodes clés, jugées déterminantes pour la compréhension et la quantification des processus majeurs (dynamiques et biogéochimiques) ont été identifiées.

II.1.2.a - L'hiver : initialisation du système.

En hiver, le forçage dans l'Atlantique Nord (étudié pendant POMME 1 : février-mars) conduit à l'établissement d'intenses phénomènes convectifs : la couche de surface est alors homogénéisée sur des épaisseurs pouvant atteindre plusieurs centaines de mètres permettant l'enrichissement de cette couche en nutriments (et en carbone inorganique). L'eau ainsi formée constitue une eau type ou eau « modale » (Mc Cartney et Talley, 1982).

II.1.2.b - Le printemps : début de stratification et initialisation de la floraison

A la fin de l'hiver sont donc établies les conditions initiales du régime de production qui se développera et évoluera au cours de l'année. Le réchauffement de surface printanier (fin mars début mai, étudié pendant POMME 2) permet l'établissement d'un début de stratification (remontée de la thermocline secondaire). La masse d'eau de surface, riche en nutritifs, est alors stabilisée dans un horizon bien éclairé ; cela crée a priori les conditions favorables au développement de la biomasse autotrophe. Le renforcement de cette thermocline peut conduire à la subduction d'une partie de la masse d'eau de surface qui sera alors isolée pendant plusieurs décennies.

II.1.2.c - La fin de l'été : période de stratification maximale

L'intensification de la stratification limite l'apport de nutriments dans la couche de surface et la biomasse phytoplanctonique va progressivement épuiser le stock initial formé en hiver. La fin de la période estivale (septembre à octobre - POMME 3) est alors a priori caractéristique d'une situation extrême où le système biogéochimique fonctionne

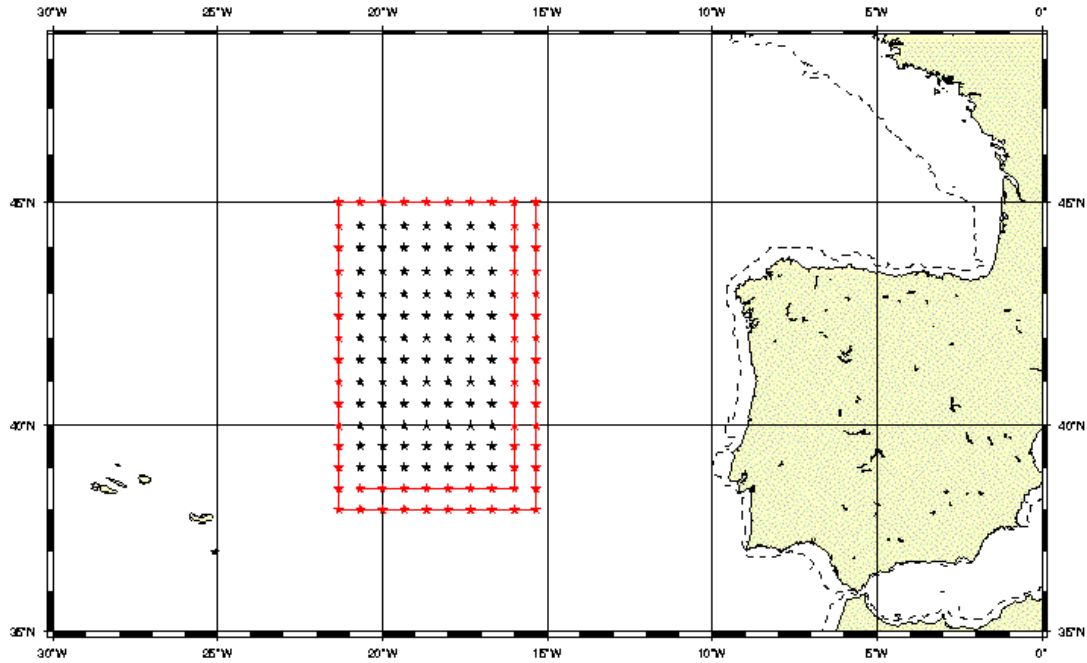


Figure 20. Positionnement initial des stations échantillonnées lors des legs 1. Les étoiles rouges sont prospectées par le D'Entrecasteaux (uniquement à POMME 1 et POMME 2) et les étoiles noires correspondent aux stations échantillonnées dans le cadre de notre étude (L'Atalante ou La Thalassa).

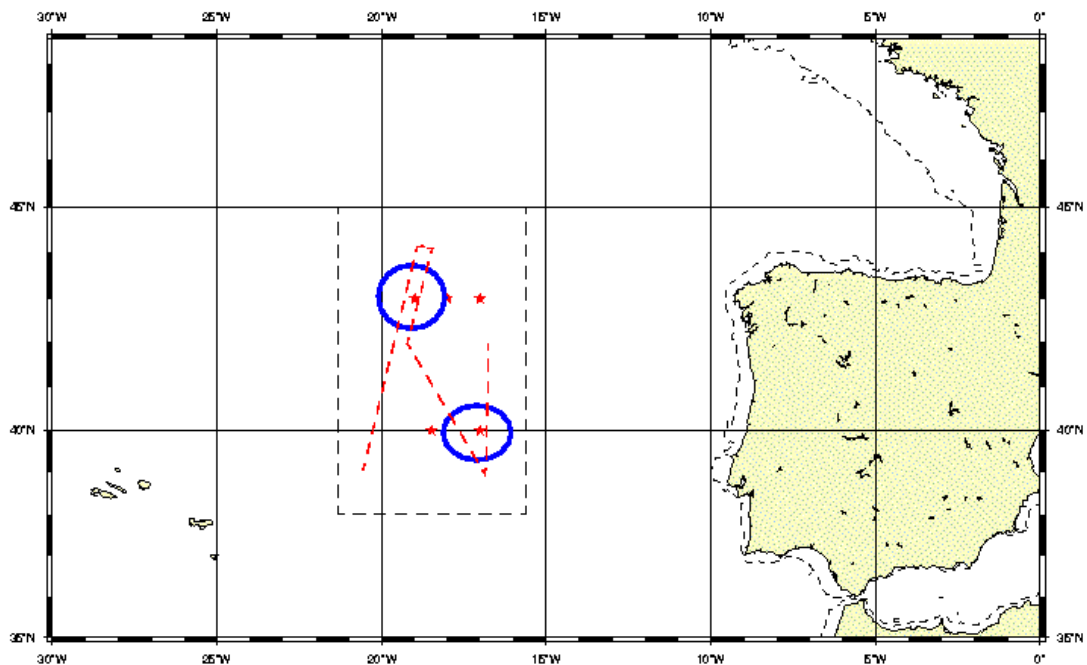


Figure 21. Schéma de principe de l'exploration de la zone POMME lors des leg 2. Les cercles bleus correspondent aux structures prospectées, l'étoile rouge à l'intérieur du cercle étant la position du site. Les traits en pointillés rouges représentent les radiales effectuées avec le Tow-Yo.

essentiellement sur lui même, par régénération. Ce système constitue en quelque sorte un état "final" (pré initialisation hivernal) ou les stocks piégés dans les couches superficielles, notamment les stocks dissous, seront exportés en profondeur par les mouvements de convection lors du rétablissement des conditions hivernales.

II.1.3. Organisation des campagnes

Afin de faciliter la comparaison des trois situations saisonnières, chacune des campagnes était organisée selon le même protocole : deux legs d'environ trois semaines séparés par une escale aux Açores.

II.1.3.a - Leg1

Pour répondre aux objectifs de POMME, la zone d'étude devait représenter un domaine de près de 750 Km selon la latitude et 500 Km selon la longitude. Cette surface doit permettre de rencontrer de 3 à 4 structures tourbillonnaires relativement intenses présentant un diamètre moyen de 100 à 150 Km ; la résolution entre chaque station doit alors être d'une cinquantaine de kilomètres (30 milles) afin d'obtenir une définition suffisamment précise de ces structures. De plus les contraintes d'initialisation des modèles régionaux, fortement impliqués dans le programme, font que l'ensemble de la zone doit être échantillonnée en une vingtaine de jours au maximum. Ceci implique un nombre de stations trop important pour pouvoir être explorées par un seul bateau ; on utilise alors un bâtiment du SHOM (D'Entrecasteaux) pour prospecter les limites extérieures de la zone et un navire de l'IFREMER (L'Atalante ou La Thalassa) pour l'intérieur du domaine (Figure 20).

Les caractéristiques hydrologiques acquises lors de ce premier leg sont envoyées quotidiennement à terre ; elles sont utilisées comme conditions initiales et aux limites pour forcer le modèle SOPRANE (Bahrel *et al.*, 1998). A partir des mesures d'altimétrie et des contraintes observées sur le terrain, cet outil fournit en temps réel la circulation océanique moyenne échelle dans l'Atlantique Nord Est (de 35°W à 1°E et 24°N à 54°N, rectangle vert de la figure 19) à différentes profondeurs ; la résolution est de 1/10° (environ 8 Km à nos latitudes).

Les premières analyses de SOPRANE sont renvoyées sur le navire et on dispose ainsi, pendant le déroulement de la campagne, d'une vue synoptique des caractéristiques hydrologiques de la zone POMME. Ces informations sont cruciales pour l'organisation du deuxième leg.

II.1.3.b - Leg2

Le deuxième leg doit servir à décrire les processus biogéochimiques caractérisant les structures méso-échelles (cyclonique, anticyclonique ou frontale). Le choix des structures qui seront étudiées se fait en utilisant l'information obtenue lors du premier leg ainsi que les analyses de courants fournies par SOPRANE (positionnement des tourbillons).

Le principe est de positionner le bateau au centre de la structure à étudier pendant généralement 3 jours (Figure 21). Ce temps est utilisé pour conduire une série d'études permettant de définir le fonctionnement du système au travers de ces différentes composantes. Le fait de rester en point fixe permet également d'accéder à la variabilité nyctémérale en réalisant des profils et prélèvements à des moments cruciaux de la journée et de la nuit (lever et coucher du soleil, midi solaire, etc.). Les trois jours d'occupation du site permettent aussi de conduire des expériences de dégradation par le réseau microbien et de production par la communauté phytoplanctonique à partir des prélèvements réalisés le premier jour.

Durant ce deuxième leg l'utilisation du Tow-Yo permettait de décrire plus précisément la variabilité spatiale à plus petite échelle. En effet celui-ci permet une résolution de 2 milles des variables physiques (température, salinité, oxygène) et optiques (fluorescence, atténuation, absorption, rétrodiffusion) dans la couche 0-700 m. Cette résolution largement supérieure aux 30 milles du premier leg (espacement des stations) permet d'accéder à des structures sub-méso-échelles. Le Tow-Yo est déployé pendant le trajet entre chaque site (de 2 à 4 jours) et sert aussi à définir de façon plus précise la position des sites en traversant les structures prédites par SOPRANE. Notons que lors de POMME 1 un problème de treuil n'a pas permis l'utilisation de cet outil ; il a été remplacé par des radiales d'une résolution de 10 milles effectuées avec la CTD de la Rosette.

II.2) Mesures discrètes

II.2.1. Mesure d'absorption sur filtre (LICOR)

Environ 2.8 L d'eau de mer sont filtrés sur filtre en microfibre de verre de porosité nominale 0.7 μm (Whatman GF/F). Ce filtre est ensuite placé contre la sphère intégrante d'un spectrophotomètre LICOR (LI-1800UW) afin de mesurer la densité optique (D.O.) de l'ensemble « filtre + particules » entre 370 et 750 nm, avec une résolution de 2 nm. Pour chaque rosette un blanc est réalisé en imbibant un filtre GF/F avec de l'eau filtrée (absence de particule). La concentration des particules sur un filtre conduit à des phénomènes de

diffusions multiples qui induisent une surestimation de la densité optique à chaque longueur d'onde. Cette amplification du chemin optique [facteur β] a été mise en évidence par Butler en 1962 (Butler, 1962). A partir des mesures de Mitchell et Kiefer (1988), Bricaud et Stramski (1990) ont établi une relation permettant d'estimer $\beta(\lambda)$ à partir de la D.O.(λ) mesurée.

Le coefficient d'absorption particulière [$a_p(\lambda)$ en m^{-1}] est alors calculé en utilisant la mesure de la densité optique [D.O.(λ)] et l'estimation du coefficient d'amplification du chemin optique [$\beta(\lambda)$]. On obtient le spectre d'absorption particulière qui est ensuite déconvolué en ses composantes algale (ϕ) et non algale (NAP) conformément à la méthode numérique développée par Bricaud et Stramski (1990) (cf. Section III.2.3.a.ii).

II.2.2. Pigments

Immédiatement après la mesure de la D.O., le filtre est stocké dans l'azote liquide ($-196^\circ C$) afin de figer les structures cellulaires. De retour au laboratoire les pigments phytoplanctoniques (caroténoïdes et chlorophylles) sont extraits dans le méthanol puis la composition pigmentaire de l'échantillon est déterminée par méthode HPLC (Chromatographie Liquide Haute Performance - Figure 22) selon un protocole mis au point par Vidussi *et al.* (1996). Les concentrations de chaque pigment sont rapportées à un volume d'eau de mer et exprimées en $mg\ m^{-3}$.

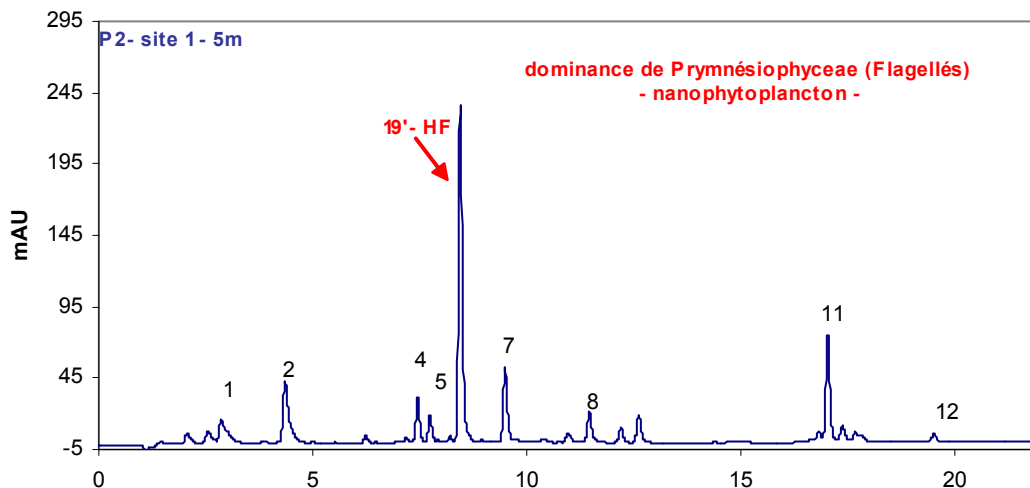


Figure 22. Exemple de chromatogramme acquis par méthode HPLC sur un échantillon obtenu à 5 m au site 1 de POMME 2. Le pic de 19'-HF indique la prédominance des flagellés.

II.2.2.a - Profondeur euphotique (Z_e)

La détermination de la concentration en chlorophylle a permet de calculer l'extension de la couche euphotique selon le modèle de Morel et Maritorea (2001). Z_e est définie comme étant la profondeur ou l'intensité de la PAR¹ (Photosynthetic Available Radiation) représente 1% de celle sous la surface.

II.2.2.b - Proportion des différentes classes de tailles

Certains pigments sont spécifiques à un groupe phytoplanctonique ; la taille moyenne de ces groupes étant connue, il devient possible d'utiliser les concentrations pigmentaires pour évaluer la proportion de pico-, nano- et microphytoplancton (Vidussi *et al.*, 2001).

Soit l'indice DP² définie par (Claustre, 1994) et calculé à partir des concentrations de Zeaxanthine (Zea), Chlorophylles b (TChlb), Alloxanthine (Allo), 19'-Hexanoyloxyfucoxanthine (19'HF), 19'-Butanoyloxyfucoxanthine (19'BF), Fucoxanthine (Fuco) et Peridinine (Peri) selon :

$$DP = [Zea] + [TChlb] + [Allo] + [19' HF] + [19' BF] + [Fuco] + [Peri] \quad \text{Eq. 30}$$

Cet indice représente toutes les classes de tailles, on peut alors estimer la proportion de chaque classe dans la biomasse phytoplanctonique (BP_{classe} ³, Vidussi *et al.*, 2001) :

$$BP_{\text{pico}} = \frac{[Zea] + [TChlb]}{DP} \quad \text{Eq. 31}$$

$$BP_{\text{nano}} = \frac{[Allo] + [19' HF] + [19' BF]}{DP} \quad \text{Eq. 32}$$

$$BP_{\text{micro}} = \frac{[Fuco] + [Peri]}{DP} \quad \text{Eq. 33}$$

II.2.2.c - Indice de taille Pigmentaire (ITP)

Dans ce travail, les proportions de chaque classe de taille seront utilisées pour estimer un indice de la taille moyenne de la population phytoplanctonique (A. Bricaud, Communication Personnelle) :

$$ITP = (BP_{\text{pico}} \times 1) + (BP_{\text{nano}} \times 5) + (BP_{\text{micro}} \times 15) \quad \text{Eq. 34}$$

¹ Energie lumineuse disponible pour réaliser la photosynthèse.

² Diagnostic Pigments

³ Biomass Proportion

II.2.3. Compteur optique de particules (HIAC)

La distribution de taille des particules est établie par un compteur optique HIAC/Royco (Pacific Scientific®). Dans la cellule de mesure l'échantillon passe entre une source laser et une fenêtre de surface connue reliée à une matrice de photodiodes. Chaque particule projette une ombre sur la fenêtre et les photodiodes convertissent ce signal d'atténuation en taille sphérique équivalente ; l'appareil est sensible à des tailles allant de 1.57 à 100 µm. Chaque évènement d'atténuation correspond à une particule et on obtient ainsi un spectre de taille de l'échantillon (figure 23).

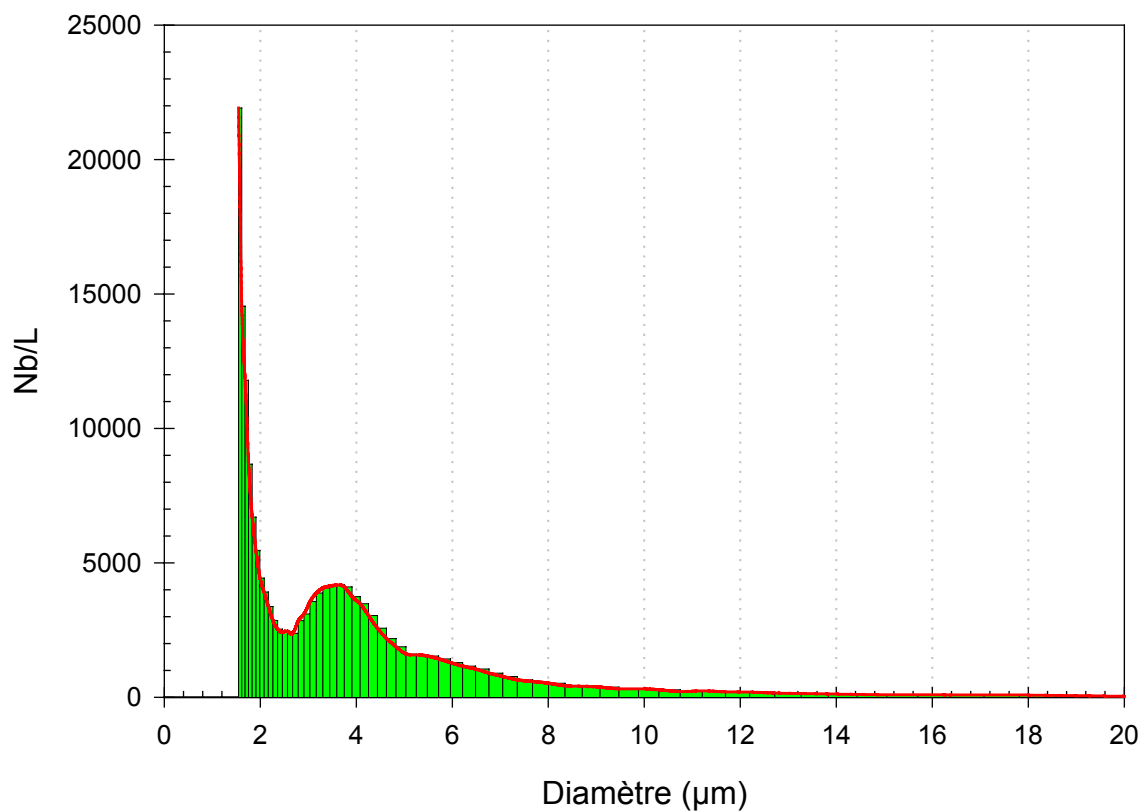


Figure 23. Spectre de taille de 1.57 à 20 µm acquis à 39 m pendant la station 006 de POMME 2. L'histogramme montre la mesure dans chaque classe de taille et est approximé par la courbe rouge.

A partir des valeurs obtenues dans chaque classe de taille (histogramme) on détermine la concentration (N) des particules dont la taille est comprise entre 1.57 et 100 µm :

$$N = \sum_{d=1.57}^{100} n_i \quad \text{Eq. 35}$$

Le diamètre moyen (\bar{d}) du pool particulaire est calculé selon :

$$\bar{d} = \frac{\sum_{d=1.57}^{100} (n_i \times d_i)}{\sum_{d=1.57}^{100} n_i} \quad \text{Eq. 36}$$

Le compteur à particules est relié à une table d'agitation sur laquelle sont posés 21 flacons contenant chacun un volume d'eau de mer prélevé dans chaque bouteille NISKIN équipant la rosette. Un système d'électrovannes, contrôlées par un ordinateur en phase avec le HIAC, permet d'aspirer un volume déterminé dans chaque bouteille et de le faire passer dans la cellule de mesure.

II.2.4. Carbone

II.2.4.a - Carbone Particulaire Total - TPC

La matière particulaire est recueillie en filtrant 600 ml sur filtre GF/F (25 mm) calciné à 450 °C pendant 24h ; le filtre est ensuite séché à 60 °C pendant 24 h avant d'être stocké jusqu'à l'analyse au laboratoire. Celle-ci se fait par combustion à 900°C sur un Robobrep Europa Scientific®, sans acidification préalable, afin de déterminer la quantité de carbone particulaire total (Total Particulate Carbon).

En océan ouvert, et en dehors d'évènement particulier, la proportion de carbone inorganique est négligeable par rapport à celle du carbone organique. Nous considérerons donc dans cette étude que la mesure du TPC estime la quantité de carbone organique particulaire.

II.2.4.b - Carbone Organique Total - TOC

Pour éviter toute contamination lors de la séparation entre les phases dissoutes et particulaire, le carbone organique dissous n'est pas estimé directement. On prélève un échantillon d'eau de mer dans une ampoule préalablement chauffée pendant 6 heures à 450°C ; l'échantillon est ensuite empoisonné avec H₃PO₄. Puis les ampoules sont scellées à la flamme et stockées à l'abri de la lumière en attendant l'analyse au laboratoire.

Avant l'analyse, les aliquotes sont à nouveaux acidifiés avec H₃PO₄ (10 µl à 85 %) et mis à buller pendant 10 minutes par de l'air pur ne contenant pas de dioxyde de carbone. Cette procédure permet d'éliminer le carbone inorganique présent dans l'échantillon. La quantité de carbone organique totale (dissous + particulaire) est alors déterminée en passant

celui-ci dans un four à 680°C (Model TOC-5000, Shimadzu®). Plus de 90 % du TOC correspond au DOC (R. Sempéré, Communication Personnelle).

II.3) Profondeur de couche de mélange (Z_m)

Le profil de densité de la colonne d'eau permet de connaître l'extension de la couche de mélange. Dans le cadre de ce travail la limite inférieure de cette masse d'eau, plus couramment appelée profondeur de couche de mélange (Z_m), a été définie comme étant la profondeur à laquelle l'excès de densité présentait un écart prédéterminé par rapport à la valeur de surface.

Cet écart de σ_t ($\Delta\sigma_t$) permettant de calculer Z_m a été déterminé à posteriori en tenant compte de critères physiques et biogéochimiques (L. Prieur, Communication Personnelle) ; il en ressort une valeur de $\Delta\sigma_t$ différente pour chaque saison. Ainsi pour l'hiver, le printemps et l'été l'écart de densité par rapport à la surface utilisé pour calculer Z_m est respectivement 0.01, 0.05 et 0.1 Kg m⁻³. Cette première estimation de Z_m a été conduite afin de fournir rapidement des valeurs à la communauté POMME avant l'application de méthodes plus fiables mais nécessitant plus de temps (flux de buoyancy) ; nous verrons par la suite qu'elles ne définissent pas toujours une masse d'eau réellement mélangée.

II.4) Instruments Optiques

L'ensemble des propriétés optiques in situ présentées dans le cadre de ce travail ont été acquises par l'intermédiaire des instruments suivants :

- deux ac-9 [absorption (a), atténuation (c) à 9 longueurs d'ondes]
- un ECO-VSF (ECO-Volume Scattering Function)
- un LSS (Light backScattering Sensor)

Ils ont été développés et commercialisés par la société américaine WETLabs® (Western Environmental Technology Laboratories Inc.) située en Oregon.

La présentation complète de ces instruments ainsi que leur mise en œuvre est reportée dans les annexes.

Tableau 1. Coefficients de dépendance de l'absorption et de l'atténuation pour la température et la salinité. Extraits de « ac-9 Protocol Document (rev. F, 07/08/02)»

Longueur d'onde (λ)	$\psi_t(\lambda)$	$\psi_{sa}(\lambda)$	$\psi_{sc}(\lambda)$
412	0.0000	0.00018	0.00007
440	0.0000	0.00008	-0.00007
488	0.0000	0.00008	-0.00007
510	0.0002	0.00009	-0.00007
532	0.0001	0.00004	-0.00008
555	0.0001	0.00008	-0.00008
630	0.0002	0.00011	-0.00005
676	0.0001	0.00008	-0.00007
715	0.0029	-0.00018	-0.00032

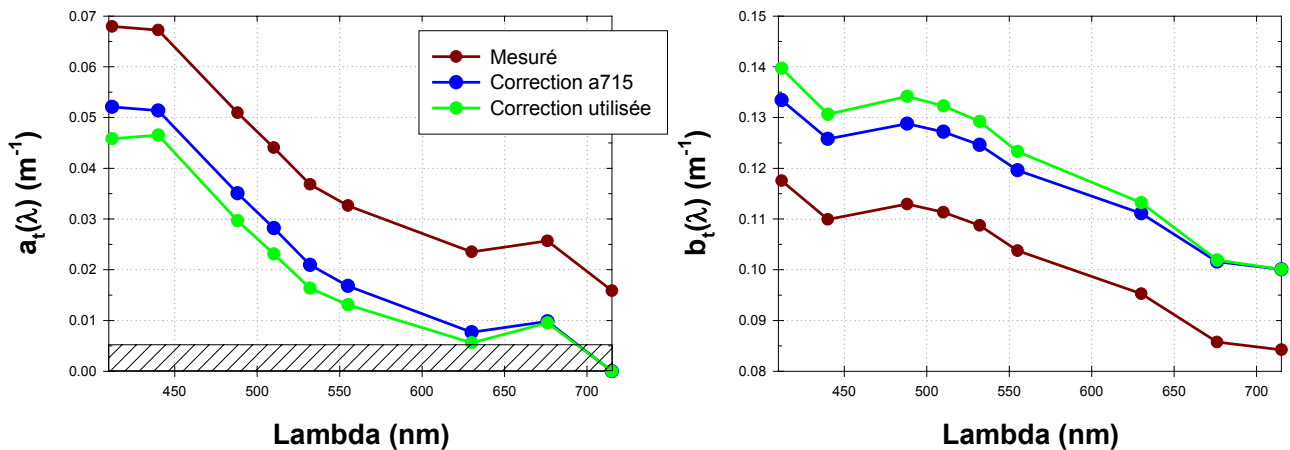


Figure 24. Spectres mesurés, corrigés en soustrayant la valeur de $a_t(715)$, et corrigés selon la méthode utilisée dans notre étude (qui tient compte des variations spectrales de b). Absorption (à gauche) et diffusion (à droite). Spectres moyens obtenus à la station P1_001 entre 30 et 50 m.

II.5) Traitement des données optiques

II.5.1. Coefficients d'absorption et d'atténuation

II.5.1.a - Calibration absolue (WETLabs®)

Lors de l'acquisition le ac-9 mesure la densité optique (D.O.) dans chaque tube ; celle-ci est ensuite convertie en coefficient d'absorption et d'atténuation (ac-9 Protocol Document). Ces coefficients sont la somme des contributions optiques du matériel particulaire et/ou dissous et de l'eau pure. La contribution de cette dernière doit être déduite de la mesure brute pour accéder aux propriétés optiques des seuls constituants d'origine biologique ou minérale. Or les propriétés de l'eau pure sont constantes à une température donnée (Pope et Fry, 1997). Il est donc nécessaire de réaliser des mesures de a_{H_2O} et c_{H_2O} par le ac-9 afin de soustraire cette contribution à la mesure totale.

De plus, les composants électroniques de l'appareil ont une réponse différente en fonction de la température interne de l'instrument. Les valeurs obtenues en mesurant de l'eau pure ainsi que la sensibilité à la température interne sont spécifiques à chaque unité et doivent donc être connues de façon fiable. WETLabs® immerge l'instrument dans un bain d'eau pure thermostatée et procède à de multiples mesures en faisant varier la température du bain.

A partir de ces valeurs un fichier « device » (Annexes), spécifique à l'instrument, est fourni à l'utilisateur. Lors de la lecture des données brutes, ce fichier est utilisé pour corriger les valeurs mesurées et permet d'obtenir les coefficients d'absorption et d'atténuation des constituants de l'échantillon sans la contribution des molécules d'eau. De plus ces valeurs mesurées de l'eau pure dans des conditions idéales servent de base pour estimer la dérive temporelle de l'instrument (cf. Section II.5.1.d).

II.5.1.b - Correction T-S

Les valeurs d'absorption et d'atténuation de l'eau dépendent également de sa température et sa salinité. Ces deux facteurs étant fortement variables sur un profil (température variant de 20°C pendant POMME 3 entre la surface et 2000 m) il est nécessaire de corriger chaque mesure du ac-9. Des coefficients de dépendance de l'absorption et de l'atténuation pour la température et la salinité [$\psi_t(\lambda)$ identique pour a et c, $\psi_{sa}(\lambda)$ et $\psi_{sc}(\lambda)$, Tableau 1] ont été déterminés à chaque longueur d'onde (Pegau *et al.*, 1997). Ils sont utilisés avec les valeurs de la température (T) et de la salinité (S) pour corriger les mesures du ac-9 selon l'équation (ac-9 Protocol Document) :

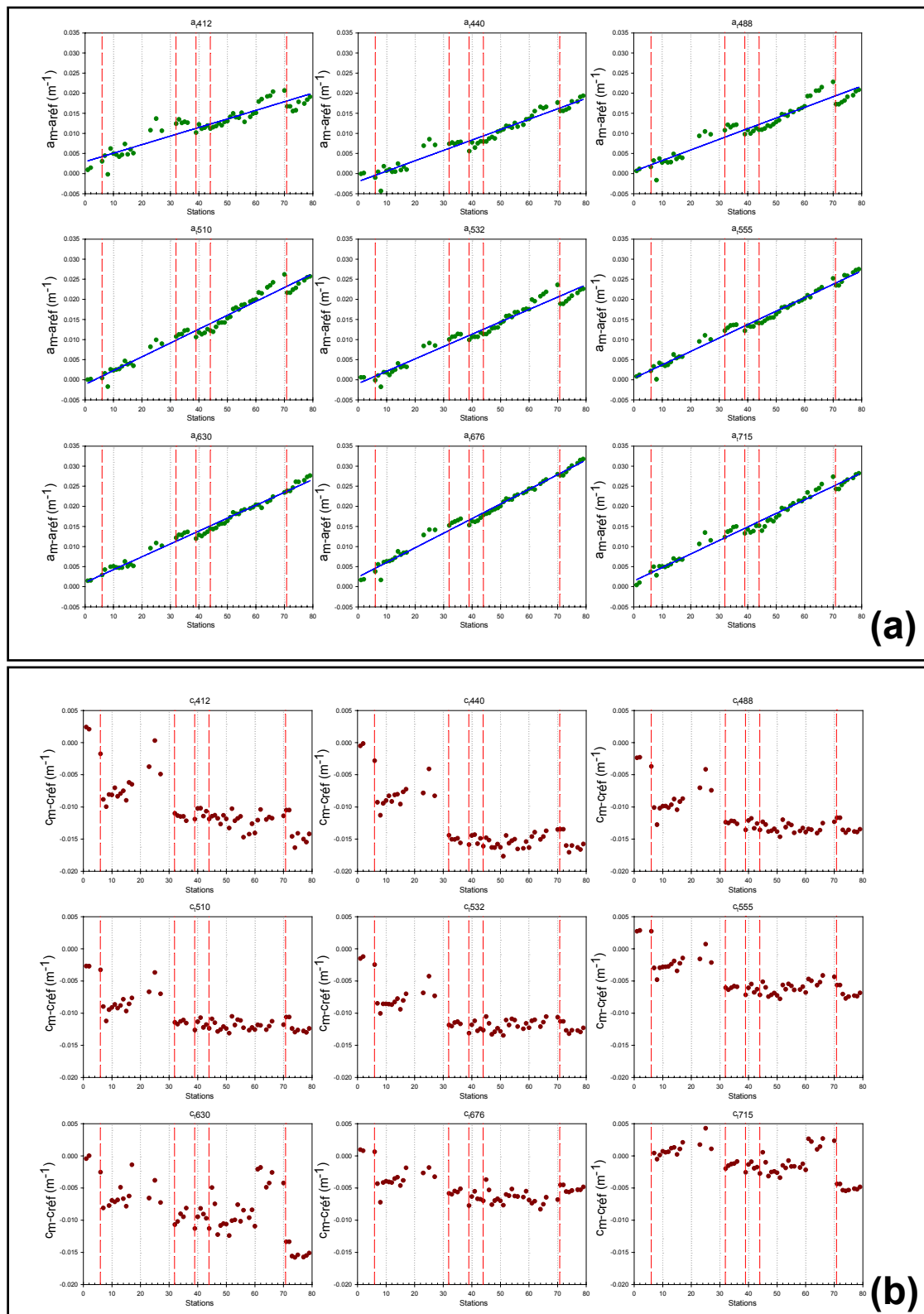


Figure 25. Dérive instrumentale estimée lors du premier leg de POMME 1 par différence entre la valeur mesurée et la valeur de référence. (a) tube de mesure de l'absorption et (b) de l'atténuation. Les traits pointillés rouges correspondent à un nettoyage de la surface interne des tubes de mesures. Notons la dérive importante de l'absorption par rapport à l'atténuation ainsi que la variabilité plus forte aux courtes longueurs d'onde.

$$j(\lambda) = j_i(\lambda) - [\psi_t(\lambda) \times (T - T_r) + \psi_{si}(\lambda) \times (S - S_r)] \quad \text{Eq. 37}$$

$j_i(\lambda)$ est la valeur initiale de la mesure et $j(\lambda)$ la valeur corrigée de l'effet de la température et de la salinité. T_r est la température de l'eau de référence (utilisée lors de la calibration, valeur dans le fichier device) et S_r sa salinité ; les calibrations étant réalisées à l'eau pure, S_r est nul.

II.5.1.c - Correction de la diffusion

Une partie de la lumière diffusée est définitivement perdue lors de la mesure de l'absorption (Annexe I) et conduit donc à une surestimation de celle-ci. Cette erreur peut être corrigée selon différentes méthodes (Zaneveld *et al.*, 1994) de complexité variable.

Celle utilisée dans le cadre de notre étude se base sur le fait que l'absorption à 715 nm par le matériel particulaire ou dissous est nulle (Babin et Stramski, 2002). La mesure d'une absorption significative à 715 nm [$a_m(715)$] correspond donc à des photons diffusés qui ne sont pas récupérés par le détecteur. Cette quantité du flux lumineux qui est perdue à 715 nm représente une proportion, considérée constante sur tout le spectre, des phénomènes de diffusion. En la multipliant par le coefficient de diffusion à chaque longueur d'onde, on estime la quantité de photons diffusés qui n'atteignent pas le détecteur. Il suffit alors de la soustraire du coefficient d'absorption mesuré [$a_m(\lambda)$] pour obtenir la valeur corrigée de l'erreur due à la diffusion [$a(\lambda)$] :

$$a(\lambda) = a_m(\lambda) - \frac{a_m(715)}{c_m(715) - a_m(715)} \times [c_m(\lambda) - a_m(\lambda)] \quad \text{Eq. 38}$$

Cette méthode a l'avantage d'établir une correction spécifique à chaque spectre et chaque longueur d'onde par rapport à une méthode qui soustrait la valeur de $a_t(715)$ sur tout le spectre. Elle permet notamment de tenir compte de l'augmentation de la diffusion aux courtes longueurs d'onde (Figure 24). L'erreur sur la mesure d'atténuation est négligeable et n'est pas corrigée (ac-9 Protocol document).

II.5.1.d - Recalibration

Les composants du ac-9 (filtres, lentilles, fenêtres en quartz, tubes, détecteurs, etc.) évoluent au fur et à mesure de leur utilisation, ce qui induit une dérive instrumentale (Figure 25) mise en évidence expérimentalement par (Twardowski *et al.*, 1999 ; Oubelkheir, 2001).

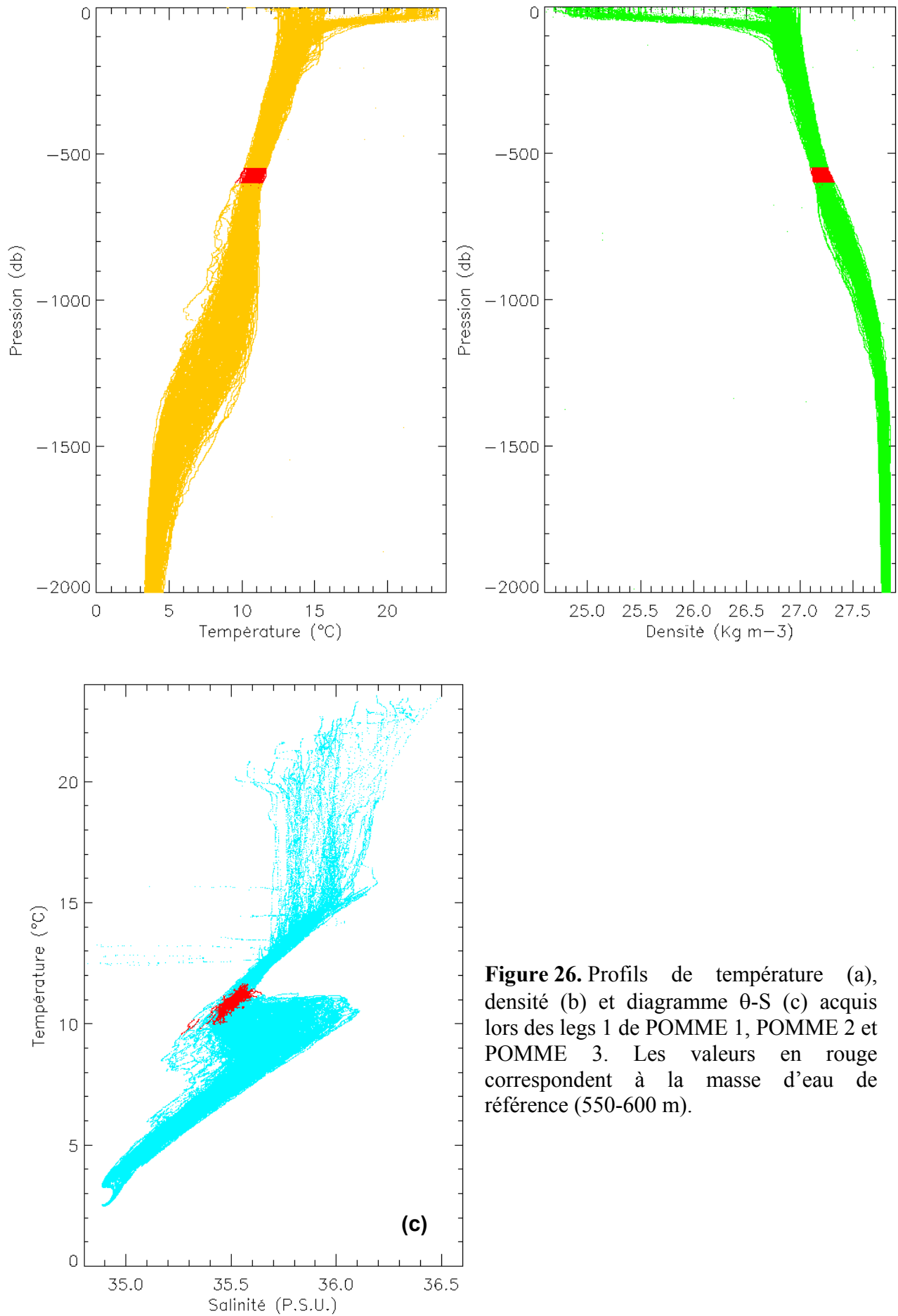


Figure 26. Profils de température (a), densité (b) et diagramme θ -S (c) acquis lors des legs 1 de POMME 1, POMME 2 et POMME 3. Les valeurs en rouge correspondent à la masse d'eau de référence (550-600 m).

Pour corriger cette dérive, WETLabs[®] Inc. recommande des calibrations fréquentes à l'eau pure. Cette méthode nécessite des conditions expérimentales difficiles à mettre en œuvre dans le cadre d'un programme d'échantillonnage intensif comme POMME (un profil toutes les quatre heures en océan Atlantique Nord). Entre la préparation de la rosette, le profil puis l'échantillonnage de chaque équipe, le temps restant ne permettait pas de calibrer les instruments. De plus la production et/ou le stockage d'eau pure sur un navire ne permettent pas d'obtenir une eau optiquement pure nécessaire au protocole de calibration.

Oubelkheir (2001) a alors proposé une méthode basée sur le même principe que celle utilisée par Loisel et Morel (1998). Elle consiste à choisir une masse d'eau de référence (généralement en profondeur) dont les caractéristiques optiques sont considérées comme relativement stables à l'échelle de l'étude. Toute dérive de la mesure dans cette masse d'eau est imputée à la dérive instrumentale. Dans le cadre de notre étude nous disposions d'instruments pouvant fonctionner jusqu'à 5000 m ce qui nous a permis d'échantillonner toutes les masses d'eau présentes dans la zone POMME. La couche d'eau de 550 à 600 m présente le minimum de variabilité des paramètres physiques (température et densité - Figure 26 a et b) de l'hiver (POMME 1) à la fin de l'été (POMME 3). Elle correspond en fait à la base de la couche d'eau Centrale Nord Atlantique, juste au-dessus de l'influence de l'eau Levantine (Diagramme θ -S - Figure 26 c). Elle s'est formée l'hiver précédent dans la branche nord de la circulation Nord Atlantique et a ensuite dévié vers le sud. Son âge et sa stabilité apparente en font la meilleure candidate pour servir d'eau de référence.

Rq : On peut noter que les eaux constituant la colonne à 2000 m présentent une stabilité similaire mais il ne nous était pas possible de les prendre comme référence car le signal du ac-9 présente une légère dérive avec l'augmentation de la pression à partir de 1500m ; il ne nous a pas été possible de corriger cette erreur dans le cadre de ce travail.

Pour corriger les mesures de $a(\lambda)$ et $c(\lambda)$ de la dérive instrumentale nous avons donc considéré que la calibration faite dans les laboratoires de WETLabs[®] Inc. était la plus fiable (conditions expérimentales idéales). Le premier profil effectué après cette calibration était la première station du réseau POMME 1. L'instrument n'ayant pas fonctionné entre la calibration « constructeur » et ce profil, il n'y a pas eu d'usure des composants et la dérive instrumentale est donc supposée négligeable. Nous avons alors déterminé les spectres d'absorption et d'atténuation moyens entre 550 et 600 m (Figure 27).

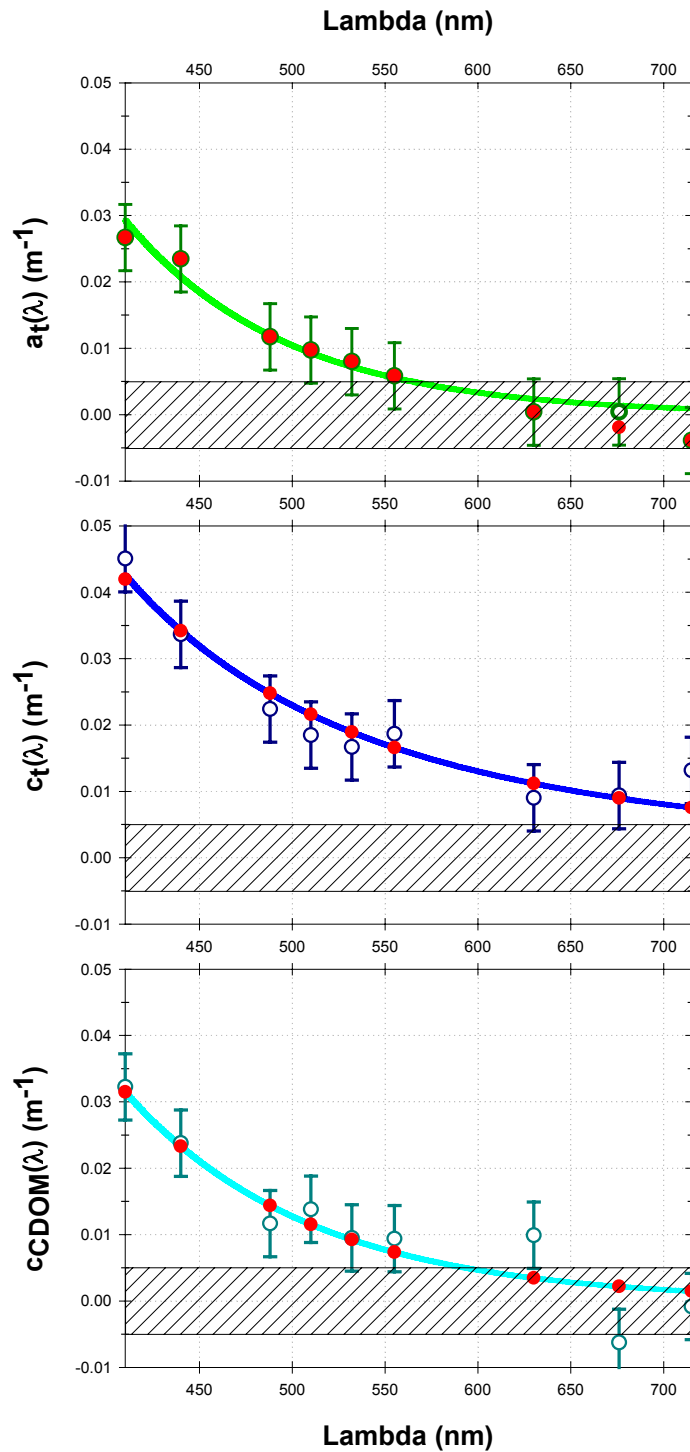


Figure 27. Spectres moyens (ronds vides) calculés dans la couche d'eau 550-600 m à la station 001 de POMME 1 ; les barres d'erreur représentent l'erreur instrumentale (± 0.005 m⁻¹). En trait plein, les spectres ajustés sur les mesures. Les points rouges correspondent aux valeurs servant de référence pour la recalibration. Notons que les valeurs d'absorption et d'atténuation totales utilisées pour établir le spectre de référence sont une moyenne des valeurs obtenues à la descente et à la remontée. Seules les valeurs de la remontée ont été utilisées pour le spectre de référence de l'atténuation par le matériel dissous. La partie hachurée correspond à l'erreur instrumentale.

Etant donné l'historique de cette masse d'eau, le matériel dissous qu'elle transporte est de type réfractaire et les particules sont exclusivement détritiques. Les caractéristiques des spectres de ces types de matériel sont bien connues (cf. Section I.2). Les spectres d'atténuation totale et dissoute sont respectivement approximés par une loi puissance et exponentielle ; ce sont les valeurs calculées aux neuf longueurs d'onde de mesure à partir de ces relations qui servent de référence.

Contrairement aux spectres d'atténuation, la dépendance spectrale de l'absorption totale (particulaire + dissous) n'est pas monotone. L'essentiel de l'information vient des changements de pentes entre les longueurs d'ondes ainsi que de la présence de maxima locaux d'absorption. Dans notre étude, la valeur profonde peut représenter jusqu'à 10 % de la valeur maximale entre 0 et 600 m. Dans ce cas, l'utilisation d'un spectre de référence ajusté selon une loi exponentielle monotone modifie la forme du spectre (Figure 28).

Nous avons donc décidé d'utiliser le spectre réellement mesuré entre 550 et 600 m comme référence pour l'absorption. Néanmoins ce spectre présentait un pic d'absorption à 676 nm alors qu'il n'y a pas de chlorophylle a à cette profondeur (mesure HPLC). La valeur mesurée à cette longueur d'onde a donc été remplacée par une interpolation linéaire des valeurs à 630 et 715 nm. Cette légère modification n'influence pas la dépendance spectrale de l'absorption en surface (Figure 28).

Pour procéder à la recalibration on calcule les spectres moyens du profil entre 550 et 600 m, puis la différence entre ces spectres et ceux de référence est déduite de l'ensemble du profil afin de le recalibrer (Figure 29). L'impact de chacune des corrections sur les spectres d'absorption et d'atténuation total est mis en évidence sur la figure 30.

II.5.1.e - Intercalibration entre les 2 ac-9

L'utilisation de deux instruments pour déterminer les propriétés optiques du matériel dissous et total permet une intercalibration. Dans la couche de surface, les deux instruments mesurent les propriétés optiques de deux types de matériel différents : dissous et particulaire pour l'un, seulement dissous pour l'autre. Au fond l'absorption est essentiellement due au carbone organique dissous coloré (CDOM), la part du matériel particulaire détritique étant négligeable. Les deux instruments mesurent donc, a priori, les mêmes propriétés optiques.

On constate que les deux spectres de référence profonds [$a_t(\lambda)$ et $c_{CDOM}(\lambda)$] sont équivalents à l'erreur instrumentale près (Figure 31). L'intercalibration est donc implicite à la méthode de recalibration et les valeurs mesurées par les deux instruments sont comparables sans nécessiter de traitement supplémentaire.

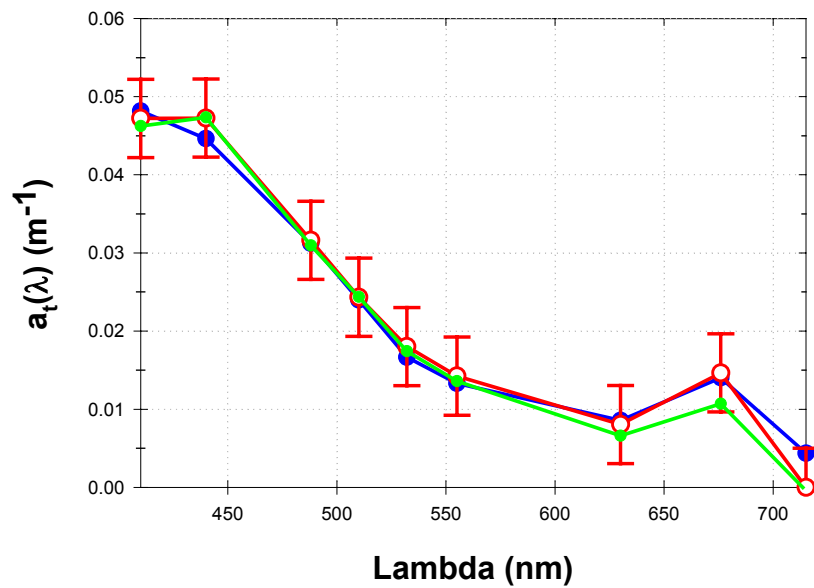


Figure 28. Spectres d'absorption moyens entre 35 et 45 m à la station 001 de POMME 1. En rouge, spectre mesuré ; les barres d'erreurs correspondent à l'erreur instrumentale du ac-9. En bleu, spectre recalibré sur le spectre de référence ajusté (monotone). En vert, spectre recalibré sur le spectre de référence mesuré et modifié à 676 nm. L'utilisation du spectre de référence monotone ne permet pas d'obtenir une absorption nulle à 715 nm et la dépendance spectrale autour des maxima d'absorption (440 et 676 nm) est modifié.

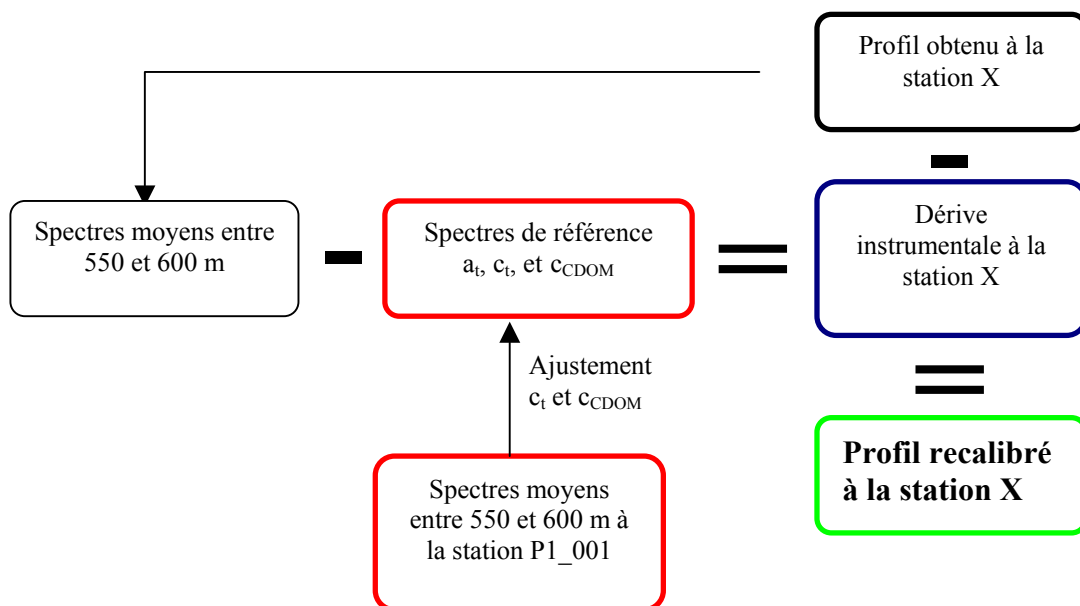


Figure 29. Organigramme du processus de recalibration.

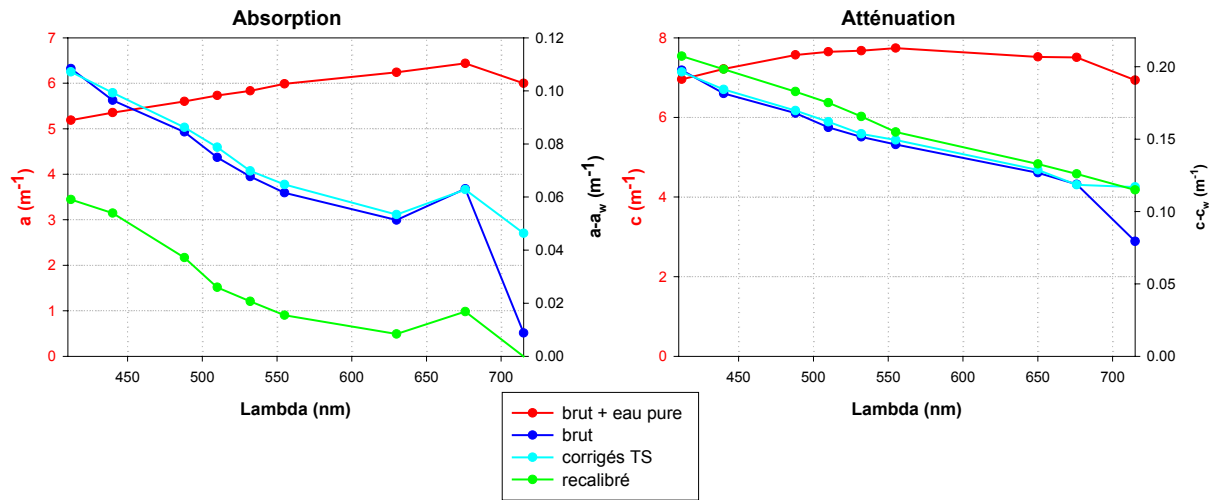


Figure 30. Effet des corrections successives sur les spectres d'absorption et d'atténuation.

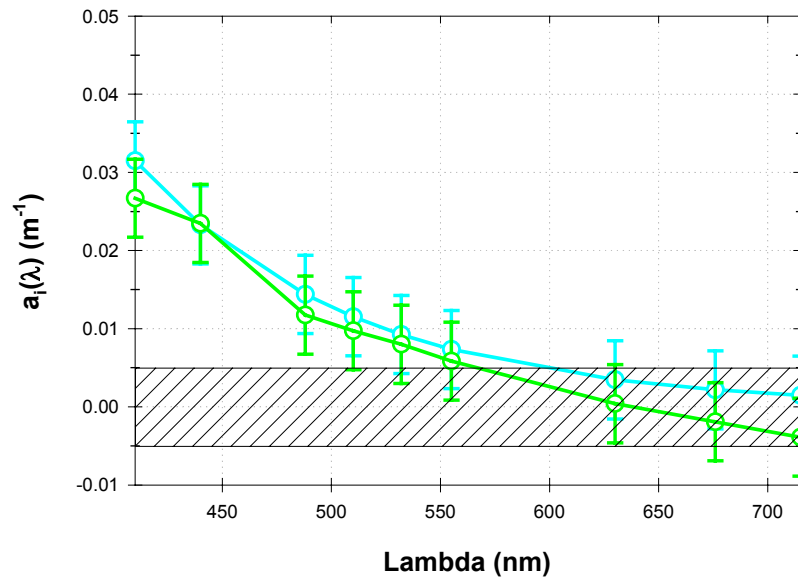


Figure 31. Spectre de référence pour l'absorption totale [$a_t(\lambda)$, vert] et l'atténuation par le matériel organique dissous coloré [$c_{CDOM}(\lambda)$, bleu]. La partie hachurée correspond à l'erreur instrumentale.

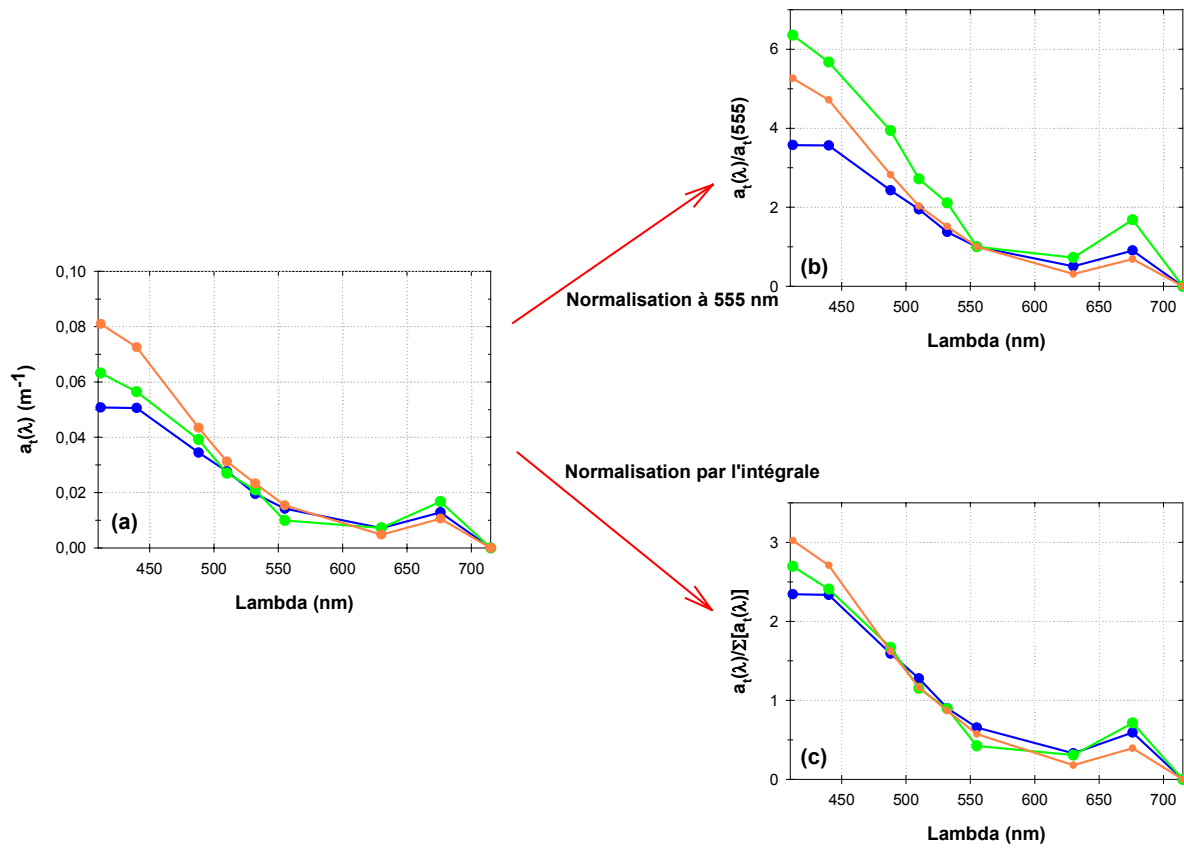


Figure 32. Dépendance spectrale des coefficients d'absorption médians aux stations : P1_052 entre 0 et 18 m (trait bleu), P2_039 entre 0 et 30 m (trait vert) et P3_051 entre 50 et 60 m (trait orange). (a) Coefficients en valeur absolue. (b) Coefficients normalisés par la valeur à 555 nm. (c) Coefficients normalisés par la valeur de l'intégrale.

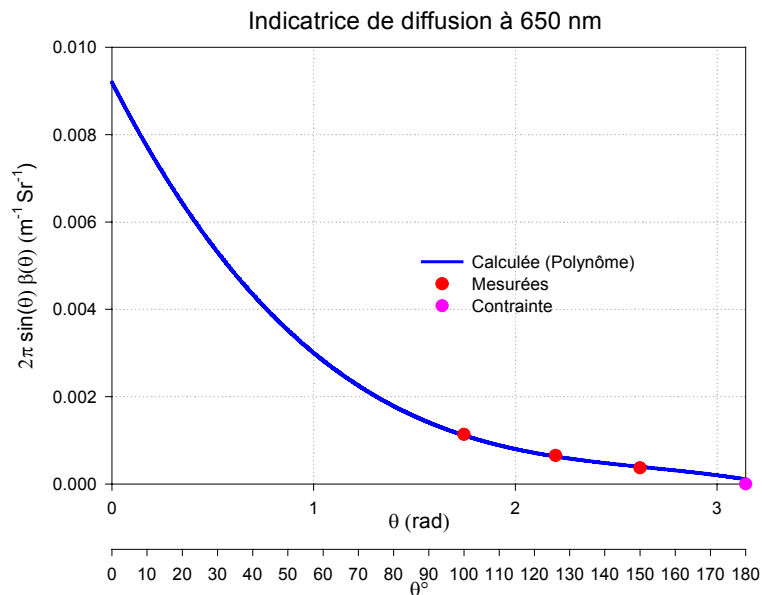


Figure 33. Calcul du coefficient de rétrodiffusion à partir des mesures de l'ECO-VSF à 100, 125 et 150°. La valeur nulle à 180° est utilisée pour forcer le polynôme.

II.5.1.f - Normalisation des spectres

Quand on souhaite comparer la dépendance spectrale de coefficients optiques acquis dans des conditions différentes, on se heurte souvent à des intensités variables ; la comparaison est alors moins évidente. La normalisation des spectres par rapport à une longueur d'onde à l'inconvénient de « gommer » l'information potentielle à cette longueur d'onde.

Dans cette étude nous avons donc choisi de normaliser les spectres par la valeur de leur intégrale selon (Figure 32c) :

$$j_N(\lambda_i) = \frac{j(\lambda_i)}{\int_{\lambda_i=\lambda_{\min}}^{\lambda_{\max}} j(\lambda_i) / (\lambda_{\max} - \lambda_{\min})} \quad \text{Eq. 39}$$

$j(\lambda_i)$ est la valeur du coefficient à la longueur d'onde λ_i et $j_N(\lambda_i)$ la même valeur normalisée.

II.5.2. Rétrodiffusion

II.5.2.a - ECO Digital (650 nm)

Au moment de l'acquisition l'ECO-VSF enregistre, pour chaque angle, une intensité de flux lumineux rétrodiffusé par les particules et l'eau. Pour convertir ce signal en diffusion à un angle $[\beta(\theta)]$ il est nécessaire d'établir des facteurs de conversion spécifiques à chaque instrument. Le protocole utilisé par WETLabs[®] Inc. consiste à plonger l'instrument dans une solution d'eau pure contenant une quantité croissante de particules non absorbantes. Pour chaque concentration la réponse de l'ECO-VSF à chaque angle est enregistrée en même temps que l'atténuation à 650 nm. Les particules n'absorbant pas la lumière, la mesure d'atténuation est équivalente à une mesure de diffusion. Par l'intermédiaire de différents calculs (dont la théorie de Mie), la proportion de l'indicatrice de diffusion à un angle par rapport à la diffusion totale $[\beta(\theta)/b]$ est connue pour le type de particules utilisées. Ainsi l'intensité du signal enregistré à un angle peut être convertie en valeur de l'indicatrice de diffusion à cet angle.

De même que pour les spectrophotomètres WETLabs[®] Inc. fournit, avec l'instrument, un fichier de calibration contenant toutes ces informations (Annexes). La valeur obtenue pour l'eau pure (concentration particulaire nulle) est soustraite de la mesure ; puis des facteurs de conversion sont utilisés pour transformer les valeurs corrigées de l'eau pure en valeur de l'indicatrice de diffusion à l'angle considéré $[\beta(\theta), \theta=100^\circ, 125^\circ \text{ ou } 150^\circ]$. On les multiplie

ensuite par $2\pi \sin(\theta)$ pour obtenir une intensité par stéradian et on définit une quatrième valeur nulle pour la valeur π radians (180°). Une régression polynomiale du 3^{ème} ordre est appliquée à ces quatre valeurs afin d'obtenir les valeurs de $2\pi \sin(\theta) \beta(\theta)$ entre 0 et π radians (Figure 33).

Le coefficient de rétrodiffusion à 650 nm [$b_b(650)$] est obtenue en intégrant cette courbe entre $\pi/2$ et π radians. Le résultat est multiplié par 1.3 % pour minimiser la différence avec les résultats de Petzold (1972) ; l'erreur maximale est alors de 1.1 % (ECO-VSF User's Guide).

La prise en compte de la dérive instrumentale se fait sur le même principe que pour l'absorption et l'atténuation ; mais cet instrument ne pouvant pas atteindre 600 m, on utilise les valeurs obtenues dans la couche d'eau 350-400 m.

II.5.2.b - LSS

WETLabs[®] Inc. n'est, à l'heure actuelle, pas en mesure de convertir la réponse du LSS en valeur de rétrodiffusion (LSS User's guide). Nous utiliserons donc les profils fournis en unité relative et ils sont aussi recalibrés en utilisant la valeur moyenne obtenue dans la masse d'eau de référence à la première station de POMME 1.

Chapitre III

III / Validations des relations optique-biogéochimie

Dans une première partie, cette section présente et analyse les relations entre certaines propriétés optiques et trois variables biogéochimiques, les concentrations en chlorophylle *a*, en carbone particulaire total et en carbone organique dissous. Ces trois variables, qui ont été identifiées comme paramètres de base (core parameters) par JGOFS, sont désormais mesurées dans la majorité des campagnes d'observation biogéochimique. L'objectif est ici de préciser plus particulièrement le cadre et les limites d'utilisation des mesures optiques pour quantifier ces trois grandes variables. Dans une deuxième partie, nous tenterons d'évaluer dans quelle mesure les dépendances (ou les caractéristiques) spectrales des coefficients d'atténuation ou d'absorption sont porteuses d'information pour qualifier la nature des particules et des substances dissoutes. L'ensemble de ces analyses sont menées à partir de la base de données de mesures optiques en continu et de mesures biogéochimiques discrètes réalisées pendant les trois campagnes POMME.

III.1) Evaluation des stocks

III.1.1. $a_t(676)$ et chlorophylle *a* (Chl*a*)

III.1.1.a - Existence d'un lien entre $a_t(676)$ et présence de chlorophylle

Tous les pigments appartenant à la famille de la chlorophylle induisent un maximum local d'absorption autour de 676 nm. De plus l'absorption par la matière organique dissoute colorée (CDOM) et les particules non algales (NAP) dans cette région du spectre est négligeable. Le coefficient mesuré à cette longueur d'onde dépend donc uniquement de la présence, éventuelle, des pigments chlorophylliens. Néanmoins, à 676 nm, le coefficient d'absorption spécifique de la chlorophylle *a* est supérieure à celui de la chlorophylle *b* ou *c* d'au moins un ordre de grandeur (Bidigare *et al.*, 1990). Ainsi la chlorophylle *a* étant responsable de l'essentiel de l'absorption à 676 nm, le lien entre $a_t(676)$ et la concentration en chlorophylle *a* est établie en assimilant le terme Chl*a* à l'ensemble des pigments de la famille de la chlorophylle.

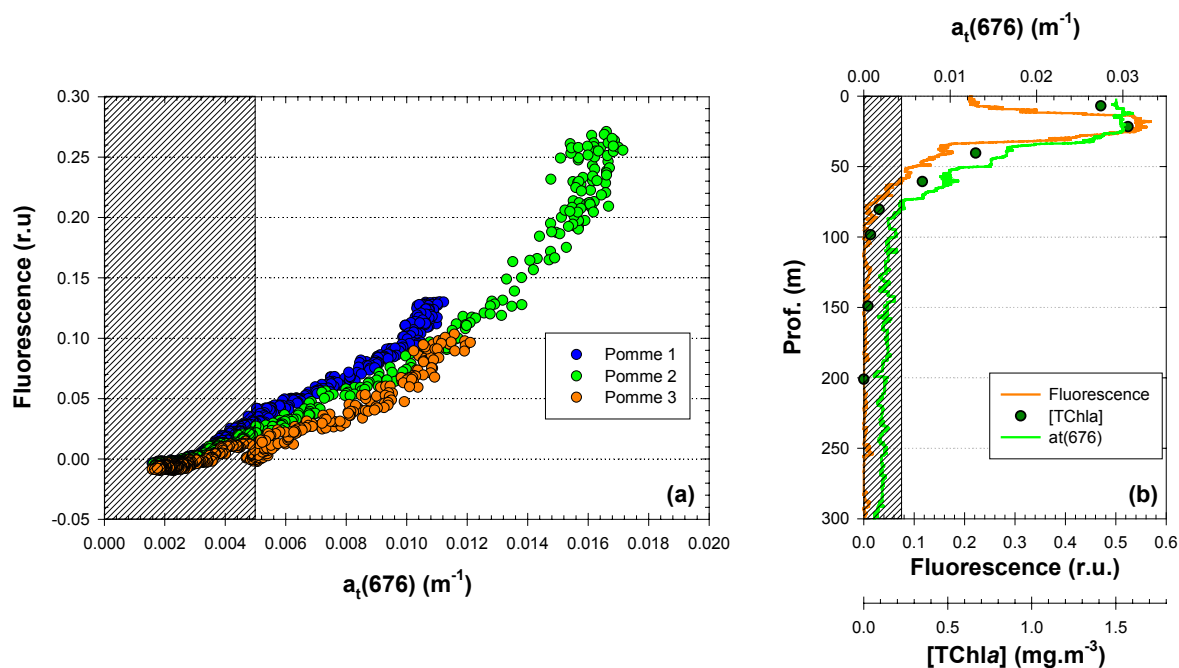


Figure 34. (a) Fluorescence in vivo en fonction du coefficient d'absorption total à 676 nm. Valeurs médianes de l'ensemble des données obtenues pendant les premiers leg de chaque campagne. (b) Profils simultanés d'absorption à 676 nm et de fluorescence in vivo de la chlorophylle *a* à la station 034 lors de POMME 2 ; profils acquis à 11h. Les mesures HPLC de [Chla] sont superposées à ces profils. Les régions hachurées correspondent à la précision du ac-9.

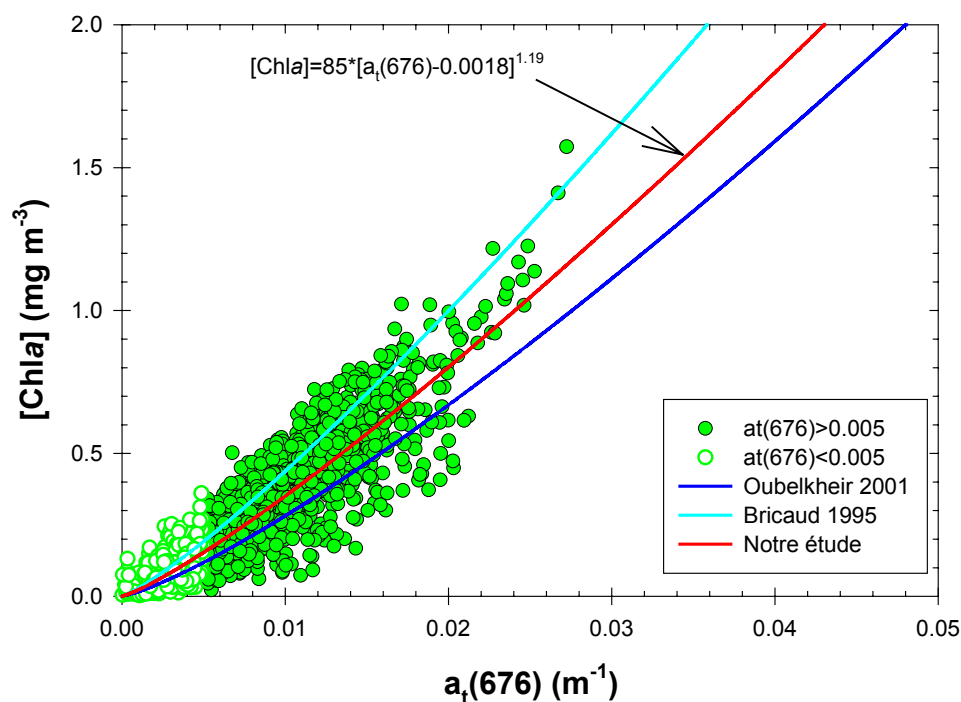


Figure 35. Concentration en chlorophylle *a* déterminée par HPLC en fonction de l'absorption à 676 nm mesurée par le ac-9. Données tracées pour l'ensemble des trois campagnes

Lorsque la fluorescence et $[Chla]$ sont nulles, la valeur de $a_t(676)$ mesurée ne l'est pas (figure 34). Cet offset, qui reste inférieur aux limites de précision du ac-9 (0.005 m^{-1}), résulte en partie de la méthode de recalibration (cf. Section II.5.1.d) qui repose sur un spectre moyen à 600 m dont la valeur de $a_t(676)$ est non nulle [$a_t(676)=0.0018 \text{ m}^{-1}$].

En surface, la fluorescence diminue fortement alors que $[Chla]$ et $a_t(676)$ présentent une relative homogénéité entre 0 et 35 m (figure 34b). Ce "déficit" résulte du phénomène (bien connu) d'inhibition sub-superficielle de fluorescence résultant des processus photoadaptatifs des cellules exposées à une forte intensité lumineuse (Beeler SooHoo *et al.*, 1986).

III.1.1.b - Etablissement de la relation $[Chla]=f[a_t(676)]$

Contrairement à la fluorescence, le coefficient d'absorption à 676 nm n'est pas influencé par la proximité de la surface ; il semble donc être un meilleur estimateur de la biomasse chlorophyllienne. Toutefois, comme nous l'avons vu auparavant (cf. Section I.2.1.b) la relation entre $a_t(676)$ et $[Chla]$ dépend de l'effet de discrétisation de la matière (package effect) : cette relation n'est donc pas linéaire comme le montre la figure 35.

La non linéarité entre $[a_t(676)]$ et $[Chla]$ est prise en compte en ajustant une loi puissance à la base de données comprenant 1061 couples d'échantillons acquis sur l'ensemble des campagnes POMME (N=1061, $R^2=0.60$, $p<0.001$) :

$$[TChla] = 85.24 \times [a_t(676) - 0.0018]^{1.19} \quad \text{Eq. 40}$$

A titre de comparaison les relations établies par (Bricaud *et al.*, 1995a) et (Oubelkheir, 2001) ont été tracées sur le graphique. Ces deux études ont conduit respectivement à $[Chla]=105.a_{\phi}(676)^{1.19}$ et $[Chla]=89.a_{ac-9}(676)^{1.25}$.

Ces relations ont été établies à partir d'une gamme de concentration en chlorophylle *a* allant respectivement de 0.02 à 25 mg m^{-3} et 0.3 à 5 mg m^{-3} . Notre étude est limitée à des concentrations comprises entre 0.2 et 1.8 mg m^{-3} . Pour la valeur maximale de cette gamme de variations (1.8 mgChla m^{-3}) la précision de l'instrument représente encore 10% de la mesure et explique la faible valeur du coefficient R^2 .

L'établissement d'une relation linéaire permet d'obtenir un coefficient de corrélation de 0.69, malgré cela nous avons choisi d'utiliser la relation puissance présentée ci-dessus. Ce choix est motivé par la similarité des paramètres obtenus dans les trois études malgré des modes opératoires différents. Bricaud mesure le coefficient d'absorption sur filtre, Oubelkheir utilise un ac-9 limité à 500 m et cette étude a été réalisée avec une version profonde de

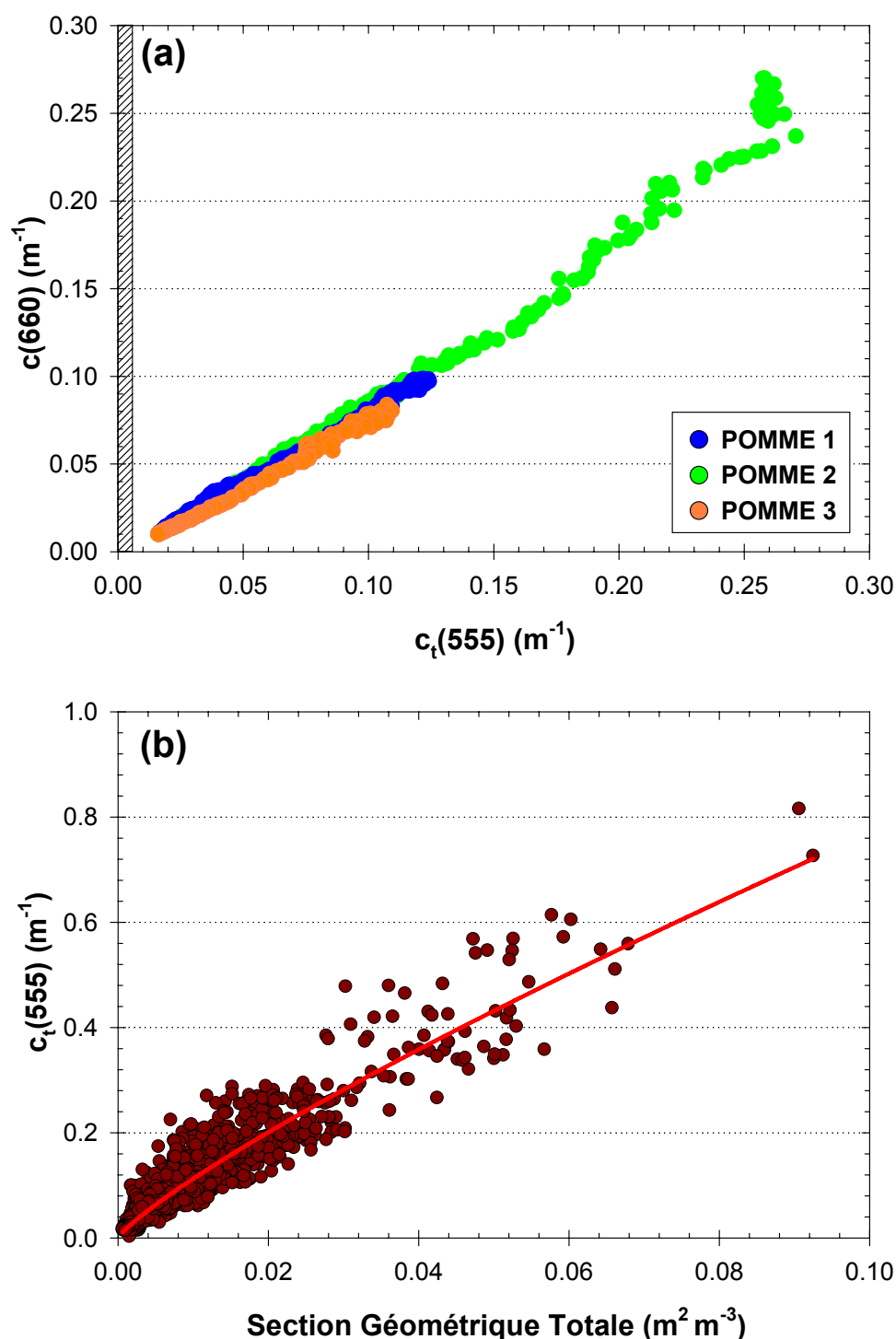


Figure 36. (a) Atténuation à 660 nm [$c(660)$] en fonction de l'atténuation totale à 555 nm [$c_t(555)$]. Valeurs médianes de l'ensemble des données acquises au premier leg de chaque campagne. (b) $c_t(555)$ en fonction de la section géométrique totale des particules (produit de la surface moyenne des particules par leur concentration déterminées par le HIAC). La courbe rouge est un ajustement par une loi puissance.

l'instrument (conception différente du tube de mesure de l'absorption, Annexes). De plus une relation linéaire ne tiendrait pas compte de l'effet de discrétisation de la matière.

III.1.2. $c_t(555)$ et Carbone Particulaire Total (TPC)

III.1.2.a - Atténuation et charge en particules

A quelques exceptions près (apports éoliens, frustules de diatomées, etc.), les particules rencontrées en océan ouvert sont toutes carbonées. De par leurs caractéristiques (taille, nombre, indice de réfraction, ...) elles gouvernent les variations du coefficient de diffusion (cf. Section I.2.2.b). En dehors des régions spectrales correspondant aux pics d'absorption des principaux pigments (bleu et rouge) les phénomènes de diffusion sont responsables de près de 97 % de l'atténuation (Loisel et Morel, 1998).

Les transmissiomètres opérant généralement à 660 nm (historiquement cette longueur d'onde fut choisie car elle correspondait aux diodes les moins coûteuses) sont couramment utilisés pour estimer la charge en particules de la colonne d'eau (Siegel, D. A. *et al.*, 1989). Dans le cadre de cette étude nous avons comparé les mesures de $c(660)$, estimé par le transmissiomètre Sea-Tech[®], avec celles d'atténuation à 555 nm par le ac-9 (Figure 36a).

La majorité des mesures de $c_t(555)$ et $c(660)$ covarient linéairement ; seules les valeurs de surface acquises au printemps (POMME 2) semblent diverger. A cette saison il est probable que l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique induise un accroissement non négligeable de l'absorption pigmentaire autour de 660 nm. A 555 nm, la diffusion est plus élevée qu'à 660 et l'absorption par les pigments est plus faible ; $c_t(555)$ est donc un meilleur estimateur de la charge en particules.

La relation obtenue entre $c_t(555)$ et la section géométrique totale des particules (Figure 36b) est hautement significative (N=2451, $R^2=0.90$, $p<0.001$).

$$c_t(555) = 5.25 \times S_g^{0.83} \quad \text{Eq. 41}$$

L'utilisation de S_g , au lieu de la concentration en particules, permet de s'affranchir de l'effet de la taille sur l'atténuation (Oubelkheir, 2001). Cependant les fortes valeurs de S_g dépendent essentiellement de la présence de grosses particules (taille élevée au carré) et celles-ci sont moins diffusantes que les petites (cf. Section I.2.2.b). Cet effet de la taille sur la diffusion est mis en évidence par la loi puissance.

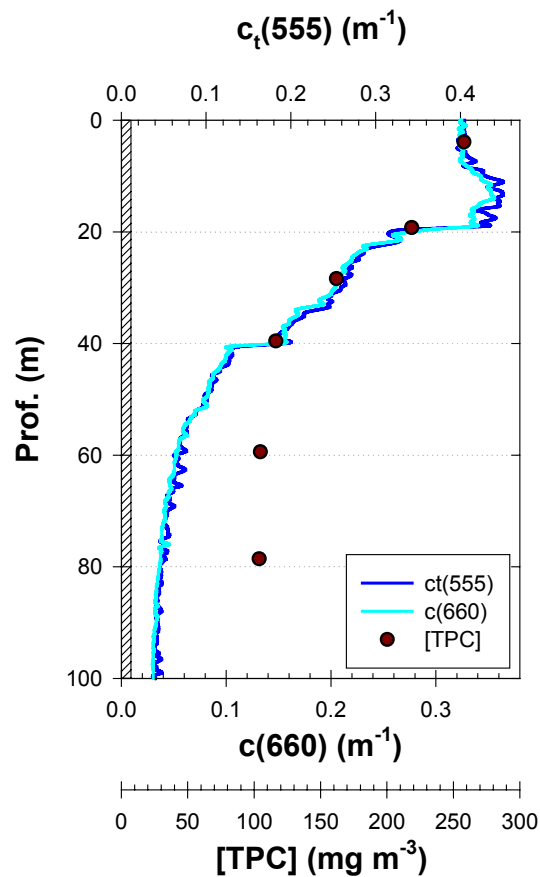


Figure 37. Comparaison du profil $c_t(555)$ obtenus avec le ac-9 et du profil de $c(660)$ obtenus avec le transmissiomètre Sea-Tech[®]. Les valeurs de concentration en carbone particulaire total déterminées par analyse d'échantillons discrets sont aussi présentées. Profils obtenus à la station 072 de POMME 2.

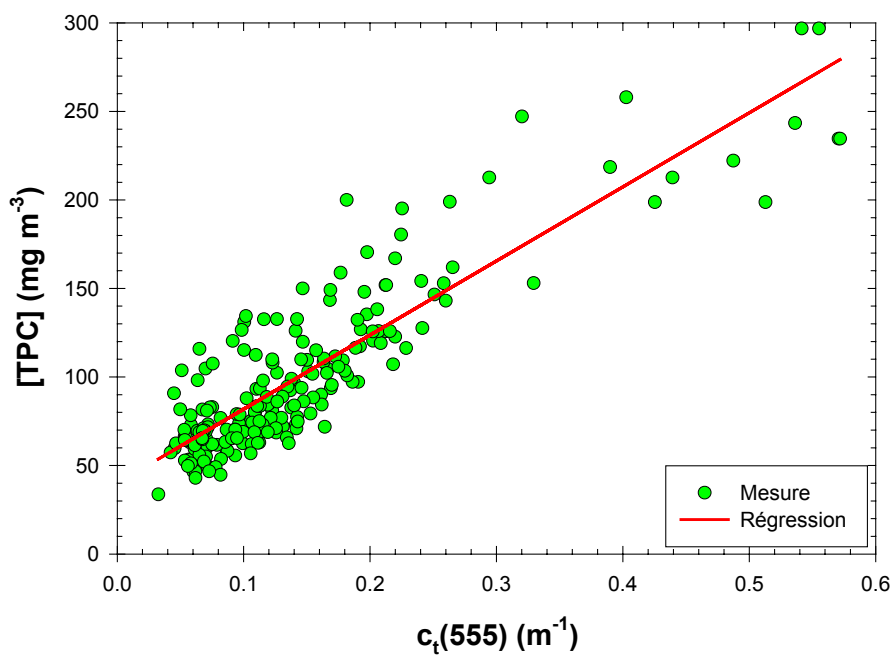


Figure 38. Concentration en carbone particulaire total en fonction de l'atténuation totale à 555 nm.

La linéarité entre $c_t(555)$ et $c(660)$ permet d'obtenir une parfaite corrélation verticale de ces deux mesures (Figure 37). Notons que les valeurs de $c_t(555)$ et de $c(660)$ ne sont pas identiques (axes supérieur et inférieur). La différence entre les deux mesures révèle la dépendance spectrale de l'atténuation (dépendante de la taille des particules, cf. Section I.3.2).

Ces profils révèlent très clairement l'avantage des mesures continues pour mettre en relief des structures à petite échelle que ne peut « capter » un échantillonnage discret. Dans la zone 10-18 m on enregistre un maximum sub-superficiel d'atténuation qui a échappé aux mesures de [TPC] à 5 et 20 m.

III.1.2.b - Etablissement de la relation [TPC]=f[$c_t(555)$]

La base de données $\{c_t(555)$ et [TPC] $\}$ assemblée à partir des trois campagnes POMME a permis d'estimer un facteur de conversion entre le coefficient d'atténuation à 555 nm et la concentration en carbone particulaire total (Figure 38).

La relation de conversion de $c_t(555)$ en [TPC] obtenue à partir de ces valeurs est (N=205, $R^2=0.78$, $p<0.001$) :

$$[TPC] = 418 \times c_t(555) + 40 \quad \text{Eq. 42}$$

Les valeurs de carbone particulaire total sont, de façon générale, estimées équivalentes à celles de la concentration en carbone organique particulaire dans la zone d'étude (cf. Section II.2.4.a). La pente obtenue [418 mgC m^{-2}] est bien inférieure à la valeur de 1024 relevée par (Gardner *et al.*, 1993) lors d'une étude de bloom dans l'Atlantique Nord. La valeur de pente obtenue dans cette étude est voisine de celles déterminées dans d'autres régions de l'océan mondial dont les caractéristiques sont plus proches de celles de la zone POMME. Ainsi (Walsh *et al.*, 1995) ont relevé des valeurs de 451 à 641 mgC m^{-2} dans le Pacifique équatorial en supposant un rapport constant entre le carbone particulaire total mesuré et le POC. (Loisel et Morel, 1998 ; Claustre *et al.*, 1999) présentent des valeurs de l'ordre de 500 mgC m^{-2} en mesurant directement le carbone organique particulaire. Claustre *et al.* (2000) ainsi que Oubelkheir (2001) obtiennent respectivement des valeurs de 439 et 417 mgC m^{-2} à partir de mesures avec un ac-9 en Méditerranée.

La présence d'une ordonnée à l'origine significative (figure 38) révèle la présence de carbone particulaire en l'absence de signal optique. La présence de colloïdes qui pourraient s'adsorber sur les filtres GF/F tout en "échappant", à cause de leur taille, à la détection par le ac-9, est une hypothèse à considérer pour interpréter cette valeur de $\sim 40 \text{ mgC m}^{-3}$ en profondeur.

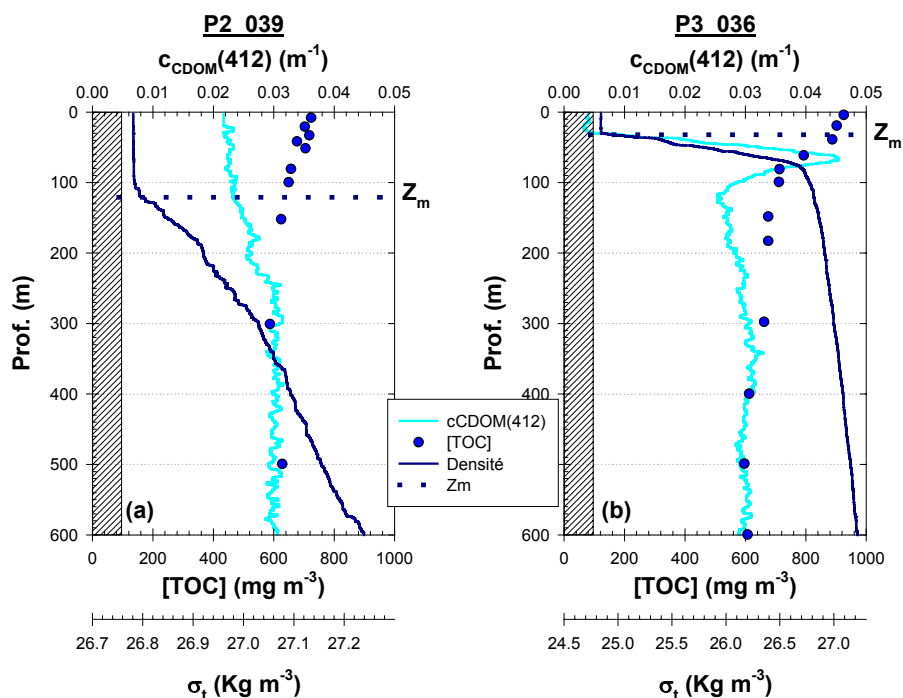


Figure 39. Profil de $c_{CDOM}(412)$ (ac-9 avec filtre $0.2 \mu\text{m}$ en entrée, cf. Annexe II) et de [TOC]. Le profil de densité et la profondeur de la couche de mélange sont tracés. Profils obtenus (a) à la station 39 au printemps (POMME 2), (b) à la station 36 en été (POMME 3). La précision du ac-9 est portée en hachuré.

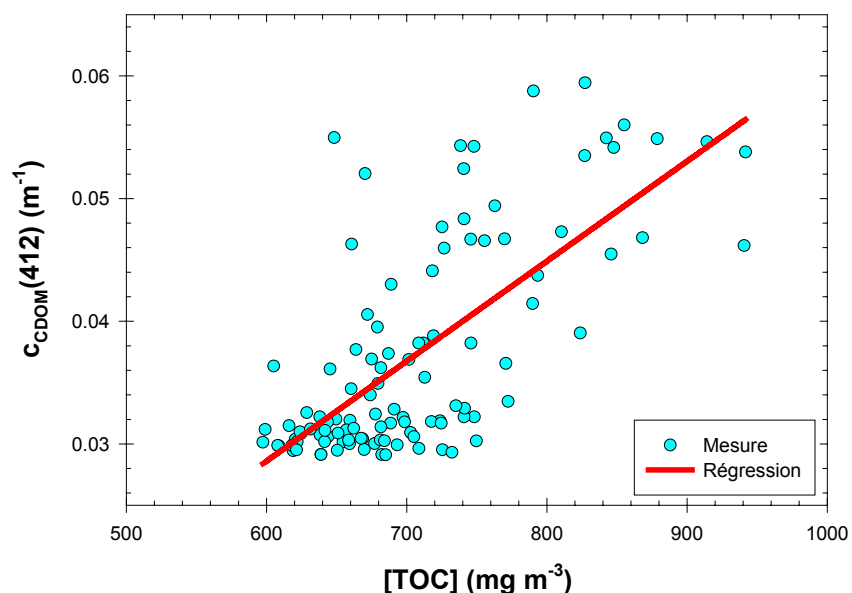


Figure 40. Relation entre le coefficient d'atténuation à 412 nm du matériel organique dissous coloré [$c_{CDOM}(412)$] et la concentration en carbone organique totale ([TOC]). Ces valeurs ont été acquises dans la zone aphotique ou sous la couche de mélange.

III.1.3. Carbone organique dissous

III.1.3.a - CDOM vs DOC

Le profil du coefficient d'atténuation du matériel dissous à 412 nm (équivalent au coefficient d'absorption, cf. Section I.2) est comparé au profil vertical de carbone organique total obtenu par mesure chimique à partir de prélèvements discrets (Figure 39).

Les profils de $c_{CDOM}(412)$ et [TOC] (dont plus de 90 % est du DOC, cf. Section II.2.4.b) divergent nettement dans la couche mélangée de surface. Seule une fraction variable du carbone organique dissous est optiquement active, c'est le CDOM¹ ; or (Whitehead *et al.*, 2000) ont suggéré que l'activité biologique, les phénomènes de mélange ainsi que le champ radiatif sous-marin influencent la fraction colorée du carbone organique dissous. Le coefficient d'atténuation dissous à 412 nm est donc avant tout une mesure de CDOM et ne peut servir à estimer [DOC] qu'à des profondeurs où chacun de ces phénomènes a une influence réduite.

En surface, le principal puits de CDOM est la photodégradation ; il a été montré qu'elle pouvait conduire à différentes formes optiquement inactives de carbone organique dissous (De Haan, 1993 ; Vodacek *et al.*, 1997) ou plus rarement en carbone inorganique dissous (Miller et Zepp, 1995).

III.1.3.b - Etablissement d'une relation entre DOC et $c_{CDOM}(412)$

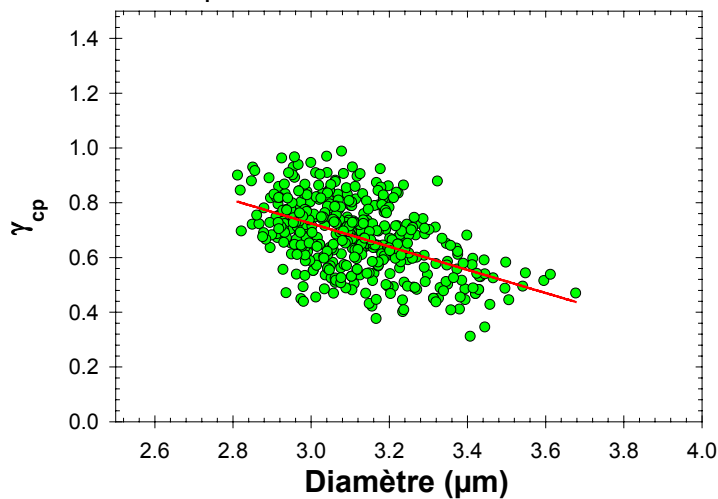
Afin de s'affranchir des valeurs obtenues dans la couche de mélange et dans la couche euphotique (productive en été), la relation permettant de convertir $c_{CDOM}(412)$ en [TOC] (Figure 40) a donc été déterminée à partir des mesures correspondant à des profondeurs généralement supérieures à 200 m. La relation obtenue est (N=110, R²=0.50, p<0.001) :

$$c_{CDOM}(412) = 0.000081 \times [TOC] - 0.002 \quad \text{Eq. 43}$$

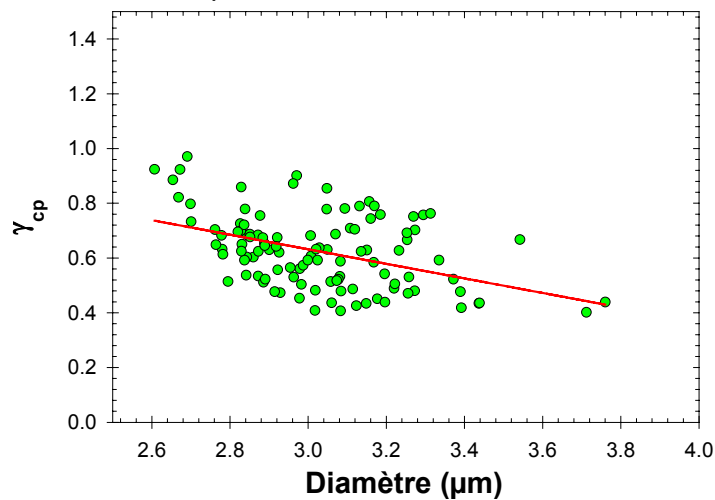
La faible valeur du coefficient de corrélation obtenue sur l'ensemble des campagnes est certainement due à une variabilité du rapport CDOM/DOC dans les 600 premiers mètres de la colonne d'eau. La diffusion du CDOM à travers une pycnocline faiblement stratifiée (hiver), les phénomènes d'advection horizontale et de mélange des masses d'eau sont autant de facteurs pouvant expliquer des évolutions dans la proportion de CDOM/DOC. La concentration en CDOM ne semble devenir constante qu'à partir de 1000 m (Chen et Bada, 1992) ; or l'obtention de valeurs optiques précises à cette profondeur reste encore difficile.

¹ Colored Dissolved Organic Material

POMME 1 : $\gamma_{cp} = -0.42 \cdot \text{Diam} + 1.99$ (N=426, $R^2=0.25$, $p < 0.5$)



POMME 2 : $\gamma_{cp} = -0.27 \cdot \text{Diam} + 1.43$ (N=129, $R^2=0.19$, $p < 0.5$)



POMME 3 : $\gamma_{cp} = -0.38 \cdot \text{Diam} + 1.87$ (n=69, $R^2=0.23$, $p < 0.5$)

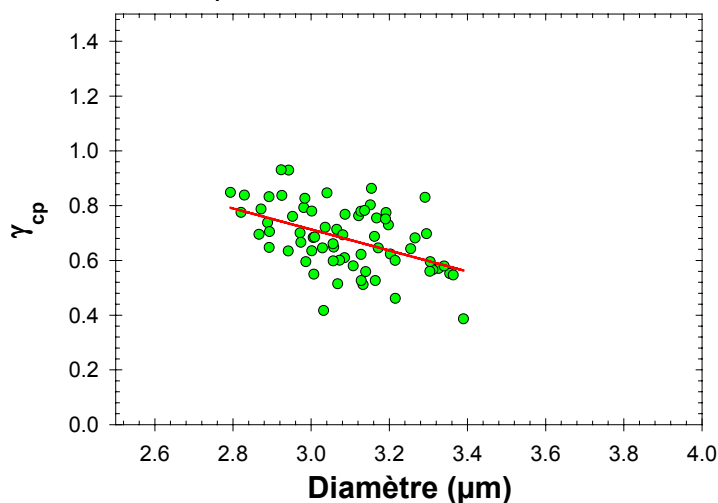


Figure 41. Pente caractérisant la dépendance spectrale du coefficient d'atténuation particulière (γ_{cp}) en fonction du diamètre moyen mesuré sur les échantillons discrets par le HIAC. Une relation a été établie pour chaque saison avec de haut en bas : hiver, printemps et été.

Le coefficient spécifique d'atténuation du matériel dissous à 412 nm [$c_{\text{CDOM}}^*(412)$] est donc de $0.081 \text{ m}^2 \text{ gTOC}^{-1}$; à 450 nm il est de l'ordre de $0.055 \text{ m}^2 \text{ gTOC}^{-1}$. Cette valeur est environ deux fois plus faible que la valeur de $0.13 \text{ m}^2 \text{ gTOC}^{-1}$ rapportée par (Oubelkheir, 2001) en Méditerranée. Néanmoins elle reste dans la gamme de variation présentée par (Carder *et al.*, 1989) dans le golfe du Mexique (0.005 à $0.13 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$); à partir d'échantillons discrets les auteurs ont extrait et concentré les acides fulviques et humiques puis il ont déterminé leurs coefficients d'absorption spécifique à 450 nm. Notons que ces acides sont les composants majoritaires de la matière organique dissoute mais ils ne sont pas les seuls; ces coefficients représentent donc les valeurs minimales de $c_{\text{CDOM}}^*(450)$.

III.2) Nature des Stocks estimés par les grandeurs optiques

III.2.1. Diamètre moyen et spectre d'atténuation

La relation entre la pente du spectre d'atténuation particulaire et l'exposant de Junge (j) caractérisant la distribution de taille (cf. Section I.3.2) est soumise à un certain nombre de conditions rarement effectives en milieu naturel (particules non absorbantes, sphériques, d'indice de réfraction constant, etc.). Cependant Boss et Twardowski (2001) ont montré que l'erreur reste acceptable dans la gamme de variations couramment rencontrée en océan ouvert et que la relation est d'autant plus critique que la proportion de petites particules augmente (i.e. fortes valeurs de j).

Or le diamètre moyen de la population mesuré par le HIAC sur les échantillons discrets dépend de la distribution de taille des particules. Lors d'une définition à haute résolution de la couche de surface dans un système frontal de la Méditerranée, Oubelkheir (2001) a constaté que les variations de γ_{cp} étaient effectivement corrélées à celles du diamètre moyen. Elle a aussi remarqué que cette relation n'apparaissait pas dans l'eau d'origine Atlantique. Dans la mesure où ces masses d'eau ont évolué depuis leur bassin d'origine, cette constatation ne peut être considérée comme définitive; nous montrerons dans quelles conditions la variation de γ_{cp} permet d'obtenir une information sur la taille des particules dans la zone d'étude.

A chaque saison les valeurs de γ_{cp} diminuent quand le diamètre augmente (Figure 41). Mais les coefficients de corrélation sont relativement faibles et les pentes varient d'une campagne à l'autre. La validité de la relation entre la taille moyenne de l'assemblage particulaire et γ_{cp} sera précisée ultérieurement (cf. Section IV.3.2.e).

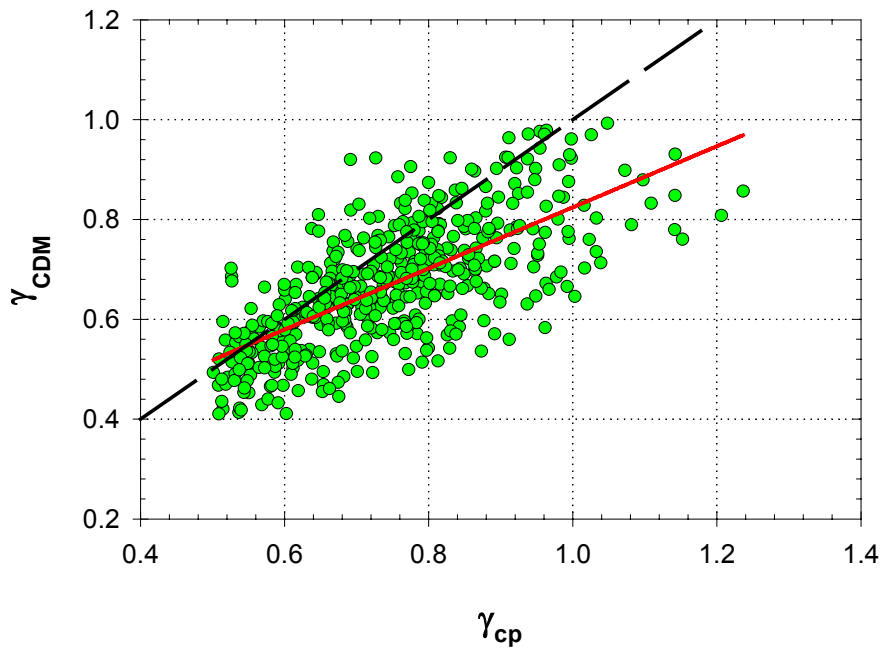


Figure 42. Comparaison des valeurs de la pente du spectre d'atténuation particulière selon la méthode utilisée. De façon directe, l'atténuation par le matériel dissous coloré (mesurée) est déduite de l'atténuation totale ($c_p=c_t-c_{CDOM}$, γ_{cp}). De façon indirecte, l'absorption par le matériel détritique coloré (calculée, $a_{CDM}=c_{CDOM} + a_{NAP}$) est déduite de l'atténuation totale ($c_p=c_t-a_{CDM}$, γ_{CDM}).

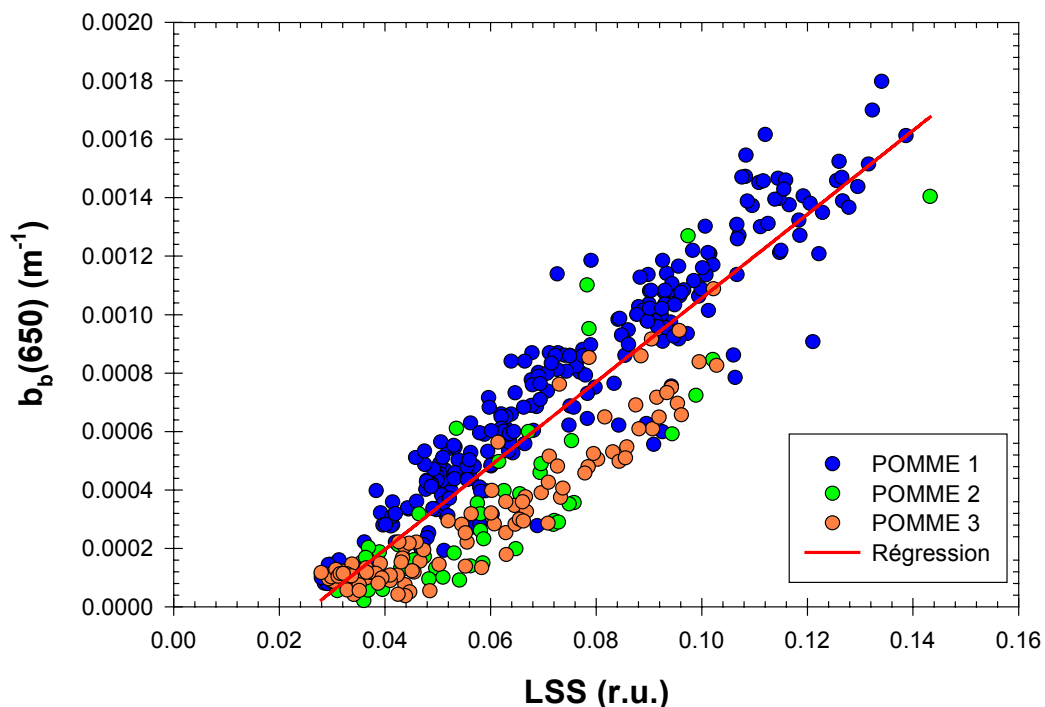


Figure 43. Estimation du coefficient de rétrodiffusion à 650 nm à partir de la mesure relative de la quantité d'énergie rétrodiffusée à 800 nm (LSS). Chaque campagne est représentée par sa couleur.

La détermination directe de l'atténuation particulaire n'est plus possible sur les profils acquis avec le Tow-Yo (un seul ac-9 sans filtre, donc pas de mesure de c_{CDOM}). La contribution du matériel dissous dans l'atténuation totale est alors remplacée par l'absorption du matériel détritique coloré (CDM) extraite du spectre d'absorption total (cf. Section III.2.3). Bien que majoritairement composé de matériel dissous, le CDM contient aussi une proportion variable de matériel particulaire (NAP). Cette contribution supplémentaire induit une sous estimation de la pente (Figure 42) mais γ_{CDM} et γ_{cp} covarient néanmoins de façon linéaire. L'information sur la taille moyenne du pool particulaire reste donc accessible lors de l'utilisation du Tow-Yo.

III.2.2. Conversion du signal du LSS en $b_b(650)$

La grappe optique ne pouvant être déployée qu'une station sur deux en moyenne, nous ne disposons pas de profils systématiques du coefficient de rétrodiffusion. L'établissement d'une relation liant ce coefficient à 650 nm avec le signal obtenu par le LSS à 800 nm nous permet d'obtenir une estimation de la rétrodiffusion (Figure 43). La conversion de la mesure du LSS en coefficient de rétrodiffusion à 650 nm se fait selon (N=437, $R^2=0.85$, $p<0.001$) :

$$b_b(650) = 0.01434 \times LSS - 0.000378 \quad \text{Eq. 44}$$

Les données présentées ici correspondent aux trois campagnes ; la majorité des points ayant permis d'établir cette relation ont été obtenus pendant POMME 1 (situation hivernale) lorsque l'assemblage particulaire est le plus homogène (taille, nombre, indice de réfraction) avec une faible part de cellules phytoplanctoniques. L'erreur sur l'estimation de $b_b(650)$ augmente donc au printemps et en été ; néanmoins la possibilité d'estimer ce coefficient de façon systématique la rend tout à fait acceptable puisque $b_b(650)$ et γ_{cp} permettent d'estimer un indice de réfraction global de l'assemblage particulaire.

III.2.3. Déconvolution spectrale de l'absorption totale

Qu'il soit mesuré in situ ou bien sur filtre, le spectre d'absorption d'un échantillon est toujours le résultat de l'absorption combinée du phytoplancton et de matériel non algal et éventuellement de CDOM (cas d'une mesure in situ de a_t , Section I.2.1). Dans le passé, différentes méthodes ont été proposées pour "extraire" le coefficient spectral de l'absorption "strictement" phytoplanctonique à partir d'une mesure plus globale du coefficient d'absorption, total ou particulaire (Kishino *et al.*, 1985 ; Roesler *et al.*, 1989 ; Bricaud et Stramski, 1990 ; Morrison et Sosik, 2002). La méthode présentée dans cette étude concerne

une adaptation de la méthode proposée par Bricaud et Stramski (1990) pour déconvoluer l'absorption algale et non algale à partir d'une mesure spectrale (haute résolution ; ~ 1 nm). Il s'agit de déconvoluer l'absorption phytoplanctonique de l'absorption détritique (non algale et dissoute) à partir d'une mesure in situ de l'absorption totale (eau exclue) à 9 longueurs d'onde, telle que réalisée par un ac-9 ; notre méthode correspond en fait à une deuxième version de la méthode récemment mise au point par Oubelkheir (2001).

III.2.3.a - Formulation de la déconvolution

(i) Rappel de la méthode originale (Bricaud et Stramski, 1990)

Les auteurs ont mesuré les spectres d'absorption particulaire sur filtre [$a_p(\lambda)$] puis après extraction des pigments dans le méthanol Kishino *et al.* (1985) ils ont obtenu le spectre du matériel non algal [$a_{NAP}(\lambda)$] ; la différence entre les deux permet d'accéder au spectre phytoplanctonique [$a_\phi(\lambda)$]. Ces spectres sont ensuite normalisés à 380 nm (Figure 3 dans Bricaud et Stramski, 1990).

Le principe de la déconvolution repose sur le fait que les coefficients d'absorption phytoplanctonique présentent des rapports constants à certaines longueurs d'onde (en dehors des pics d'absorption). Le coefficient du matériel détritique quant à lui présente une décroissance monotone de l'ultraviolet vers l'infrarouge caractérisée par une relation exponentielle d'amplitude A et de pente S (cf. Section I.2.1). Ainsi, dans une mesure d'absorption particulaire (algale + non algale), toute déviation des rapports de longueur d'onde par rapport aux valeurs établies pour le phytoplancton est une signature (quantifiable) de la contribution non algale.

Le but du calcul est de déterminer A et S afin de pouvoir établir $a_{NAP}(\lambda)$ puis le soustraire de $a_p(\lambda)$ pour accéder à $a_\phi(\lambda)$. Cette détermination se fait par l'intermédiaire d'un système de deux équations à deux inconnues (A et S). Le système est contraint par les rapports constants de deux couples d'absorption phytoplanctonique devant répondre aux critères suivants :

- absorption par les pigments accessoires négligeable pour éviter toute variabilité dans le rapport utilisé.
- rapport des coefficients d'absorption phytoplanctonique proche de l'unité pour s'affranchir de l'influence de l'effet de discrétisation sur la forme spectrale.
- longueurs d'ondes suffisamment éloignées pour déterminer avec précision la pente de $a_p(\lambda)$.

Les rapports utilisés par les auteurs sont :

$$\frac{a_{\varphi}(505)}{a_{\varphi}(380)} = 0.99 \quad \text{Eq. 45}$$

$$\frac{a_{\varphi}(580)}{a_{\varphi}(692.5)} = 0.92 \quad \text{Eq. 46}$$

(ii) *Adaptation aux profileurs in-situ*

L'utilisation d'un spectrophotomètre sous-marin et particulièrement du ac-9 implique deux différences fondamentales par rapport à la méthode précédente. Tout d'abord le spectre à déconvoluer ne correspond plus à l'absorption particulaire mais à l'absorption totale. Ensuite aucune des longueurs d'onde utilisées n'est directement accessible par le ac-9 qui ne mesure le coefficient d'absorption qu'à 412, 440, 488, 510, 532, 555, 630, 676 et 715 nm.

L'utilisation de $a_t(\lambda)$, au lieu de $a_p(\lambda)$, nécessite de prendre en compte la contribution de la matière organique dissoute colorée (CDOM) ; celle-ci s'ajoute à celle du matériel particulaire non algal (NAP). Ces deux compartiments présentent des caractéristiques spectrales similaires (cf. Section I.2.1) ; d'un point de vue optique on peut donc les associer au sein d'un même « pool » : la matière détritique colorée (CDM - Siegel, D. A. et Michaels, 1996 ; Oubelkheir, 2001). On aura alors :

$$a_{\varphi}(\lambda) = a_t(\lambda) - a_{CDM}(\lambda) \quad \text{Eq. 47}$$

Le choix des longueurs d'onde utilisées pour établir les deux couples de rapport d'absorption phytoplanctonique est plus critique. La limite du ac-9 étant fixée à 412 nm, Oubelkheir (2001) a utilisé les couples 412-505 et 580-692. Les coefficients d'absorption à 505, 580 et 692 nm étaient déterminés par interpolation linéaire du spectre $a_t(\lambda)$ mesuré par le ac-9 ; les rapports étaient quant à eux dérivés à partir de la base de données d'absorption phytoplanctonique (mesure particulaire sur filtre elle-même déconvoluée en absorption algale et non algale). L'interpolation linéaire du coefficient d'absorption à partir d'un spectre établi avec seulement 9 longueurs d'ondes est discutable, en particulier pour la valeur à 692 nm estimée avec des valeurs à 676 et 715 nm correspondant respectivement à un maximum et minimum d'absorption.

Ce constat nous a conduit à utiliser les longueurs d'onde de mesure du ac-9 afin de s'affranchir des erreurs résultant de l'interpolation. Les spectres phytoplanctoniques,

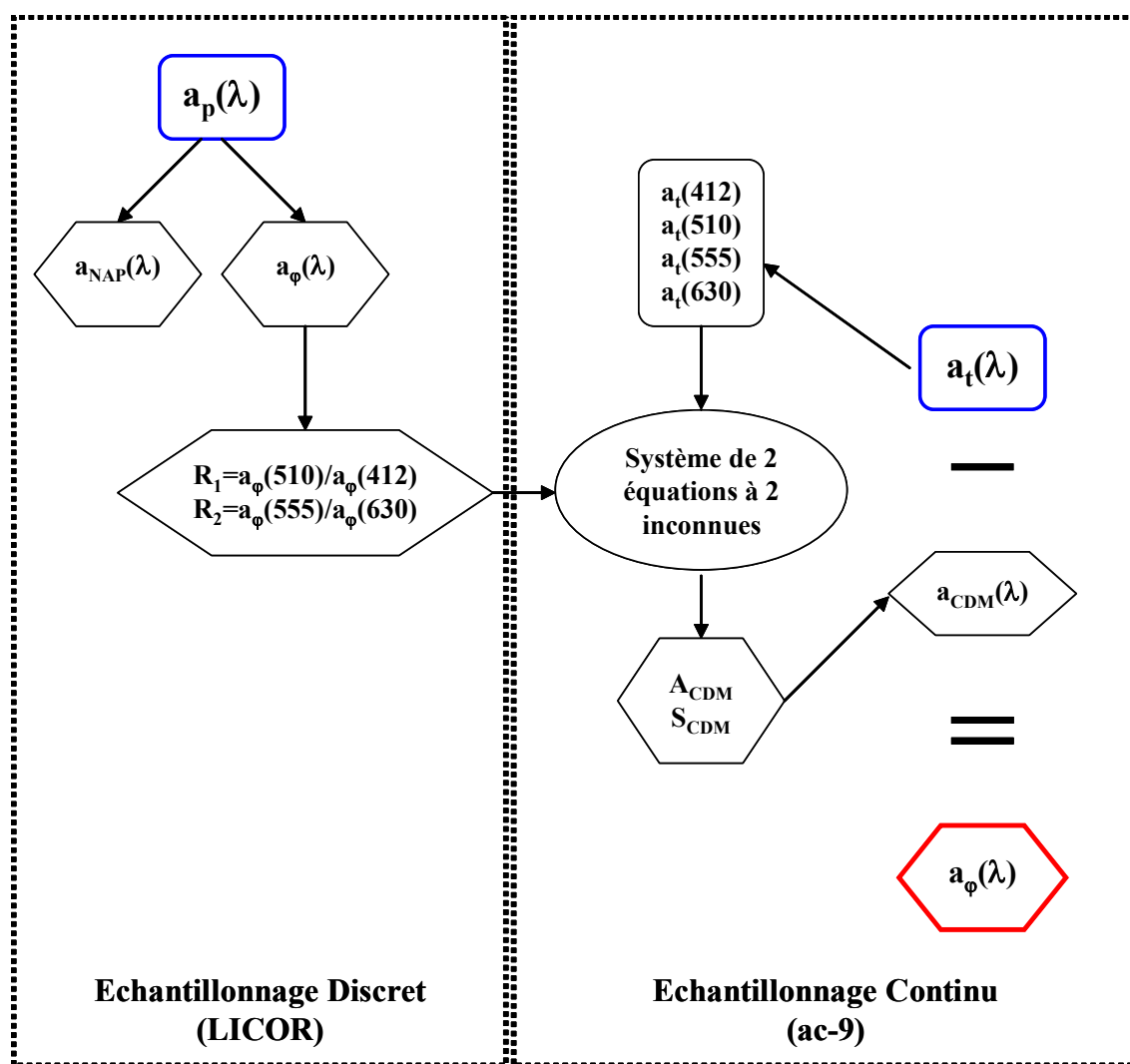


Figure 44. Schéma récapitulatif de la méthode de déconvolution appliquée aux spectres d'absorption totale acquis par le ac-9. Les rectangles correspondent aux valeurs mesurées et les hexagones aux valeurs calculées. Les mesures de bases nécessaires à cette méthode sont encadrées en bleu et le résultat en rouge.

Tableau 2. Valeurs des rapports utilisés à chaque campagne pour déconvoluer le spectre d'absorption total mesuré par le ac-9 en ces composantes phytoplanctonique (a_ϕ) et détritique colorée (a_{CDM}). Les régressions sont établies à partir des mesures sur filtre ; les valeurs du coefficient de corrélation sont entre parenthèse.

Rapports utilisés	Leg	POMME 1	POMME 2	POMME 3
$R_1=510/412$	1	0.60 (0.99)	0.63 (0.99)	0.55 (0.94)
$R_1=510/412$	2	0.62 (0.99)	0.59 (0.99)	0.49 (0.99)
$R_2=555/630$	1	1.15 (0.94)	1.23 (0.88)	0.85 (0.82)
$R_2=555/630$	2	1.24 (0.94)	1.19 (0.95)	0.65 (0.85)

déconvolués à partir des spectres particulières mesurés par le LICOR, nous ont permis de déterminer les deux couples de longueurs d'onde correspondant au ac-9 qui présentaient la meilleure corrélation. Pour chaque campagne et chaque leg nous avons établi une relation linéaire entre les deux coefficients d'absorption de chaque couple ; la pente de la droite correspond au rapport R1 et R2 utilisé (Tableau 2).

Plusieurs commentaires sont à apporter par rapport aux critères initiaux définis par Bricaud et Stramski (1990).

- Les longueurs d'ondes utilisées ne permettent pas de s'affranchir totalement de l'influence des pigments accessoires ; toutefois, aucune ne correspond à un pic d'absorption.
- Les valeurs des rapports ne permettent pas d'ignorer le "package effect" ; c'est pourquoi nous utilisons des valeurs différentes pour chaque campagne. La valeur hautement significative du coefficient de corrélation ($N > 50$, $R^2 > 0.8$, $p < 0.001$, pour chaque valeur de R_1 ou R_2) traduit d'ailleurs la faible variabilité intra saisonnière.
- L'écart entre les deux longueurs d'ondes définissant un couple représente initialement 33 % pour 380-505 et 30 % pour 580-692.5 de l'étendue spectrale (370 à 750 nm). Dans le cas de notre étude chaque rapport représente respectivement 33 % et 25 % (étendue spectrale de 412 à 715 nm). La précision sur le calcul de la pente à l'échelle de notre résolution reste donc acceptable.

Les valeurs de ces rapports sont alors "injectés" dans le système d'équations définis par Bricaud et Stramski (1990) afin de déterminer A_{CDM} et S_{CDM} définissant le spectre d'absorption du matériel détritique coloré.

$$R_1 \times A_{CDM} e^{-412 \times S_{CDM}} - A_{CDM} e^{-510 \times S_{CDM}} = R_1 \times a_{ac9}(412) - a_{ac9}(510) \quad \text{Eq. 48}$$

$$A_{CDM} e^{-555 \times S_{CDM}} - R_2 \times A_{CDM} e^{-630 \times S_{CDM}} = a_{ac9}(555) - R_2 \times a_{ac9}(630) \quad \text{Eq. 49}$$

L'ensemble de la méthode est résumé sur la figure 44 ci-contre.

III.2.3.b - Validation de la méthode

La comparaison des spectres d'absorption particulière sur filtre avec le résultat de la déconvolution appliquée à un spectre d'absorption totale du ac-9 est relativement satisfaisante (Figure 45a). L'absorption phytoplanctonique estimé par le ac-9 est légèrement supérieure à

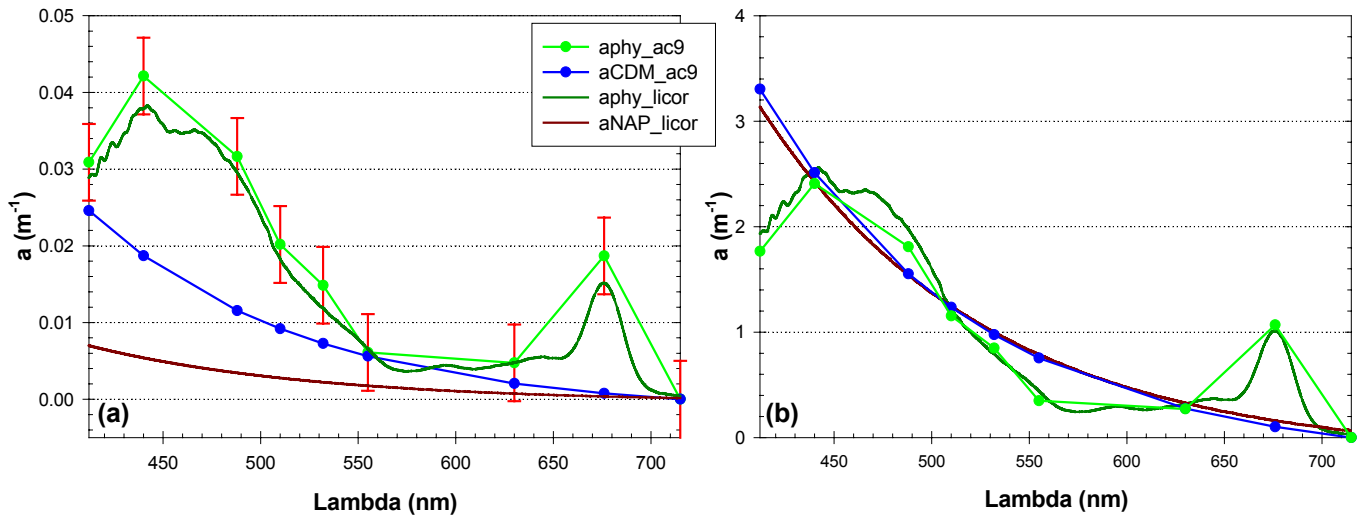


Figure 45. Résultat de la déconvolution du spectre d'absorption totale (ac-9) à 55 m à la station 27 de POMME 2 (30 mars 2001). Les spectres déduits de l'absorption sur filtre (LICOR) sont également tracés pour comparaison. Notons que le spectre CDM correspond à la somme de NAP et CDOM. (a) Spectres déconvolués, les barres d'erreur représentent l'erreur instrumentale du ac-9 ($\pm 0.005 \text{ m}^{-1}$). (b) Spectres normalisés par leur intégrale.

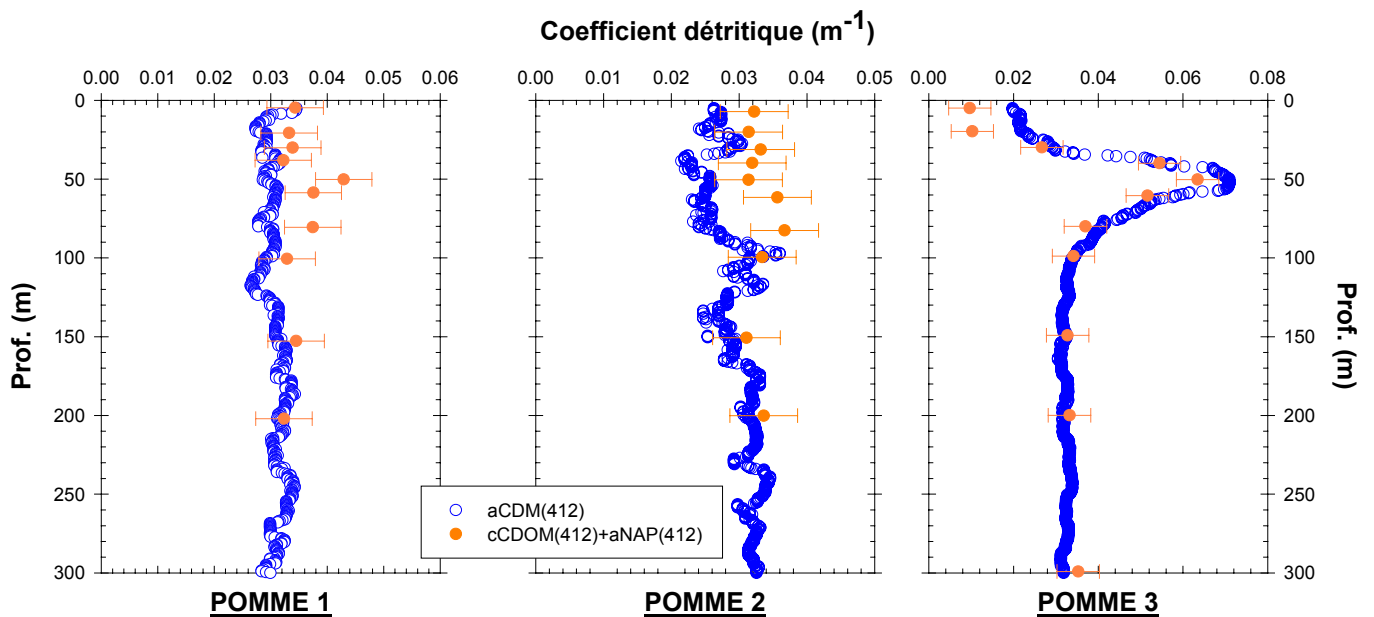


Figure 46. Profils de l'absorption par le CDM à 412 nm (bleu) calculé à partir de l'absorption totale. Les points orange correspondent à la même mesure évaluée en additionnant l'atténuation par le CDOM (mesurée) et l'absorption par NAP (calculée). L'erreur portée est celle du ac-9. Profils obtenus à chaque saison respectivement aux stations 44 (15 février 2001), 36 (01 avril 2001) et 17 (30 août 2001).

celle évalué à partir d'un spectre d'absorption particulaire ; néanmoins la forme des deux spectres est remarquablement identique (Figure 45b).

La surestimation de l'absorption phytoplanctonique peut provenir d'une fraction du matériel absorbant dont la taille serait inférieure à la porosité du filtre ($0.7 \mu\text{m}$) ; le spectre particulaire ne peut donc témoigner de sa présence. Cette hypothèse s'appuie sur l'examen des spectres d'atténuation du matériel dissous ($<2 \mu\text{m}$) ; lorsqu'il y a suffisamment de matériel, ils présentent un léger pic à 676 nm . Ce signal traduit la présence de matériel phytoplanctonique inférieur à $0.2 \mu\text{m}$ (pigments récemment mis en solution, thylakoïdes, etc.).

Lorsque l'on somme $c_{\text{CDOM}}(412)$ avec $a_{\text{NAP}}(412)$, la valeur obtenue est légèrement supérieure à celle de $a_{\text{CDM}}(412)$ notamment dans la couche mélangée en hiver et au printemps (Figure 46). L'absorption par le matériel détritique coloré est légèrement surestimée en été (POMME 3). La stratification importante à cette saison implique une forte variabilité pigmentaire sur la verticale ; c'est d'ailleurs pour cette campagne que les rapports utilisés dans la déconvolution ont les coefficients de corrélation les plus faibles. La déconvolution est alors moins précise et explique cette différence ; de plus il ne faut pas perdre de vue que la détermination de a_{NAP} se fait sur du matériel concentré (2.8 L sur un filtre) contrairement à celle de a_{CDM} . La présence de phéopigments qui présentent une absorption conséquente à 408 nm pourrait aussi expliquer cette déviation par rapport aux mesures discrètes (Oubelkheir, 2001) ; mais les analyses pigmentaires n'ont pas révélé de trace de pigments de dégradation pendant les campagnes POMME.

Malgré ces quelques limitations et bien que la méthode présentée ici requiert des mesures discrètes pour établir les rapports d'absorption phytoplanctonique, son intérêt est multiple :

- en dehors de conditions fortement stratifiées elle permet d'obtenir une bonne estimation de l'absorption par le CDOM (majoritaire dans le compartiment détritique). Ceci s'avèrera très utile lors de l'analyse des données du Tow-Yo pour lesquelles seules les mesure de l'absorption et l'atténuation totale sont disponibles.
- à 440 nm , l'absorption par le phytoplancton est maximale et celle par le CDM reste conséquente. Les proportions respectives de $a_{\phi}(440)$ et $a_{\text{CDM}}(440)$ dans l'absorption totale fournissent donc une bonne estimation de l'importance des compartiments phytoplanctonique et non algal (détritus, hétérotrophes, CDOM, ...). Cette information

peut se révéler intéressante dans la mesure où le développement du second nécessite la présence du premier.

- enfin il permet d'obtenir un spectre d'absorption phytoplanctonique de manière continue sur la colonne d'eau ; spectre dont les caractéristiques sont souvent masquées par les autres composants du pool particulaire généralement majoritaire par rapport aux algues.

III.2.4. Pente du spectre d'absorption phytoplanctonique

La méthode de déconvolution nous permet d'accéder aux propriétés optiques des cellules phytoplanctoniques seules. Hormis leur taille, leur spectre d'absorption dépend alors essentiellement de leur composition pigmentaire (cf. Section I.2.1.b).

Eisner *et al.* (2003) ont mis en évidence une relation linéaire entre la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique et la composition en pigments caroténoïdes de la cellule. Les auteurs soulignent la nécessité de tester ce lien dans d'autres conditions que celles de leur étude ; celle-ci ayant été menée sur une population phytoplanctonique dominée par les diatomées, ils préconisent notamment une variabilité taxonomique plus importante. Des données obtenues lors d'une expérience de culture en chemostat d'*Emiliania huxleyi* nous ont permis de préciser cette relation pour une espèce de flagellé (cf. Section IV).

Les conditions rencontrées en océan ouvert n'ont rien à voir avec celles d'une culture ; ni même celles de l'étude de Eisner *et al.* (2003). Le lieu de leur étude était un Fjord dont la profondeur maximale est de l'ordre de 20 m. Or l'extension de la couche de mélange, l'ampleur des phénomènes de convection, la profondeur de la couche euphotique ou encore la composition du pool phytoplanctoniques sont autant de facteurs pouvant potentiellement influencer cette relation. Le set de données acquis dans le cadre de ce travail (Atlantique nord est) devrait permettre de répondre à une partie de ces questions.

III.2.5. Significativité des paramètres extraits des mesures in situ

Les différents paramètres dérivés de la dépendance spectrale (déconvolution, γ_{cp} , $S_{a\Phi}$) ou de la combinaison de plusieurs indices [$n_p(650)$] sont moins robustes que les mesures directes (coefficients d'absorption, d'atténuation et de rétrodiffusion).

Lorsque ces indices adoptent des valeurs extrêmes [$\gamma_{cp}=0$ ou $n_p(650)=1.4$ par exemple] ou bien présentent des variations rapides sans raison apparente, ils ne sont pas jugés comme étant représentatifs d'un évènement biogéochimique ; leur profil est alors tronqué à la profondeur où ces valeurs sont observées. Notons que ces valeurs non significatives sont

généralement observées en profondeur lorsque les signaux optiques sont faibles ou bien à proximité de la surface où la mesure peut être perturbée par l'agitation de l'interface air-mer.

Chapitre IV

IV / Etude des propriétés biooptiques et des caractéristiques cellulaires d'*Emiliana huxleyi* cultivée en milieu contrôlé : influence de la calcite et dépendance par rapport à pCO₂

IV.1) Le choix d'*Emiliana huxleyi*

Emiliana huxleyi est une cellule phytoplanctonique de la classe des Prymnésiophycées et de la famille des coccolithophoridés ; cette famille est caractérisée par une intéressante particularité. La cellule phytoplanctonique est en effet abritée dans une coque (coccosphère), constituée de petites plaques de calcite, les coccolithes, dont la taille est généralement inférieure à 2 µm. Les coccolithes sont synthétisés dans le cytoplasme de la cellule (Westbroek *et al.*, 1989) à partir des ions bicarbonates (HCO₃⁻) de l'eau de mer (Paasche, 1964 ; Sikes *et al.*, 1980 ; Nimer et Merrett, 1992). Au travers des processus de photosynthèse et de calcification, cette espèce est donc suspectée d'être fortement liée à l'équilibre des carbonates dans l'eau de mer et finalement à la dissolution du dioxyde de carbone atmosphérique dans la couche de surface (Robertson *et al.*, 1994 ; Nimer et Merrett, 1995 ; Anning *et al.*, 1996). Ceci d'autant plus que cette espèce est capable de produire, notamment dans l'Atlantique Nord, des floraisons présentant des concentrations de l'ordre de 10000 cellules mL⁻¹ pouvant atteindre une superficie de 100 000 Km² (Brown et Yoder, 1994).

Parmi les coccolithophoridés, *Emiliana huxleyi* semble être unique car la production continue de calcite implique un relargage permanent dans le milieu des coccolithes les plus anciens (ceux à la périphérie de la coccosphère ; Tyrell *et al.*, 1999). Balch *et al.* (1993) ont mesuré des taux de relargage proche de 15 coccolithes cellule⁻¹ j⁻¹ et les coccolithes détachés peuvent être à des concentrations de 300000 coccolithes mL⁻¹ (Holligan *et al.*, 1993) au centre des efflorescences. Etant composés de calcite pure, leur indice de réfraction est élevé (n_{calcite}=1.16, Aas, 1996) et ils n'ont aucune propriétés absorbante (n'_{calcite}=0, Morel, 1987). Au centre de la floraison, les coccolithes libres peuvent donc être responsables de 50 % du signal d'atténuation et de 75 % de la rétrodiffusion (Balch *et al.*, 1991). Les modifications des

propriétés optiques sont à ce point significatives qu'elles rendent un bloom d'*Emiliana huxleyi* visible depuis l'espace (Holligan *et al.*, 1983 ; Tyrell *et al.*, 1999 ; Iglesias-Rodriguez *et al.*, 2002).

De part son importance sur le cycle du carbone et sur les propriétés optiques de la colonne d'eau en période d'intense floraison, *Emiliana huxleyi* est une espèce qui a déjà fait l'objet de nombreuses études en laboratoire (Nimer et Merrett, 1992 ; Merrett *et al.*, 1993 ; Fernandez *et al.*, 1994 ; Balch *et al.*, 1996a ; Nanninga et Tyrrell, 1996 ; Dong *et al.*, 1999 ; Riebesell *et al.*, 2000a). Dans le cadre de notre travail nous nous sommes plus axé sur certains aspects particuliers. En préalable aux campagnes POMME en Atlantique Nord où des floraisons de coccolithophoridés pouvaient éventuellement être observées (Fernandez *et al.*, 1993 ; Robertson *et al.*, 1994 ; Balch *et al.*, 1996c), nous avons choisi de mener une étude conjointe sur la variabilité des propriétés optiques et des caractéristiques cellulaires (composition en pigments, carbone organique et minéral). Ce travail a été guidé par trois objectifs principaux qui peuvent être énoncés sous la forme des questions suivantes :

Quels sont les paramètres optiques, accessibles in situ, qui caractérisent la prédominance d'*Emiliana huxleyi* dans l'assemblage particulière.

Comment le degré de calcification d'*Emiliana huxleyi*, estimé au travers du contenu en calcite, affecte ses caractéristiques cellulaires et les paramètres optiques du milieu ?

Quels paramètres évoluent à l'échelle diurne et avec quelle amplitude ?

Sur la base de ces objectifs de départ, un protocole expérimental a été établi reposant sur l'utilisation d'un automate de culture en continu fonctionnant selon le principe du chemostat. Deux souches, l'une calcifiante, l'autre non calcifiante ont été étudiées. Pour chacune des souches, deux traitements de pression partielle de CO₂ ont été testés : 360 ppm (état actuel de la pression partielle atmosphérique) et 700 ppm, valeur correspondant aux prévisions pour le prochain siècle (IPCC Reports, Houghton *et al.*, 1996). Il était attendu qu'un changement de pression partielle de CO₂ influe sur le contenu en calcite (Nimer et Merrett, 1993 ; Riebesell *et al.*, 2000b ; Zondervan *et al.*, 2002) et se répercute sur les propriétés optiques et les caractéristiques cellulaires. Enfin, les quatre expériences (2 souches sous 2 pCO₂) ont été menées sous un éclairage cyclique.

IV.2) Matériels et méthodes

IV.2.1. Conditions de culture

Les deux souches étudiées sont, à l'origine, identiques ; il s'agit de la souche CCMP n°1949 qui provient de la collection du « Bigelow Laboratory » (USA). Le premier échantillon reçu n'a pas calcifié et a été utilisé pour la culture non calcifiante alors que le deuxième échantillon a calcifié.

Le milieu de culture est préparé à partir d'eau de mer de la Rade de Villefranche-sur-Mer, filtrée sur 1 µm, puis stockée ~1 mois avant utilisation. Elle est alors à nouveau filtrée sur 0.2 µm puis autoclavée (30 minutes à 110°C) ; enfin on lui ajoute une solution stérile contenant des nitrates, phosphates, métaux traces et vitamines (milieu Guillard, concentration f/10 pour la souche non calcifiante et f/25 pour la souche calcifiante). Les souches sont cultivées en continu selon le principe du chemostat : la culture est diluée en permanence par du milieu de culture frais ajouté au moyen d'une pompe péristaltique (Smith, H.L. et Waltman, 1995 ; Bernard *et al.*, 1996 ; Le Floc'h, 2002). Au bout de quelques jours d'acclimatation, la biomasse de la culture ainsi que son taux de croissance ne dépendent plus que du taux de dilution ; lorsque cet équilibre est atteint, la culture est considérée à l'état stable : l'enregistrement des paramètres cellulaires et optiques peut alors débiter avant une nouvelle perturbation (i.e. changement de pCO₂) et l'établissement d'un nouvel état d'équilibre.

La mesure du pH et de l'alcalinité totale (TA) permettent, à partir des équations caractérisant le système des carbonates, de contrôler la pCO₂ au niveau désiré ; elle est ajustée à la valeur de consigne (360 ou 700 ppm) par l'addition de trois différents gaz : de l'air, de l'air sans dioxyde de carbone, ou du CO₂ pur (détails dans Sciandra *et al.*, 2003). La température est maintenue constante à 17°C par un cryothermostat et la culture est continuellement agitée afin d'éviter l'adhésion des cellules à la paroi.

L'éclairage est assuré par un système composé de six tubes néons en forme de U de 50 cm, chacun étant connecté à un ballast électronique contrôlé par un ordinateur ; il peuvent ainsi être utilisés de 0 à 100 % de leur intensité (détails du fonctionnement dans Bruyant *et al.*, 2001). Le cycle naturel de l'éclairage solaire peut ainsi être aisément reproduit. Dans le cadre de notre expérience, un cycle diurne de 12h : 12h a été appliqué. Les intensités maximales fournies par le système pour les souches non calcifiante et calcifiante sont respectivement de 1200 et 1290 µMolQuanta m⁻² s⁻¹.

L'enregistrement des paramètres cellulaires et optiques est réalisé avec une périodicité d'échantillonnage de trois heures sur une durée de 48 à 72 heures. Cette fréquence d'acquisition permet de bien identifier les variations dues à la variabilité nyctémérale de l'éclairement de celles provoquées par la différence inter souche (calcifiante vs non calcifiante) ou entre traitement (360 ppm vs 700 ppm).

IV.2.2. Paramètres cellulaires

IV.2.2.a - Concentration et spectre de taille des particules.

Un sous échantillon de 15 mL de la culture est placé sous un automate qui envoie séquentiellement trois aliquotes vers le compteur de particule HIAC (Pacific Scientific®) ; chaque aliquote est préalablement diluée avant comptage afin d'éviter les agglomérations de cellules et les éventuelles coïncidences lors de la mesure.

Le principe de mesure et le fonctionnement du compteur HIAC est détaillé dans la section II.2.3.

IV.2.2.b - Concentration en carbone total et organique

La concentration en carbone particulaire total (TPC) et organique (POC) dans la culture est déterminée en filtrant des triplicatas de 40 mL sur filtres GF/F (porosité nominale : 0.7 μm) préalablement calcinés ; les filtres sont ensuite stockés dans des boîtes de petri à -80 °C. A la fin des quatre expériences les concentrations en carbone sont mesurées par un analyseur carbone-hydrogène-azote (C.H.N., modèle LECO 900 Carbon Analyser) préalablement calibré avec de l'acide éthylènediaminetétraacétique (E.D.T.A) ; on conserve la valeur moyenne des trois aliquotes.

Dans le cas de la seule souche calcifiante, 2 séries de mesures ont été réalisées : la détermination de TPC est effectuée sans traitement préalable et celle de POC se fait après dissolution de la calcite par acidification du filtre (HCl 0.2 N). La concentration en carbone inorganique particulaire ([PIC]) est ensuite obtenue par différence entre les concentrations en carbone particulaire total ([TPC]) et en carbone organique particulaire ([POC]). Une comparaison au microscope optique a permis de constater que l'acidification ne modifiait pas la cellule organique. Pour la souche non calcifiante, seule la mesure du POC a été réalisée partant de l'hypothèse que la concentration en PIC est nulle.

IV.2.2.c - Concentration en pigments

Des triplicatas de 30 mL ont été filtrés sur des filtres GF/F (0.7 µm) qui ont ensuite été immédiatement placés dans de l'azote liquide (-196 °C) et stockés ainsi avant analyse par HPLC.

Le mode opératoire est le même que celui utilisé pour les campagnes POMME (cf. Section II.2.2).

IV.2.3. Paramètres optiques

IV.2.3.a - Principe et réalisation des mesures

Les spectres d'atténuation et d'absorption particulières entre 350 et 750 nm (résolution de 1 nm) sont mesurés au moyen d'un spectrophotomètre Lambda 19 UV-VIS équipé d'une sphère intégrante (détecteur) ; cet instrument utilise un faisceau lumineux double qui permet de mesurer simultanément la référence et l'échantillon (Figure 47a).

Du milieu de culture filtré sur 0.2 µm sert de référence. Avant chaque analyse (toutes les 3 heures), les cuves de mesure et de référence (en quartz) sont remplies avec ce milieu filtré et trois spectres dits « de référence » sont acquis. Les valeurs mesurées devant être nulles (référence), la moyenne des 3 acquisitions est interprétée comme étant l'erreur instrumentale. On procède ensuite à la mesure proprement dite.

La différence entre les mesures d'absorption et d'atténuation dépend du positionnement des cuves (mesure et référence) par rapport à la sphère intégrante. Pour mesurer l'atténuation, seuls les photons n'ayant subis ni diffusion ni absorption doivent atteindre le détecteur. Il s'agit donc d'intercepter tous les photons diffusés par l'échantillon. Pour cela on éloigne les cuves du détecteur (Figure 47b) et on interpose deux fentes sur le chemin optique : une juste après la cuve et l'autre à l'entrée du détecteur. La diffusion par les substances dissoutes étant négligeable, il n'y a pas de fentes sur le chemin optique du flux lumineux de référence. Pour la mesure d'absorption il s'agit de "récupérer" tous les photons diffusés. Les cuves sont donc placées contre la sphère intégrante et le flux lumineux diffusé vers l'avant n'est pas perdu car il pénètre dans la sphère (Figure 47c). Notons que les photons rétrodiffusés (flèches jaunes, figure 47b et 47c) sont définitivement perdus que l'on soit le coefficient estimé (absorption ou atténuation).

Trois mesures sur trois échantillons différents sont effectuées pour l'absorption et pour l'atténuation. Les spectres obtenus sont moyennés et corrigés du spectre de référence. On

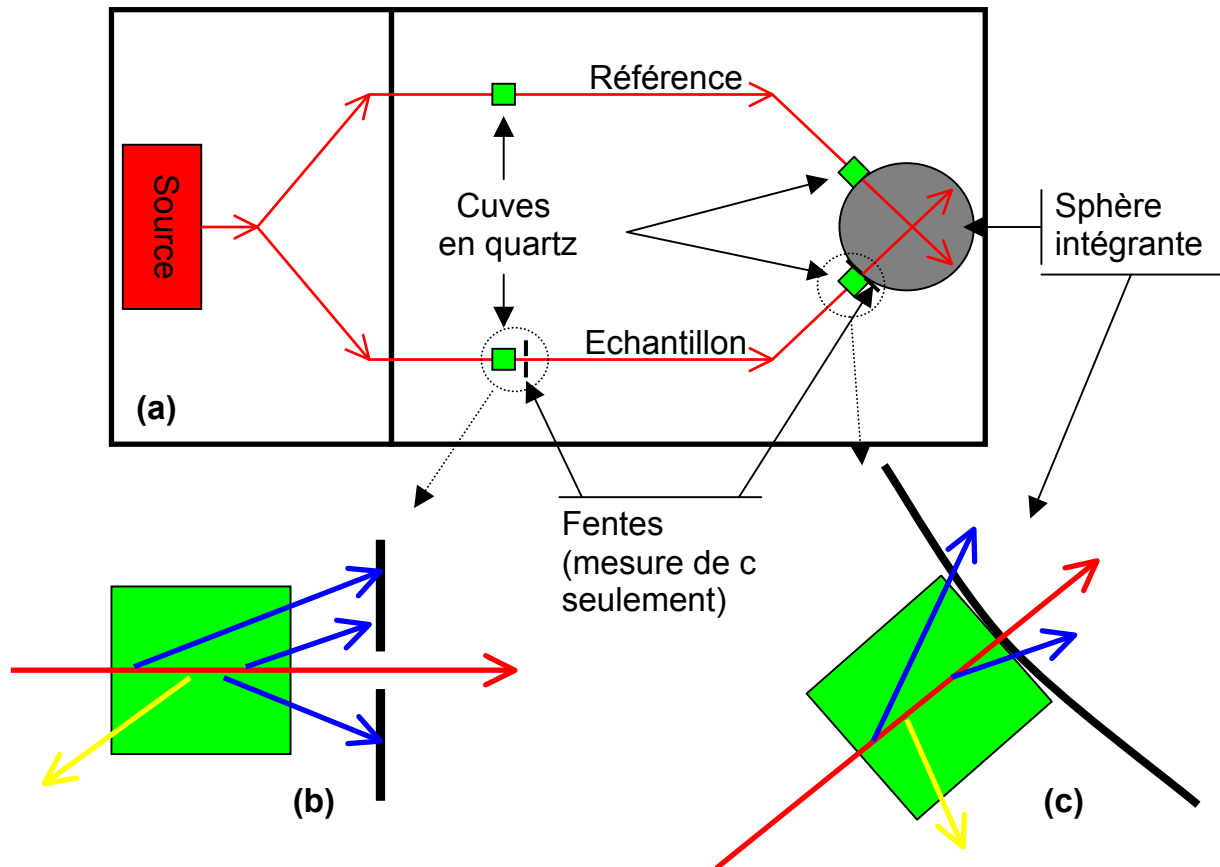


Figure 47. (a) Schéma de principe du spectrophotomètre de paillasse Lambda 19 UV-VIS. Les cuves en quartz sont placées contre la sphère intégrante (mesure de a) ou à distance (mesure de c). (b) Agrandissement du dispositif de mesure de l'atténuation. (c) Agrandissement du dispositif de mesure de l'absorption. Les flèches rouges représentent le flux lumineux initial, les bleues représentent le flux diffusé vers l'avant et les jaunes celui vers l'arrière (rétrodiffusion).

dispose alors de la dépendance spectrale de la densité optique (D.O.). Le coefficient optique j correspondant (absorption ou atténuation) est calculé en tenant compte de la longueur du trajet optique dans la cuve (0.01 m) selon :

$$j = 2.3 \times \frac{D.O.}{0.01} \quad \text{Eq. 50}$$

Le spectre d'absorption intègre les contributions des cellules phytoplanctoniques vivantes et du matériel non vivant (cellules mortes, éventuellement dépigmentées). Dans le cas de la souche calcifiante, cette contribution du matériel non vivant inclut également celle des coccolithes libres relargués dans le milieu. Etant constitués de calcite pure ils n'absorbent pas, et leur seule contribution (indirecte) à la mesure du coefficient d'absorption résulte essentiellement de leur influence sur la rétrodiffusion : en effet, le principe de la mesure est tel que cette contribution additionnelle peut être faussement interprétée comme de l'absorption (Figure 47c).

Un des objectifs de l'expérience étant d'accéder à l'influence du stock de calcite sur les propriétés cellulaires et physiologiques de la population, il convenait de s'affranchir de cet effet spécifique des coccolithophoridés calcifiants. Le coefficient d'absorption des seules cellules phytoplanctoniques a donc été extrait du spectre "contaminé" en utilisant la méthode numérique proposée par Bricaud et Stramski (1990) et dont le principe est largement énoncé plus haut (cf. Section III.2.3.a.i).

Une fois la dépendance spectrale du coefficient d'absorption phytoplanctonique correctement estimée, sa soustraction du spectre d'atténuation permet d'obtenir le spectre de diffusion particulaire qui inclut les cellules nues et, pour la souche calcifiante, les cellules recouvertes et les coccolithes libres.

IV.2.3.b - Détermination des coefficients optiques

Les spectres obtenus ont ensuite été normalisés par la concentration en chlorophylle *a* afin d'estimer les coefficients spécifiques d'absorption et de diffusion d'*Emiliana huxleyi* (cf. Section II.5.1.f).

L'absorption par les pigments accessoires photosynthétiques (PS = fucoxanthine + 19'-hexanoylfucoxanthine + Chlorophylles *c*) et non photosynthétiques (NPS = diadinoxanthin + diatoxanthine + β -carotène) a été calculée selon la méthode proposée par (Babin *et al.*, 1996). On détermine la fraction d'absorption attribuable aux pigments non photosynthétiques à chaque longueur d'onde [$F_{NPS}(\lambda)$] selon :

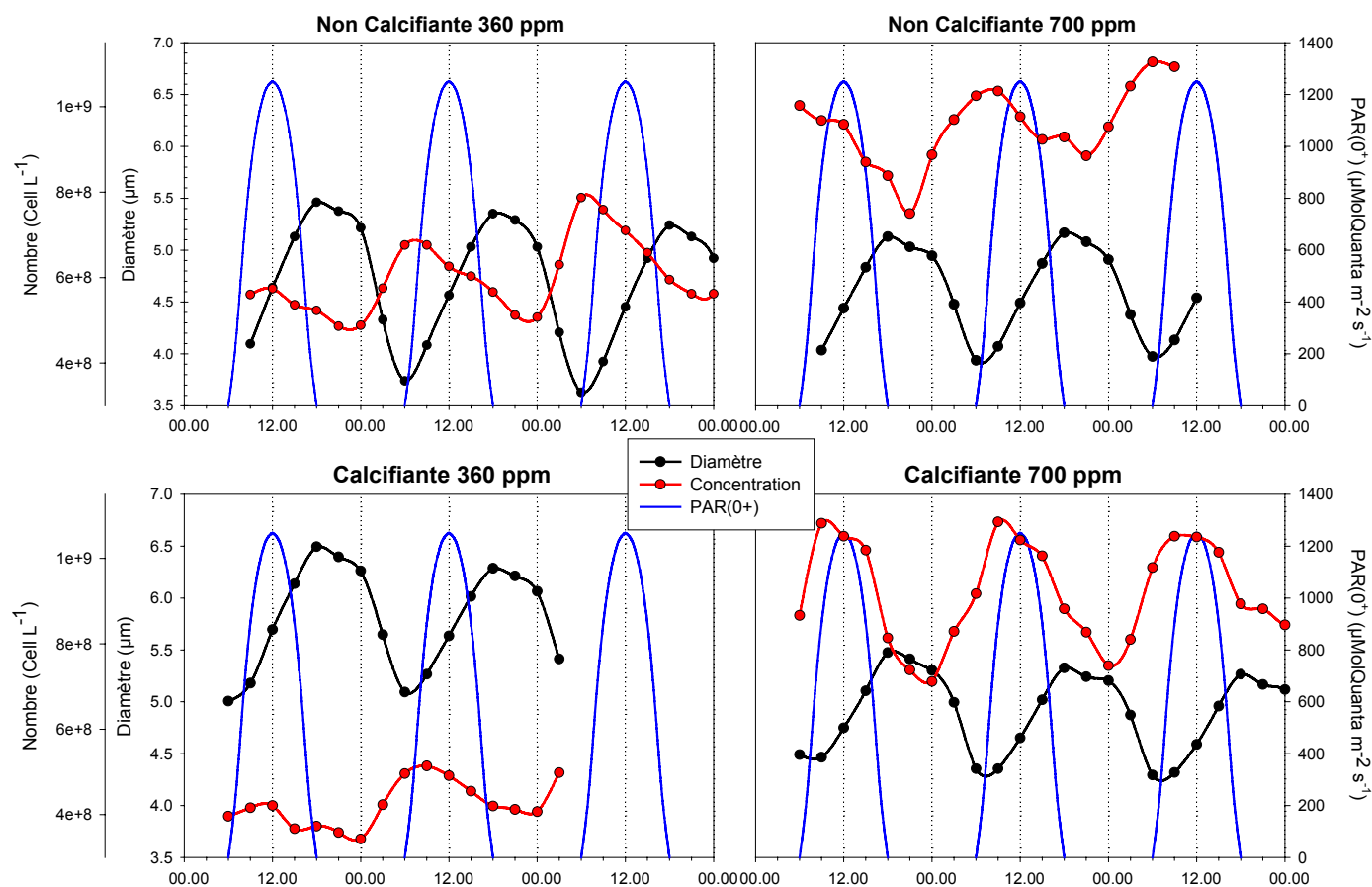


Figure 48. Variations circadiennes de la concentration cellulaire (trait rouge) et du diamètre cellulaire moyen (trait noir) pour chacune des quatre expériences. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [PAR(0⁺)] est tracée en arrière plan (trait bleu). Tous les graphiques ont la même échelle.

Tableau 3. Valeurs moyennes des mesures traduisant l'acclimation des cultures à chaque expérience. Le calcul est effectué sur des cycles complets et l'écart type est porté entre parenthèses.

	Non Calcifiante (360 ppm)	Non Calcifiante (700 ppm)	Calcifiante (360 ppm)	Calcifiante (700 ppm)
Diamètre (µm)	4.64 (± 0.11)	4.61 (± 0.01)	5.8 (± 0.07)	4.94 (± 0.09)
[POC]_{cell} (fgC cell⁻¹)	15.7 (± 0.3)	19.2 (± 0.3)	19.7 (± 0.9)	13.3 (± 0)
[PIC]_{cell} (fgC cell⁻¹)	-	-	5.4 (± 0.3)	4.7 (± 0.2)
[POC]/[Chl<i>a</i>]	133 (± 4)	143 (± 3)	129 (± 5)	89 (± 5)

$$F_{NPS}(\lambda) = \frac{\sum_{NPS} a_i^*(\lambda) \times C_i}{\sum_{all} a_i^*(\lambda) \times C_i} \quad \text{Eq. 51}$$

$a_i^*(\lambda)$ est le coefficient d'absorption spécifique in vivo du pigment i à la longueur d'onde λ (Bidigare *et al.*, 1990b) et C_i sa concentration (déterminée par HPLC). L'indice « all » se réfère à la somme de tous les pigments accessoires (PS + NPS).

On calcule ensuite les coefficients d'absorption photosynthétique et non photosynthétique spécifiques à la chlorophylle a [respectivement $a_{PS}^*(\lambda)$ et $a_{NPS}^*(\lambda)$] :

$$a_{NPS}^*(\lambda) = a_{\varphi}^*(\lambda) \times F_{NPS}(\lambda) \quad \text{Eq. 52}$$

$$a_{PS}^*(\lambda) = a_{\varphi}^*(\lambda) \times [1 - F_{NPS}(\lambda)] \quad \text{Eq. 53}$$

$a_{\varphi}^*(\lambda)$ est le coefficient d'absorption phytoplanktonique spécifique à la chlorophylle a à la longueur d'onde λ .

IV.3) Résultats et Discussion

IV.3.1. Acclimatation des cultures

IV.3.1.a - Croissance cellulaire

Quel que soit la culture, le diamètre moyen des cellules ainsi que leur concentration, mesurés par le compteur HIAC, montrent des oscillations en phase avec le cycle de l'éclairement (Figure 48) ; ces observations traduisent l'acclimatation des souches aux conditions de cultures. Au cours de la période éclairée (6-18 h), le diamètre augmente régulièrement : ce phénomène résulte des processus de photosynthèse et de l'accumulation de carbone cellulaire à l'origine d'un gonflement des cellules (Prézelin et Alberte, 1978 ; Falkowski et Owens, 1980 ; Gallagher et Alberte, 1985 ; Claustre et Gostan, 1987). Lors du passage à l'obscurité (18h00) et jusqu'à 0h00, le diamètre diminue légèrement, conséquence des processus de respiration qui entament une partie des réserves carbonées accumulées dans la journée. Entre 0h00 et 6h00 la diminution du diamètre est encore plus forte : elle résulte à la fois des processus de respiration couplés à la division cellulaire. Notons que la décroissance diurne de

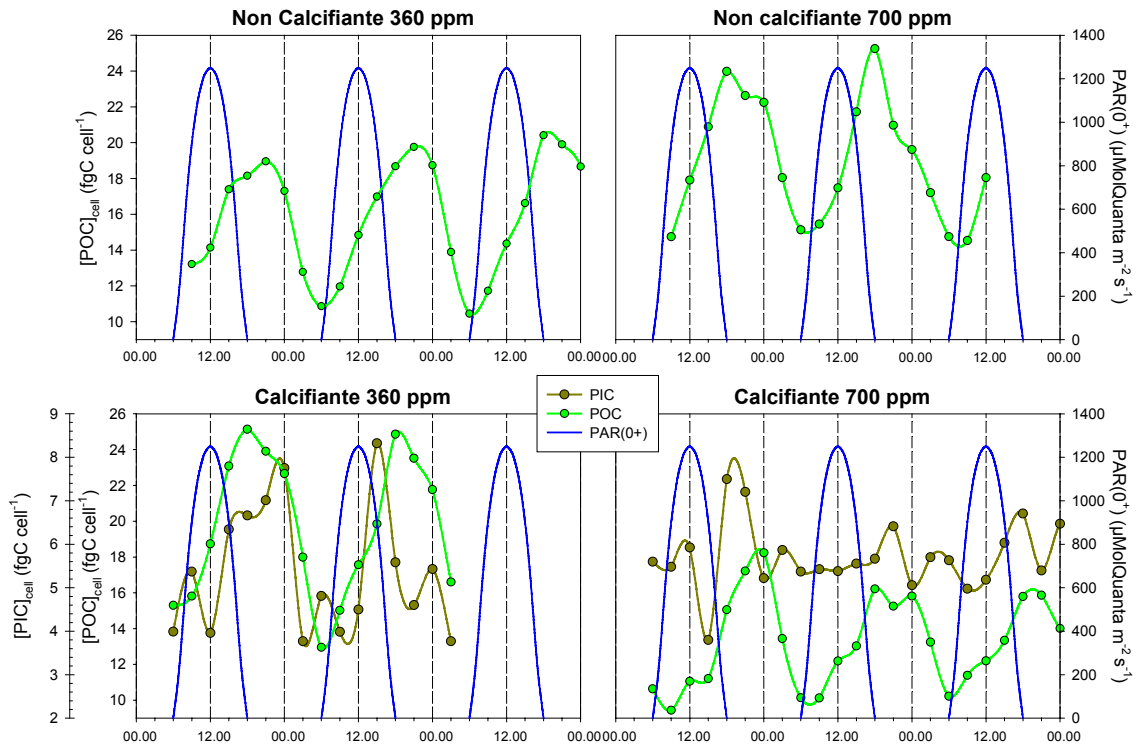


Figure 49. Variations circadiennes de la concentration cellulaire en carbone organique ($[POC]_{cell}$) et inorganique ($[PIC]_{cell}$) pour chacune des quatre expériences. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture $[PAR(0^+)]$ est tracée en arrière plan. Tous les graphiques ont la même échelle.

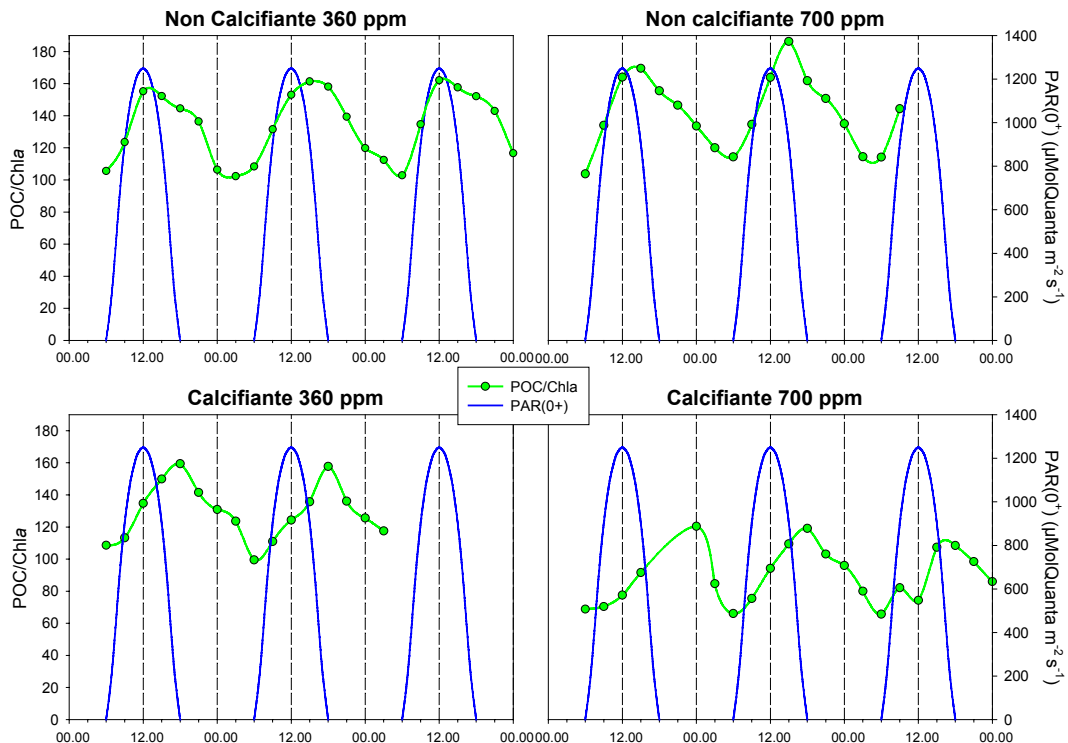


Figure 50. Variations circadiennes des rapports du carbone organique et inorganique à la chlorophylle a pour chacune des quatre expériences. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture $[PAR(0^+)]$ est tracée en arrière plan. Tous les graphiques ont la même échelle.

la concentration cellulaire n'est que le résultat de la mise en oeuvre du chemostat (dilution constante de la culture).

Le diamètre moyen de la population non calcifiante est du même ordre de grandeur quel que soit la concentration en dioxyde de carbone alors que celui de la souche calcifiante diminue lorsque que la pCO₂ atteint 700 ppm (Tableau 3).

IV.3.1.b - Production de carbone

La concentration cellulaire en carbone organique ([POC]_{cell}) présente de fortes variations circadiennes ; ce n'est pas le cas pour le carbone inorganique ([PIC]_{cell}, Figure 49). Les variations de [POC]_{cell} sont fortement corrélées à celles du diamètre : les plus fortes valeurs sont mesurées lorsque la cellule atteint sa taille maximale, après avoir assimilé du carbone pendant la journée. En terme de [POC]_{cell}, les deux souches ne présentent pas la même réponse par rapport à l'augmentation de pCO₂ : la concentration augmente dans une cellule non calcifiante alors qu'elle diminue dans une cellule calcifiante (Tableau 3).

Du carbone inorganique étant relargué continuellement sous forme de coccolithes libres, il s'accumule dans la culture et les valeurs de [PIC]_{cell} observées ne traduisent pas la quantité de PIC fixé sur chaque cellule mais plutôt la quantité moyenne de carbone inorganique produite par chaque cellule dans les heures qui ont précédé l'analyse (rappelons ici que la culture est "diluée" en continu) ; ceci a pour effet de masquer une éventuelle cyclicité du carbone inorganique. On note cependant que la souche calcifiante produit moins de calcite quand elle se développe sous une atmosphère de 700 ppm de CO₂ (Tableau 3).

Le rapport du carbone organique particulaire à la chlorophylle *a* (POC/Chl*a*) renseigne sur l'état physiologique de la communauté autotrophe (Geider, 1987). Quel que soit l'expérience, les plus faibles valeurs de POC/Chl*a* sont observées avant le rétablissement de la lumière ; les rapports les plus élevés sont calculés entre 12 et 15h pour la souche non calcifiante, et à 18h pour la souche calcifiante. Ce rapport varie généralement entre 100 et 170, seule la souche calcifiante cultivée à 700 ppm de CO₂ présente des valeurs plus faibles, entre 60 et 120. Ces valeurs sont de deux à trois fois plus élevées que celles observées par Fernandez *et al.* (1996) sur une culture d'*Emiliana huxleyi* cultivée sous 75 μMolQuanta m⁻² s⁻¹. Mais ce rapport augmente avec l'intensité lumineuse et les valeurs que nous observons sont dans la gamme de variation des valeurs admises pour le phytoplancton marin (Falkowski *et al.*, 1985 ; Geider, 1987).

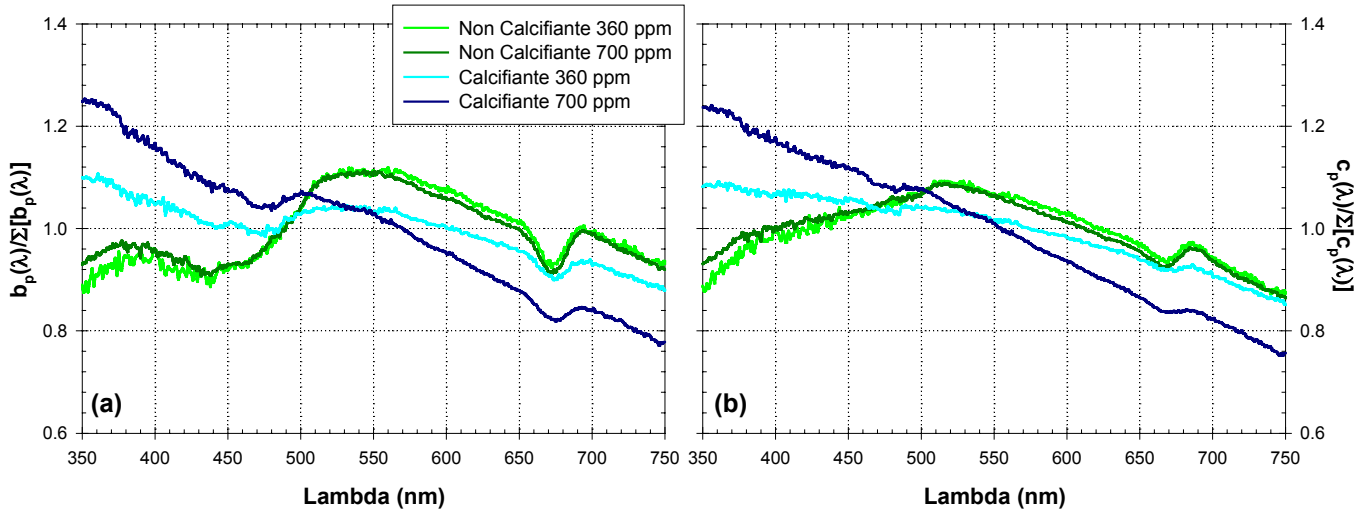


Figure 51. (a) Spectres de diffusion obtenus pour chaque expérience (9h, deuxième jour) et normalisés par la valeur de leur intégrale. (b) Même présentation pour l'atténuation.

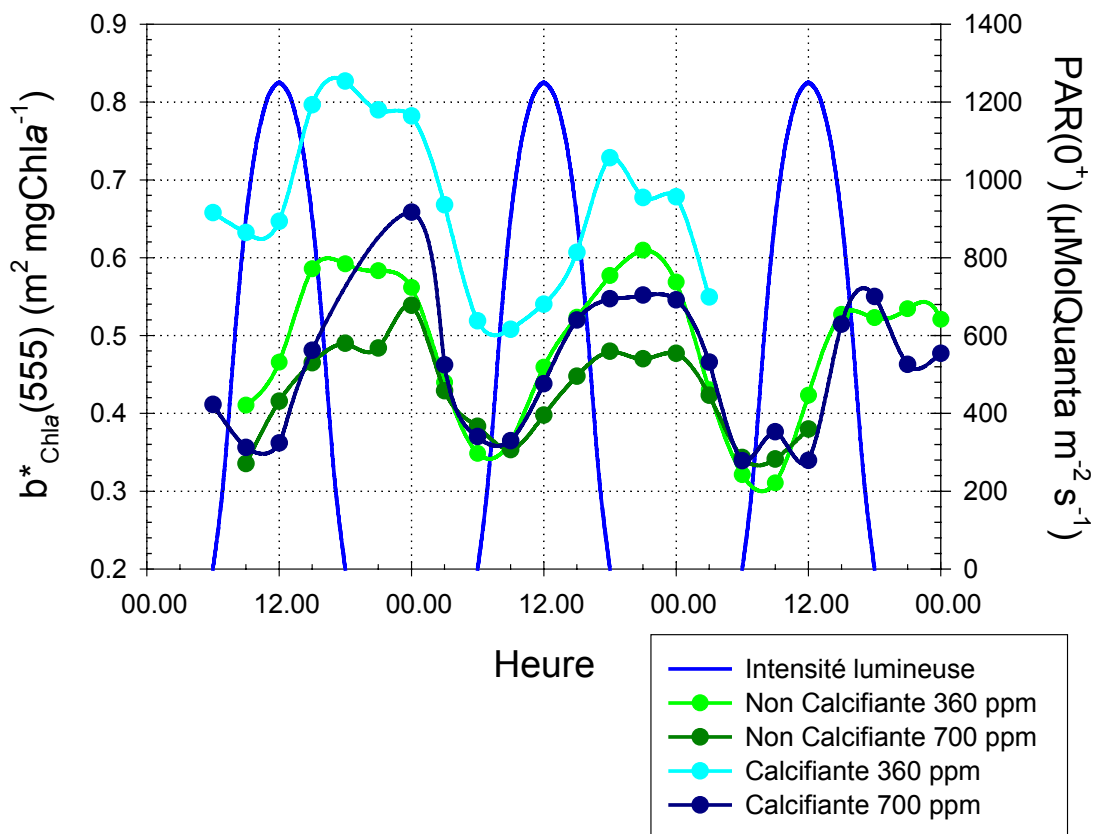


Figure 52. Variations circadiennes de $b^*_{Chla}(555)$. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$PAR(0^+)$] est tracé en arrière plan.

La **reproductibilité des expériences** est révélatrice de **cellules acclimatées**, c'est-à-dire bien adaptées aux conditions environnementales, en particulier aux différentes pressions partielles de CO₂. Les mesures ponctuelles à une heure déterminée ou les moyennes réalisées sur un ou deux cycles complets de 24 heures constitueront donc des éléments permettant d'aborder la diversité des réponses entre les souches (calcifiante vs non calcifiante) et entre traitement (360 ppm vs 700 ppm).

IV.3.2. Diffusion

IV.3.2.a - Dépendance spectrale des coefficients de diffusion et d'atténuation

Les spectres de diffusion et d'atténuation (normalisés par leur intégrale dans la plage spectrale 350-750 nm) des deux souches non calcifiantes sont remarquablement semblables quel que soit le traitement pCO₂. Ces spectres sont caractérisés par la présence d'un maximum dans la bande 500-550 nm de part et d'autre duquel une décroissance plus ou moins monotone (à l'exception des bandes d'absorption) est observée (Figure 51 a et b).

Par contre, la présence de calcite ainsi que le traitement pCO₂ sur chaque souche influence significativement la dépendance spectrale des coefficients de diffusion et d'atténuation. Ceux ci présentent une décroissance relativement régulière des courtes vers les grandes longueurs d'onde, la pente de cette décroissance étant plus forte pour le traitement 700 ppm que pour le traitement 360 ppm.

IV.3.2.b - Variations du coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a

Le coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a [$b_{\text{Chla}}^*(555)$] présente des cycles bien marqués quel que soit l'expérience (Figure 52). La valeur la plus faible de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ est systématiquement observée juste avant le début de la période éclairée ; les valeurs maximales sont atteintes entre 18h et 00h. Puis la diminution du diamètre des cellules implique la décroissance de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ notamment lors de la division cellulaire (Figure 48) ; les diminutions constatées sont de l'ordre de 30 à 50 % selon la souche et la pCO₂ (Tableau 4). Claustre *et al.*, 2002 a observé la même variabilité circadienne pour des cellules picoplanctonique (*Prochlorococcus*), avec une augmentation de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ dans la journée et une diminution consécutive à la division cellulaire durant la nuit. Bien que le phytoplancton ne représente qu'une faible part du carbone particulaire en océan ouvert, **l'étude comparative** (inter station) des sources de variations **de ce coefficient** en océan ouvert, devra être menée, dans la mesure du possible, **sur des stations échantillonnées aux mêmes heures**.

Tableau 4. Valeurs moyennes du coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle *a* à 555 nm pour chaque expérience. Le calcul est effectué sur des cycles complets et l'écart type est porté entre parenthèses. Deuxième ligne, décroissance observée entre les extrema avant et après la division cellulaire ; pour la souche calcifiante à 700 ppm, le calcul a été effectué sur le deuxième cycle.

	Non Calcifiante (360 ppm)	Non Calcifiante (700 ppm)	Calcifiante (360 ppm)	Calcifiante (700 ppm)
$b^*_{\text{Chla}(555)}$ moyen ($\text{m}^2 \text{mgChla}^{-1}$)	0.472 (± 0.031)	0.433 (± 0.013)	0.663 (± 0.088)	0.465 (± 0.014)
Décroissance nocturne de $b^*_{\text{Chla}(555)}$	-50 %	-29 %	-39 %	-38 %

Des quatre cultures, seule la souche calcifiante à 360 ppm présente des valeurs de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ significativement différentes des autres expériences ; $b_{\text{Chla}}^*(555)$ oscille entre 0.508 et 0.827 m² mgChla⁻¹ avec une valeur moyenne de 0.663 m² mgChla⁻¹ (Tableau 4). Les autres cultures ont sensiblement la même valeur minimale et ne diffèrent, légèrement, que par l'intensité du maximum de diffusion spécifique ; les valeurs moyennes sur l'ensemble des cycles ne sont d'ailleurs pas très différentes (Tableau 4).

Au travers des modifications de production de calcite, l'augmentation de pCO₂ induit une diminution de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ de 0.663 à 0.465 m² mgChla⁻¹ ; cette valeur reste toutefois plus élevée que celles de la plupart des autres espèces phytoplanctoniques (Morel et Bricaud, 1986 ; Ahn *et al.*, 1992 ; Morel *et al.*, 1993 ; Claustre *et al.*, 2002). Néanmoins cette diminution signifie que pour une même biomasse phytoplanctonique, un **bloom d'*Emiliana huxleyi* développé sous une atmosphère de 700 ppm de CO₂ diffusera 30 % de lumière en moins** qu'une efflorescence dans les conditions actuelles.

IV.3.2.c - Influence de la calcite sur les phénomènes de diffusion

Qu'il s'agisse de la dépendance spectrale de b et c (Figure 51) ou bien de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ (Figure 52), les fortes variations sont observées lorsque de la calcite est présente dans le milieu. Celle-ci implique deux évolutions majeures :

- Présence d'une coccosphère qui augmente le diamètre de la cellule.
- Présence de coccolithes libres dont l'indice de réfraction est nettement supérieur à celui de la cellule organique.

Or la taille et l'indice de réfraction des particules influencent directement le facteur d'efficacité de la diffusion (Q_b) au travers du paramètre de taille (ρ) (cf. Section I.1.2.b). L'approximation de Van De Hulst restant valable pour des valeurs de n proche de 1.15 (Morel, 1973), nous avons estimé l'influence de ces deux évolutions (diamètre plus élevé et présence de coccolithes libres) sur les valeurs de Q_b .

(i) Augmentation du diamètre par la présence d'une coccosphère autour de la cellule nue

La coccosphère étant constituée d'éléments en calcite on s'attend, a priori, à ce que l'indice de réfraction des cellules calcifiantes soit supérieur à celui des cellules nues. Or Bricaud et Morel (1986) ont calculé une valeur centrale de 1.044 pour l'indice de réfraction d'*Emiliana huxleyi* en culture. La valeur élevée de n de la calcite influence fortement l'indice de réfraction de la matière sèche mais très peu celui des cellules hydratées (Bricaud *et al.*, 1988) ; et l'utilisation d'un modèle prenant en compte l'hétérogénéité de la cellule a montré

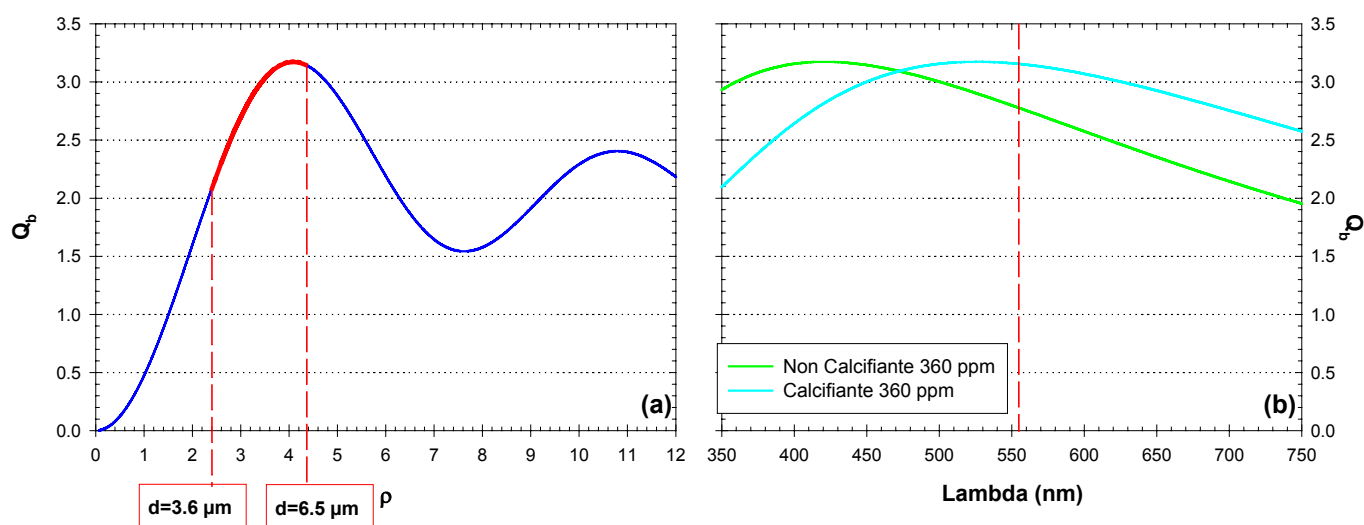


Figure 53. (a) Facteur d'efficacité de la diffusion (Q_b) en fonction du paramètre de taille (ρ). $\lambda=555$ nm et $n=1.044$; Q_b ne dépend pas de n' (dans le cadre de cette approximation). La section rouge de la courbe correspond aux valeurs de ρ calculées avec les diamètres observés sur l'ensemble des 4 expériences (de 3.6 à 6.5 μm). (b) Calcul du Q_b en fonction de la longueur d'onde (λ) pour la même valeur de n ; la valeur du diamètre utilisé correspond à la taille moyenne des cellules (nue et calcifiante) cultivées sous une atmosphère de 360 ppm de CO_2 , respectivement 4.6 et 5.8 μm .

que les fortes valeurs de Q_{bb} caractérisant *Emiliana huxleyi* étaient plus expliquées par la structure interne de la cellule (présence de la coccosphère) que par un indice de réfraction fort (Bricaud *et al.*, 1992). De plus Aas (1996) a calculé n de diverses familles phytoplanctoniques en fonction de l'indice de réfraction de leurs constituants (hydrates de carbones, pigments, éventuellement silice ou calcite, etc.) ; les valeurs obtenues pour des coccolithophoridés vivants (volume d'eau de 60 et 80 %) sont de 1.063 et 1.031. La moyenne de ces deux valeurs (1.047) est équivalente à celle présentée par Bricaud et Morel (1986). Ainsi l'influence de la coccosphère sur l'indice de réfraction de la cellule n'est pas évidente mais tout porte à croire qu'elle est très faible ; nous avons donc choisi d'adopter une valeur constante de 1.044 (valeur centrale mesurée sur des cellules vivantes en culture) pour les cellules couvertes ou non.

La principale différence entre une cellule nue et une cellule couverte est donc une augmentation de la taille due à l'épaisseur de la coccosphère. C'est pourquoi nous avons calculé Q_b en considérant un diamètre variable et une même valeur de l'indice de réfraction pour les deux souches cultivées sous une pCO₂ de 360 ppm (Figure 53).

A 555 nm, les valeurs de ρ calculées avec le diamètre de la souche calcifiante sont de l'ordre de 4 et correspondent au maximum de Q_b (Figure 53a) ; la seule **augmentation du diamètre** par la présence d'une coccosphère suffirait donc à expliquer les plus **fortes valeurs de $b^*_{Chla}(555)$** constatées pour la souche calcifiante. Notons qu'un accroissement supplémentaire de la taille par une augmentation du nombre de coccolithes autour de la coccosphère conduirait à diminuer l'efficacité de la diffusion.

Cependant, la dépendance spectrale de Q_b (Figure 53b) montre que le diamètre plus important des cellules calcifiantes à 360 ppm ne permet pas d'expliquer l'augmentation de la diffusion aux courtes longueurs d'ondes ; au contraire Q_b diminue quand λ est inférieure à 470 nm. La pente constatée sur les spectres de b et c de la souche calcifiante provient donc d'une autre particularité du compartiment minéral.

(ii) Diffusion par les coccolithes libres

Si la culture de la souche non calcifiante peut être assimilée à un assemblage de particules de caractéristiques similaires (cellules nues, $n=1.044$), il n'en est pas de même pour la souche calcifiante. En effet la production continue de coccolithes est à l'origine d'un relargage important de ces plaques de calcite dans le milieu ; il y existe alors deux classes de particules : des cellules couvertes mais essentiellement organiques ($n=1.044$) et des particules

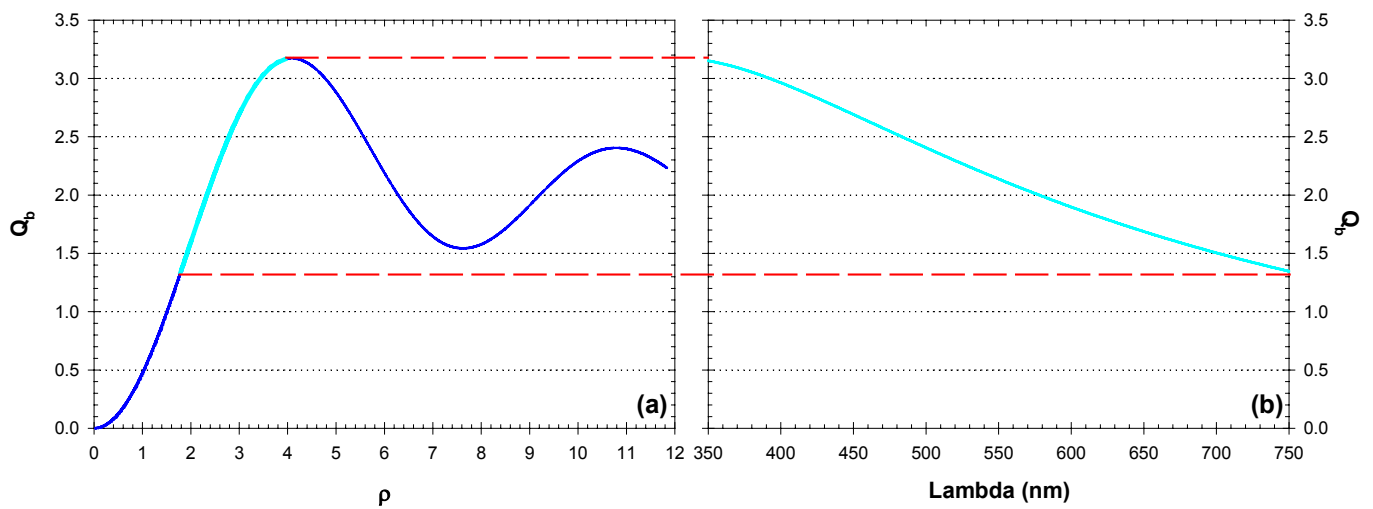


Figure 54. (a) Facteur d'efficacité de la diffusion en fonction du paramètre de taille. Valeurs calculés pour $d=1\mu\text{m}$, $n=1.16$ et λ variable. La section bleu clair correspond aux longueurs d'ondes du visible (350-750 nm). (b) Mêmes valeurs de Q_b tracées en fonction de λ .

minérales (n=1.16). Pour ces dernières, les valeurs de ρ obtenues pour un diamètre de 1 μm (taille minimale des coccolithes) et des longueurs d'ondes variant de 350 nm à 750 nm correspondent à la première partie ascendante de la fonction $Q_b=f(\rho)$ (Figure 54a) ; le facteur d'efficacité de la diffusion des coccolithes libres est d'autant plus élevé que la longueur d'onde diminue (Figure 54b).

Le facteur d'efficacité de la diffusion d'une population polydispersée (cas de la souche calcifiante) est définie selon (Bricaud et Morel, 1986) :

$$\bar{Q}_b = \frac{\int_0^{\infty} Q_b(\rho) F(\rho) \rho^2 d\rho}{\int_0^{\infty} F(\rho) \rho^2 d\rho} \quad \text{Eq. 54}$$

ρ est le paramètre de taille (Eq. 13, page 15) et $F(\rho)$ le nombre de particules associées à la valeur de ρ . Entre 350 et 750 nm, $Q_b(\rho)$ varie d'un facteur 1.5 pour les cellules (Figure 53b) et 2.5 pour les coccolithes libres (Figure 54b) ; mais ces derniers sont jusqu'à 35 fois plus nombreux que les cellules couvertes (Balch *et al.*, 1996b). La dépendance spectrale du Q_b de la souche calcifiante (cellules + coccolithes) sera donc fortement influencée par celle observée sur la figure 54b.

Le déséquilibre entre les régions bleue et rouge des spectres de diffusion et d'atténuation de la souche calcifiante est donc directement lié à la présence de coccolithes libres. Si le relargage permanent de coccolithes dans le milieu est effectivement particulier à *Emiliana huxleyi*, **l'environnement lumineux ainsi créé est alors caractéristique de cette espèce** et l'on peut se demander dans quelle mesure il sera modifié par une évolution de la pCO₂ atmosphérique.

IV.3.2.d - Augmentation de pCO₂

L'expérience sur la souche non calcifiante montre que le diamètre de la cellule organique n'est pas affecté par l'augmentation de la pression partielle de CO₂ à 700 ppm (Tableau 3) ; l'évolution de la taille observée sur la souche calcifiante lorsque pCO₂ augmente n'est donc que le résultat de la diminution de l'épaisseur de la coccosphère. De plus cette réduction de taille est accompagnée d'une baisse de 13 % de la quantité de carbone inorganique (attaché et libre) par cellule (Tableau 3). L'effet négatif de l'augmentation de la pCO₂ sur les processus de calcification a été rapporté par plusieurs auteurs (Gattuso *et al.*, 1999 ; Wolf-Gladrow *et al.*, 1999 ; Riebesell *et al.*, 2000b).

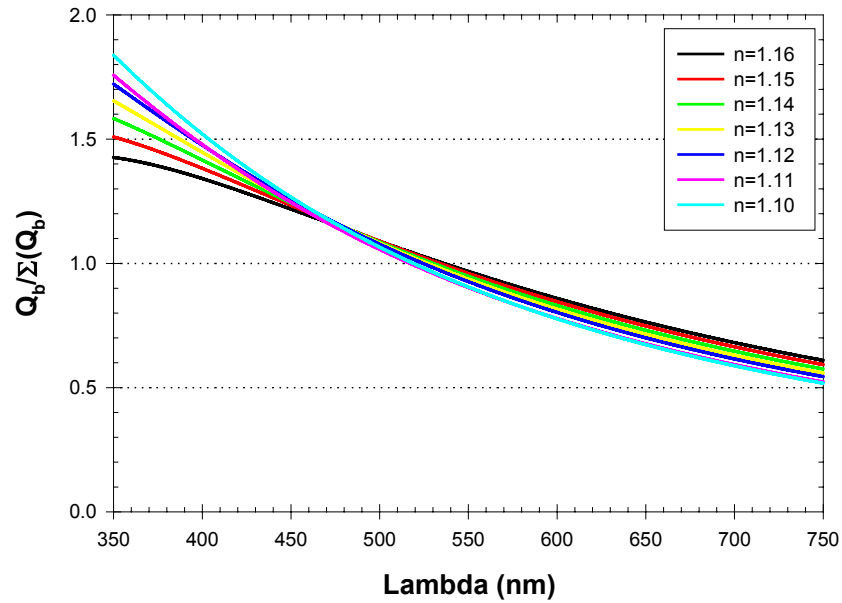


Figure 55. Dépendance spectrale du facteur d'efficacité de la diffusion pour des particules non absorbantes de diamètre égal à $1\mu\text{m}$, et d'indice de réfraction variable. Les spectres sont normalisés par la valeur de leur intégrale.

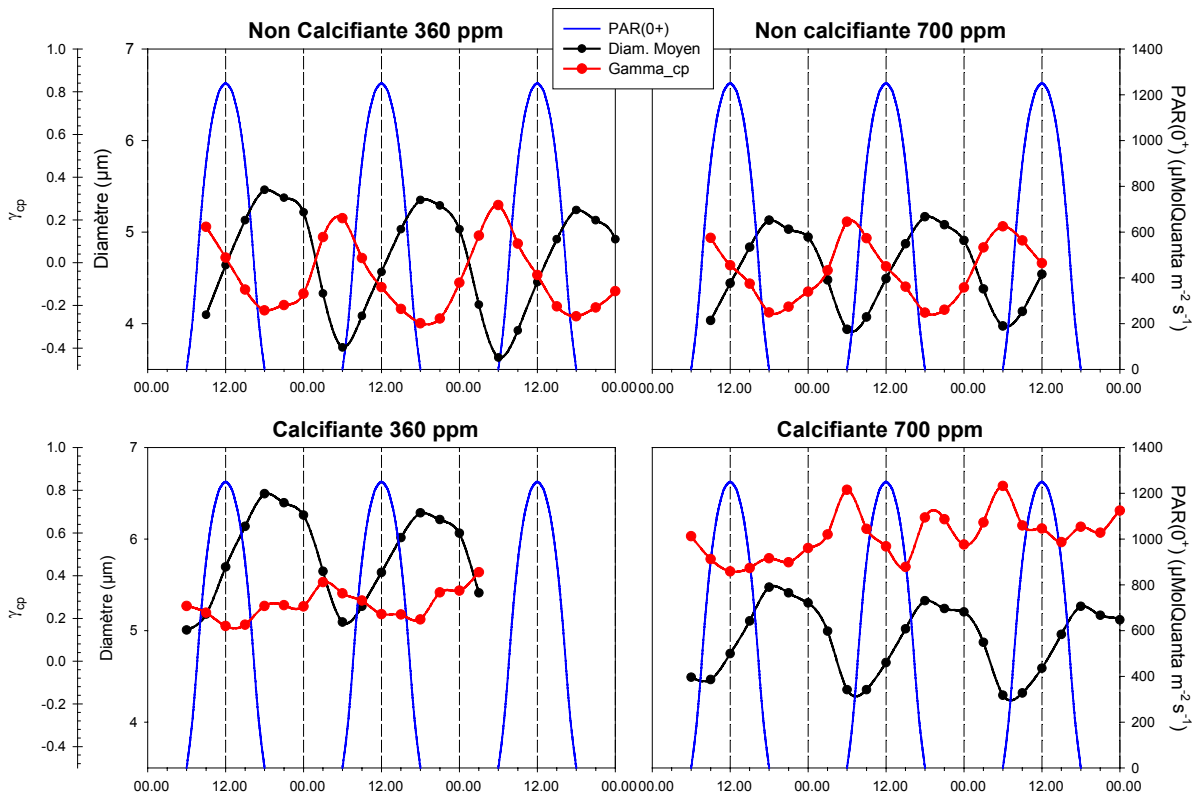


Figure 56. Variations circadiennes du diamètre moyen et de la pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}). L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$\text{PAR}(0^+)$] est tracée en arrière plan. Mêmes échelles pour tous les graphiques.

Conformément à la figure 7a, la diminution du diamètre des cellules recouvertes d'une coccosphère se traduit par une diffusion plus faible à 555 nm et explique donc les valeurs plus faibles de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ (Table 2). Cependant, cette diminution n'explique pas l'augmentation de la pente des spectres de diffusion et d'atténuation (Figure 51). Cette évolution pourrait traduire une proportion croissante des petites particules (coccolithes libres) dans la population (cf. Section I.3.2). Voss *et al.* (1998) ont d'ailleurs mis en évidence une augmentation de la pente du spectre d'atténuation lorsque la proportion de coccolithes libres augmente ; mais (Riebesell *et al.*, 2000b) n'a constaté aucune variation de ce rapport avec l'augmentation de la pCO₂.

Ce dernier auteur a par contre observé une forte augmentation du nombre de coccolithes incomplets ou mal formés (Figure 3 dans cette référence). Si on considère un coccolithe dans son ensemble (volume externe), il s'agit d'une structure calcifiée complexe (voir figures dans Westbroek *et al.*, 1989) associée à un volume d'eau. La malformation de cette structure laisse alors place à un volume plus important pour l'eau ; n étant relatif à l'eau, l'indice de réfraction du coccolithe (et non de la calcite seule) devrait être plus faible. Or le calcul de Q_b pour des coccolithes présentant une valeur de n comprise entre 1.16 et 1.10 met clairement en évidence l'augmentation de la pente de $Q_b(\lambda)$ (Figure 55).

L'augmentation de la pCO₂ aurait donc pour premières conséquences une diminution de la quantité de calcite produite ainsi que des coccolithes malformés responsables d'une modification de la dépendance spectrale de la diffusion par les populations d'*Emiliana huxleyi*.

IV.3.2.e - Estimateur de la pente du spectre et taille moyenne de la population

Les spectres d'atténuation de la souche non calcifiante ne présentent pas une dépendance spectrale monotone (présence d'un maximum) ; γ_{ep} (équation 26, cf. Section I.3.2) est donc plus représentatif de la tendance générale du spectre entre 350 et 750 nm plutôt que d'une véritable pente.

Malgré cela, γ_{ep} (valeur moyenne identique pour les deux traitements : -0.05 ± 0.03) présente des cycles en parfaite opposition de phase avec le diamètre moyen (Figure 56). La valeur est maximale juste avant le début de la période éclairée quand les cellules sont les plus petites (fin de la division cellulaire) et elle est minimale juste avant le début de la période sombre lorsque le diamètre est le plus élevé de la journée ; Durand *et al.* (2002) a observé des variations similaires de la pente du spectre de diffusion sur une culture de *Micromonas*

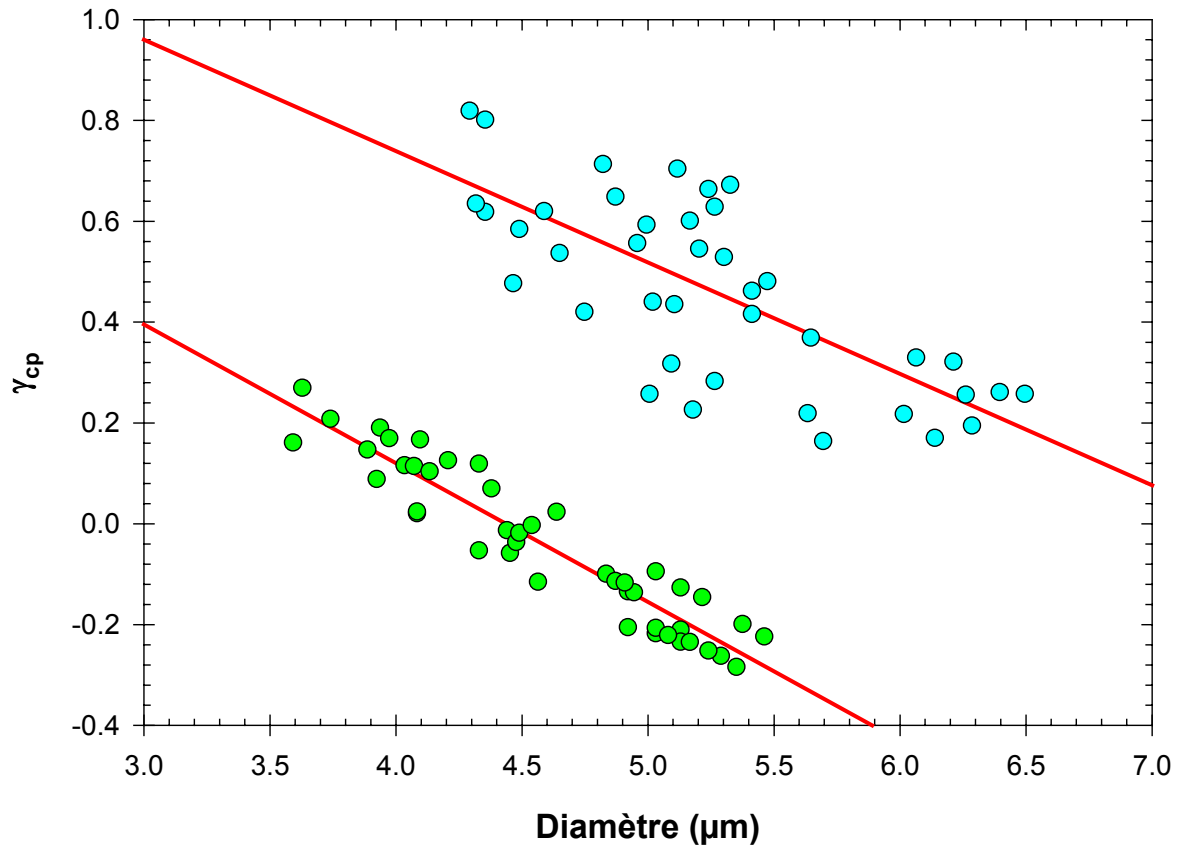


Figure 57. Pente du spectre d'atténuation (γ_{cp}) en fonction du diamètre moyen observé. En vert, la souche non calcifiante cultivée sous les deux pCO_2 (N=44, $R^2=0.89$, $p<0.001$). En bleu, la souche calcifiante cultivée sous les deux pCO_2 (N=40, $R^2=0.53$, $p<0.001$).

pusilla. La relation taille moyenne versus γ_{cp} est d'ailleurs hautement significative (N=44, R²=0.89, p<0.001, Figure 57).

Pour la souche calcifiante, bien que significative, la corrélation entre le diamètre moyen et γ_{cp} est nettement plus faible (N=40, R²=0.53, p<0.001). Les cycles sont d'ailleurs moins clairs, la seule concordance entre γ_{cp} et la taille moyenne des cellules est observée avant le rétablissement de la lumière : la taille est minimale et γ_{cp} présente effectivement les plus fortes valeur de la journée (figure 56). Les valeurs moyennes pour la culture à 360 ppm (0.27 ± 0.03) et 700 ppm (0.56 ± 0.08) traduisent l'évolution de la pente observée sur la figure 5.

Nous avons montré plus haut que la présence des coccolithes libres dans la culture de la souche calcifiante contribuait à augmenter les valeurs de γ_{cp} par rapport à la souche non calcifiante. La taille moyenne des seules cellules calcifiantes a été déterminée à l'aide d'un microscope électronique ; elle est identique à celle mesurée par le HIAC alors que cet appareil est censé compter les cellules et les coccolithes libres. Il est donc évident que les coccolithes libres ne sont pas pris en compte par le capteur du HIAC ; leur taille les placent à la limite de détection de l'instrument (1.57 μm, cf. Section II.2.3.).

La production de coccolithes est variable à l'échelle de la journée (Linschooten *et al.*, 1991) et leur taille est constante alors que celle des cellules phytoplanctoniques ne cesse de varier ; l'erreur sur l'estimation de la taille moyenne de la population (cellules + coccolithes libres) par le HIAC est donc variable à l'échelle de la journée, c'est pourquoi la corrélation observée sur la figure 57 est plus faible pour la souche calcifiante.

Ce point met en évidence la difficulté d'estimer avec précision une taille moyenne de la population lorsque la représentativité des particules non détectées par le HIAC augmente. A l'inverse, **la très bonne concordance des oscillations circadiennes du γ_{cp} et du diamètre moyen** pour une population quasiment dépourvue de particules inférieure à 1.57 μm (Figure 56) **permet de conforter l'utilisation de la pente du spectre de diffusion comme proxy de la taille moyenne de l'assemblage particulaire.**

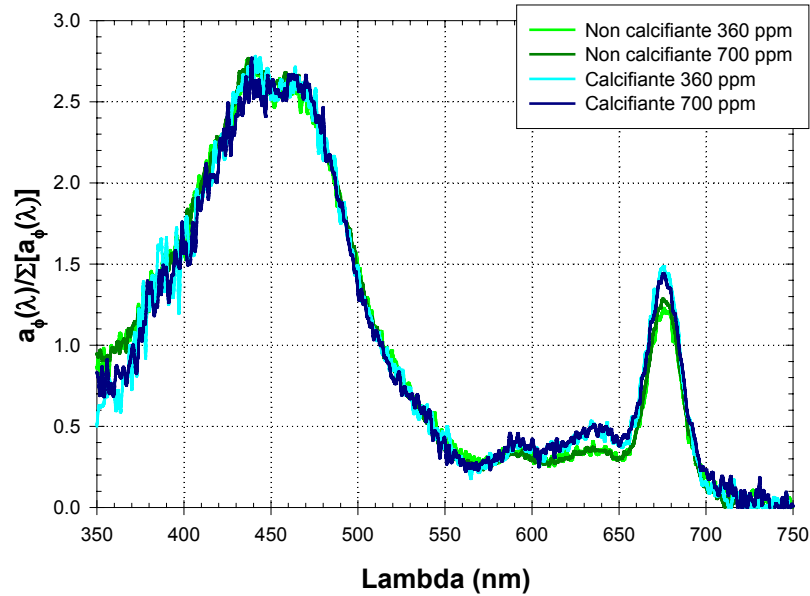


Figure 58. Spectres d'absorption phytoplanctonique de chaque souche cultivée sous chaque pression partielle de dioxyde de carbone. Les spectres sont normalisés par la valeur de leur intégrale.

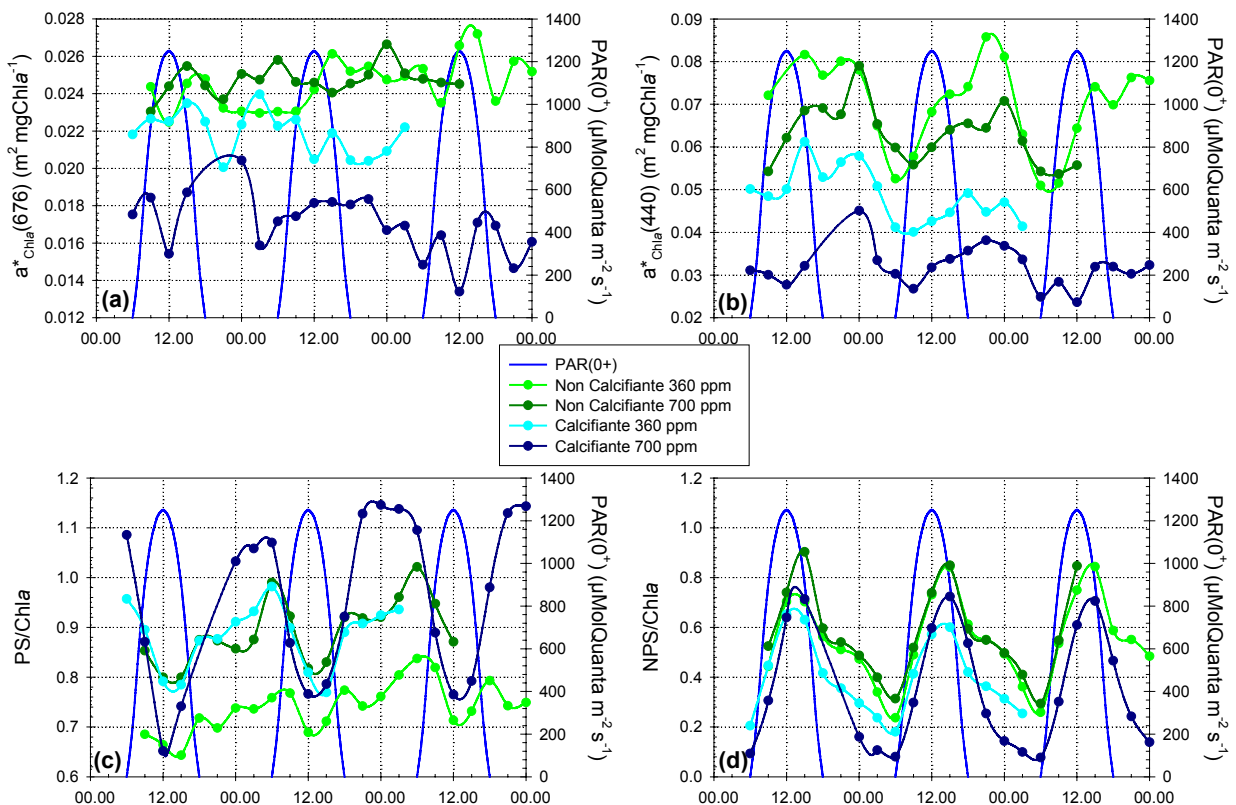


Figure 59. Variations circadiennes (a) du coefficient spécifique d'absorption à 676 nm, (b) du coefficient spécifique d'absorption à 440 nm, (c) du rapport des pigments accessoires photosynthétiques à la chlorophylle a et (d) du rapport des pigments accessoires non photosynthétiques à la chlorophylle a. L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [PAR(0⁺)] est tracée en arrière plan.

IV.3.3. Absorption

IV.3.3.a - Dépendance spectrale du coefficient d'absorption

Quel que soient les souches et les traitements, les spectres d'absorption (normalisés par leur intégrale dans le domaine 350-750 nm) ne présentent pas de différences spectrales notables d'une expérience à l'autre (Figure 58). Seuls des pics d'absorption à 676 nm légèrement plus importants sur les spectres de la souche calcifiante, alors qu'il n'y a aucune différence à 440 nm, révèlent un effet de discrétisation ou package effect (cf. Section I.2.1.b) légèrement plus marqué dans les cellules recouvertes par une coccosphère. Ces changements restent faibles et les variations des facteurs susceptibles d'influencer le "package effect", c'est-à-dire la taille des cellules et leur concentration interne en pigments, ne sont pas considérés comme prédominantes. L'aspect plus qualitatif associé à la variabilité des pigments accessoires et leur effet sur l'absorption photosynthétique et non photosynthétique retiendra ici notre attention.

IV.3.3.b - Coefficients spécifiques d'absorption et pigments accessoires

A 676 et 440 nm, les coefficients spécifiques d'absorption les plus élevés correspondent aux cellules de la souche non calcifiante et ils sont équivalents quel que soit le traitement (Figure 59 a et b). A l'inverse, la souche calcifiante présente des valeurs d'autant plus faibles que la pCO₂ est élevée.

Alors qu'il n'existe pas de variations circadiennes de $a_{\text{Chla}}^*(676)$, les variations des pigments accessoires (Figure 59 c et d) sont à l'origine d'oscillations marquées de $a_{\text{Chla}}^*(440)$. Des maxima sont observés durant la nuit, et des minima en début de période diurne.

Le rapport entre les pigments photosynthétiques accessoires (PS) et la chlorophylle *a* présente des oscillations plus ou moins marquées selon les souches, les minima relatifs étant systématiquement observés entre 12 et 15 h (Figure 59c). Les plus faibles valeurs ont été calculées pour la souche non calcifiante cultivée sous 360 ppm ; les valeurs les plus élevées sont observées dans la souche calcifiante sous 700 ppm. Les valeurs pour les deux autres souches (non calcifiante sous 700 ppm et calcifiante sous 360 ppm) sont remarquablement similaires.

Le rapport entre les pigments non photosynthétiques et la chlorophylle *a* est fortement dépendant du cycle lumineux : maximum de 12 h à 15 h et minimum juste avant le rétablissement de la lumière (Figure 59d). La souche non calcifiante présente les plus fortes valeurs ; celles-ci sont équivalentes pour les deux conditions de cultures (360 et 700 ppm).

Tableau 5. Valeurs moyennes des coefficients spécifiques et des rapports des pigments accessoires pour chaque expérience. Le calcul est effectué sur des cycles complets et l'écart type est porté entre parenthèses.

	Non Calcifiante (360 ppm)	Non Calcifiante (700 ppm)	Calcifiante (360 ppm)	Calcifiante (700 ppm)
$a_{Chla(676)}^*$ ($m^2 mgChla^{-1}$)	0.024 (± 0.001)	0.025 (± 0)	0.022 (± 0.001)	0.018 (± 0)
$a_{Chla(440)}^*$ ($m^2 mgChla^{-1}$)	0.069 (± 0.004)	0.064 (± 0.003)	0.049 (± 0.007)	0.033 (± 0.001)
PS/Chla	0.75 (± 0.04)	0.89 (± 0.03)	0.88 (± 0.01)	0.94 (± 0.05)
NPS/Chla	0.53 (± 0.03)	0.56 (± 0.05)	0.40 (± 0.01)	0.34 (± 0)
$a_{PS(440)}^*$ ($m^2 mgChla^{-1}$)	0.050 (± 0.004)	0.046 (± 0.002)	0.038 (± 0.005)	0.027 (± 0)
$a_{PS(440)}$ (%)	72.9 (± 1)	72.7 (± 0.4)	78.8 (± 0.6)	81.1 (± 0.1)

IV.3.3.c - Discussion sur l'adaptation pigmentaire

La calcification a été présentée comme un moyen d'augmenter la concentration intracellulaire en CO₂ afin de faciliter les processus photosynthétiques (Nimer et Merrett, 1992 ; Dong *et al.*, 1993 ; McConnaughey, 1994 ; Nimer et Merrett, 1996). L'utilisation de ce substrat nécessite une quantité d'énergie lumineuse plus importante ; mais les coefficients spécifiques d'absorption à 676 et 440 nm montrent clairement que la souche calcifiante absorbe moins de photons par unité de chlorophylle *a* (Tableau 5). Et bien que la souche calcifiante dédie plus d'énergie absorbée à 440 nm aux processus photosynthétiques, $a_{PS(440)}^*$ reste inférieure aux valeurs de la souche non calcifiante (Tableau 5).

Finalement, pour une même espèce, la souche calcifiante absorbe moins d'énergie pour la photosynthèse par unité de chlorophylle *a* [$a_{PS(440)}^*$] ; l'avantage de la calcification ne paraît donc pas évident. Il nous a alors semblé nécessaire de comparer ces résultats à ceux obtenus avec d'autres espèces. L'étude de Fujiki et Taguchi (2002) nous a semblé la plus appropriée dans le sens où elle couvre une large gamme de tailles et d'espèces différentes (6 au total) cultivées dans des conditions analogues aux nôtres sous des éclairagements variant de 25 à 750 $\mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La plus forte valeur de $a_{Chla(440)}^*$ a été observée pour *Isochrysis Galbana* (de la même classe qu'*Emiliana huxleyi* : les Prymnesiophycées) et ne dépasse pas 0.040 $\text{m}^2 \text{mgChla}^{-1}$; cette valeur est inférieure à celle obtenue pour les cellules calcifiantes cultivées sous 360 ppm. De plus, la proportion d'énergie dirigée vers les processus photosynthétiques dans chacune des 6 espèces diminue quand l'éclairement augmente ; sous 750 $\mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (~35 % plus faible que nos intensités lumineuses), elle varie de 69 à 75 % selon l'espèce (Table VII de cette référence).

L'étude précédente n'a cependant pas étudié d'organismes picoplanctoniques. Claustre *et al.* (2002) ont réalisé ces mesures sur *Prochlorococcus* et selon le même protocole que notre étude. Malgré un coefficient spécifique d'absorption à 440 nm de l'ordre de 0.090 $\text{m}^2 \text{mgDv-Chla}^{-1}$, la forte proportion de photoprotectant (Zeaxanthine/Dv-Chla supérieur à 1) est responsable d'une valeur de $a_{PS(440)}^*$ environ deux fois plus faible pour *Prochlorococcus* que pour *Emiliana* ; respectivement 0.020 $\text{m}^2 \text{mgDv-Chla}^{-1}$ et 0.039 $\text{m}^2 \text{mgChla}^{-1}$.

Ainsi la **souche naturelle (calcifiante) d'*Emiliana huxleyi*** cultivée sous une pression partielle de dioxyde de carbone normale (**360 ppm**) présente la **meilleure utilisation de l'énergie lumineuse à 440 nm** par rapport à d'autres espèces phytoplanctoniques ; de plus elle dispose plus facilement de dioxyde de carbone. Par contre, sous une pCO₂ de 700 ppm,

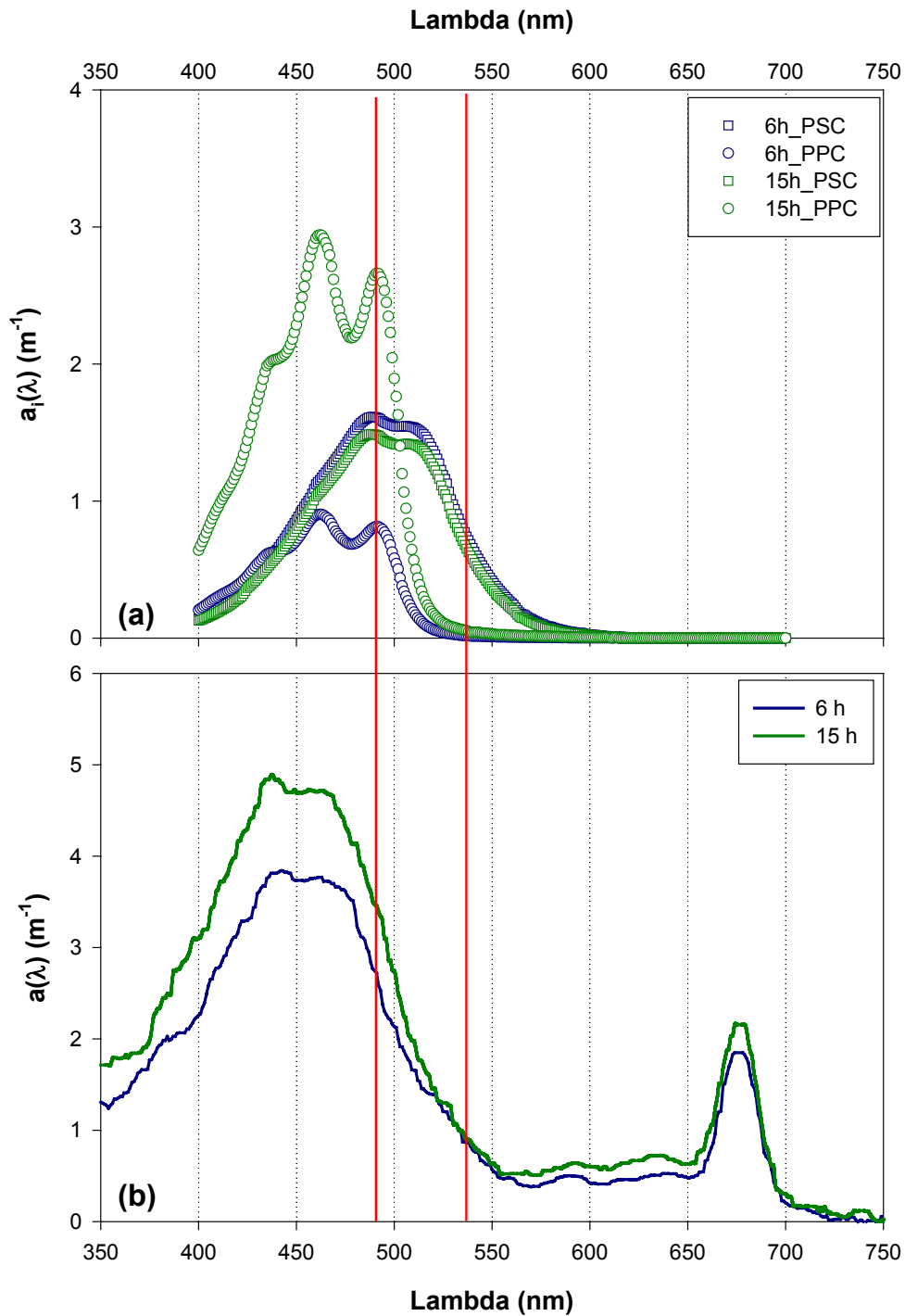


Figure 60. (a) Dépendance spectrale des coefficients d'absorption des pigments caroténoïdes photosynthétiques (PSC, carrés) et photoprotectants (PPC, ronds) reconstituée à partir des spectres d'absorption spécifiques de chaque pigment et des concentrations pigmentaires mesurées le deuxième jour dans la culture de la souche non calcifiante sous 360 ppm de CO₂ à 6h et 15h. (b) Spectres normalisés à 532 nm de l'absorption phytoplanctonique par les cellules de la souche non calcifiante cultivée sous 360 ppm de CO₂ à 6h et 15h. Les spectres ont été normalisés à 532 nm afin de mieux apprécier la variation de pente. Les traits verticaux rouges marquent les longueurs d'ondes 488 et 532 nm.

$a_{\text{Chla}}^*(440)$ diminue [$0.033 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$ en moyenne, Tableau 5] et est alors équivalent aux valeurs mesurées pour les autres espèces.

IV.3.3.d - Pente du spectre d'absorption phytoplanctonique

La corrélation entre la pente de $a_{\phi}(\lambda)$ ($S_{a\phi}$, Eq. 55 ci-dessous) et le rapport des pigments caroténoïdes photoprotectants sur les caroténoïdes photosynthétiques (PPC/PSC, Eq. 56 ci-dessous) a été présentée pour la première fois par Eisner *et al.* (2003).

$$S_{\phi} = \frac{a_{\phi}(488) - a_{\phi}(532)}{a_{\phi}(676) \times (488 - 532)} \quad \text{Eq. 55}$$

$$\frac{PPC}{PSC} = \frac{[Vio] + [DD] + [DT] + [Allo] + [Zea] + [Lut] + [\beta Caro]}{[Peri] + [Fuco] + [BF19] + [HF19]} \quad \text{Eq. 56}$$

Les auteurs ont travaillé sur une population phytoplanctonique en milieu naturel essentiellement dominée par des diatomées ; nous nous proposons ici d'utiliser les résultats acquis en conditions contrôlées (population, éclairement, nutriments, ...) afin d'éclaircir cette relation.

(i) Influence des pigments accessoires sur la pente de $a_{\phi}(\lambda)$

Les pigments présentant les coefficients d'absorption spécifiques les plus élevés entre 488 et 532 nm sont les caroténoïdes (Figure 1 dans Bidigare *et al.*, 1990b). Les caroténoïdes photosynthétiques (PSC) ont un maximum d'absorption centré vers 500 nm alors que celui des photoprotectants (PPC) est centré vers 480 nm ; de plus, l'absorption spécifique de ces derniers est plus élevée que pour les photosynthétiques (Bidigare *et al.*, 1990b).

La figure 60 montre un exemple de l'évolution de la dépendance spectrale du coefficient d'absorption phytoplanctonique entre 488 et 532 nm en fonction des changements de proportion entre les caroténoïdes photoprotectants et photosynthétiques. Les extrêmes ont été choisis (6h et 15h, voir figure 59d) pour cette illustration. L'absorption par les caroténoïdes photosynthétiques [$a_{\text{PSC}}(\lambda)$] est relativement constante entre 6h et 15h alors que, dans le même temps, l'absorption par les caroténoïdes photoprotectants [$a_{\text{PPC}}(\lambda)$] augmente fortement pour devenir supérieure en milieu d'après midi (Figure 60a). Cette augmentation de $a_{\text{PPC}}(\lambda)$ se traduit, sur le spectre d'absorption phytoplanctonique, par une augmentation de la

^{1 1} Les abréviations utilisées correspondent à : Vio=Violaxanthine + Neoxanthine ; DD=Diadinoxanthine ; DT=Diatoxanthine ; Allo=Alloxanthine ; Zea=Zeaxanthine ; Lut=Lutéine ; β Caro= β Carotène ; Peri=Peridinine ; Fuco=Fucoxanthine ; BF19=19'-Butanoyloxyfucoxanthine ; HF19=19'-Hexanoyloxyfucoxanthine

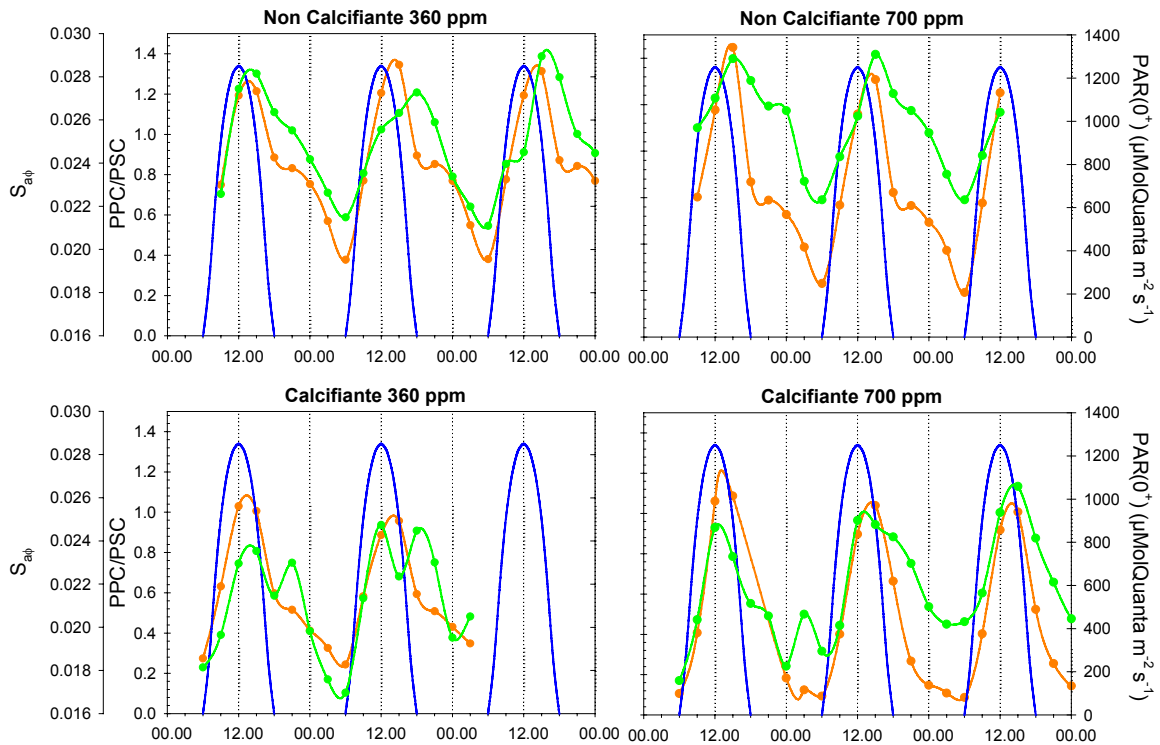


Figure 61. Variations circadiennes du rapport des pigments caroténoïdes photoprotectants sur les caroténoïdes photosynthétiques (PPC/PSC, courbes oranges) et pente du spectre d'absorption phytoplanctonique ($S_{a\Phi}$, courbes vertes). L'intensité de la PAR à l'extérieur de la culture [$PAR(0^+)$] est tracée en arrière plan (trait bleu). Tous les graphiques sont tracés avec les mêmes échelles.

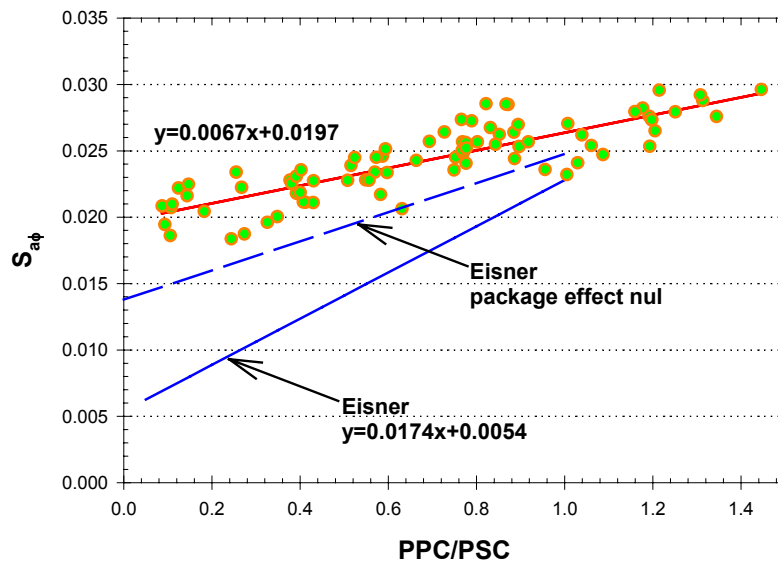


Figure 62. Estimation de la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique ($S_{a\Phi}$) en fonction du rapport des caroténoïdes photoprotectants sur les caroténoïdes photosynthétiques (PPC/PSC). Droite de régression sur les données en rouge et droite obtenue par Eisner *et al.* (2003) sur leur set de données (trait continu bleu) ; ces deux droites sont tracées uniquement dans la gamme de variation des études correspondantes. La droite en pointillés bleus correspond à une extrapolation, par Eisner, de ses mesures pour une population ne présentant pas d'effet de discrétisation de la matière.

pente caractérisant la décroissance de l'absorption entre 488 et 532 nm (Figure 60b). Nous appellerons désormais cette pente "pente du spectre d'absorption phytoplanctonique" ou $S_{a\phi}$.

(ii) Variations circadiennes de $S_{a\phi}$ et PPC/PSC

A l'échelle d'un cycle journalier les variations de la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique sont en phase avec celles du rapport des caroténoïdes photoprotectants et photosynthétiques (Figure 61) ; ainsi les plus fortes pentes correspondent au maximum de PPC/PSC et réciproquement. La régression entre $S_{a\phi}$ et PPC/PSC établie pour l'ensemble des données est significative (N=76, $R^2=0.73$, $p<0.001$, Figure 62). Les caractéristiques de cette régression sont différentes de celles calculées par Eisner *et al.* (2003) : la pente est environ 3 fois plus faible et l'ordonnée à l'origine est 4 fois plus élevée.

Eisner *et al.* (2003) rapportent que l'assemblage particulière sur lequel ils ont établi leur relation est une population naturelle "mélangée" mais néanmoins dominée par des diatomées alors que notre expérience repose sur une population monospécifique de flagellés. La gamme de pigments caroténoïdes qu'ils ont observé est plus étendue que dans notre étude : l'alloxanthine, la zeaxanthine et la violaxanthine augmentent la diversité des photoprotectants ; la 19'-Butanoyloxyfucoxanthine et la peridinine s'ajoutent aux autres photosynthétiques. Les coefficients spécifiques d'absorption à l'intérieur des deux classes de caroténoïdes (photosynthétiques et non photosynthétiques) sont du même ordre de grandeur (Bidigare *et al.*, 1990b) ; l'existence d'une diversité plus importante en terme de pigments caroténoïdes ne semble donc pas pouvoir justifier une évolution différente de la pente du spectre d'absorption.

La principale différence entre ces deux études est l'intensité de l'effet de discrétisation. Eisner *et al.* (2003) l'estiment à 57 % dans l'assemblage phytoplanctonique qu'ils ont étudié alors que la dépendance spectrale du coefficient d'absorption des cultures d'*Emiliana huxleyi* témoigne d'un "package effect" relativement faible. Les auteurs observent que la diminution de ce phénomène entraîne une augmentation de la valeur de l'ordonnée à l'origine de la droite de régression ; ils constatent aussi une légère diminution de la pente de cette droite mais elle n'est pas jugée significative. La régression appliquée à nos données montre effectivement une forte augmentation de l'ordonnée à l'origine de $S_{a\phi}$ et on observe aussi une diminution de la pente de la droite de régression.

Notons que l'étude de Eisner ne porte que sur une population comportant systématiquement moins de caroténoïdes photoprotectants que de photosynthétiques (PPC/PSC<1). Les données présentant les valeurs élevées de ce rapport correspondent à des

échantillons prélevés entre la surface et 5 m, dans une couche de mélange dont l'extension ne dépasse pas 5 m et où la PAR est de l'ordre de $1000 \mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; autrement dit, ces données ont été acquises dans des conditions relativement similaires à celles de notre étude. On constate d'ailleurs que la gamme de variations de $S_{a\Phi}$ estimée selon les trois droites de régression diminue lorsque PPC/PSC est proche de l'unité

Finalement la relation entre PPC/PSC (valeurs inférieures à 1) et $S_{a\Phi}$ paraît dépendre de l'intensité du « package effect » ; néanmoins les droites de régression convergent pour les fortes valeurs de PPC/PSC. La valeur estimée de $S_{a\Phi}$ selon les différentes droites de régressions est d'autant plus variable que les caroténoïdes photoprotectants sont minoritaires par rapport aux caroténoïdes photosynthétiques (PPC/PSC proche de 0). Pour des populations naturelles (plurispécifiques) échantillonnées dans les mêmes conditions (cas d'un profil), l'augmentation du « package effect » sera principalement le résultat de l'augmentation de la concentration interne en pigments consécutive à la diminution de l'intensité lumineuse en profondeur ; cette évolution conduira aussi à une diminution des photoprotectants. La relation liant PPC/PSC à $S_{a\Phi}$ sera donc plus critique pour les échantillons profonds. En dehors de cette situation (i.e. à proximité de la surface), cette relation est moins variable et son aspect monotone permet d'interpréter une valeur de $S_{a\Phi}$ **plus élevée** comme **résultant d'une plus forte proportion de photoprotectants** dans la population phytoplanctonique.

IV.4) Conclusions

✓ Proxies optiques de propriétés biologiques ou biogéochimiques

L'étude d'*Emiliania huxleyi* cultivée en continu en conditions contrôlées a permis de mettre en évidence, une fois de plus, la variabilité nyctémérale des paramètres optiques (Stramski et Reynolds, 1993 ; Durand et Olson, 1998 ; Claustre *et al.*, 2002 ; Durand *et al.*, 2002). Elle nous a également permis de valider pour la première fois en laboratoire la concordance entre certains proxies optiques et des paramètres biogéochimiques avant une éventuelle utilisation de ces proxies en milieu naturel.

Nous avons pu mettre clairement en évidence la dépendance de la pente du spectre d'atténuation particulière (γ_{cp}) vis-à-vis de la taille moyenne de la population. Or l'estimation du diamètre moyen de l'assemblage particulière est fonction des bornes et de la pente de sa distribution de taille. En océan ouvert la majorité des particules optiquement significatives

(i.e. influençant le spectre d'atténuation) sont réparties dans une gamme de taille qui s'échelonne de 0.03 à 100 μm (Stramski et Kiefer, 1991). Toutes les distributions de tailles rencontrées ayant les mêmes limites (d'un point de vue optique), les variations du diamètre moyen entre les assemblages particuliers ne dépendent que des variations de la pente des distributions (exposant de Junge). **La seule estimation de cette pente par l'intermédiaire de γ_{cp} permet donc d'estimer les variations du diamètre moyen d'un assemblage particulière à un autre.**

La relation entre les proportions des pigments caroténoïdes accessoires (photosynthétiques versus photoprotectants, PPC/PSC) et la pente du spectre d'atténuation de 488 à 532 nm ($S_{\text{a}\Phi}$) a pu être éclaircie. Elle reste cependant fortement variable et l'estimation de la proportion de caroténoïdes photoprotectants par rapport aux photosynthétiques à partir d'une simple mesure optique n'est pas encore d'actualité. Néanmoins $S_{\text{a}\Phi}$ et PPC/PSC varient systématiquement de façon monotone avec une pente positive ; et PPC/PSC augmente avec l'intensité lumineuse dans le milieu. **In situ, la pente des spectres d'absorption phytoplanctonique témoigne donc du passé lumineux de la communauté autotrophe.**

✓Influence éventuelle de l'augmentation de la pCO₂ sur les populations naturelles d'*Emiliana huxleyi*

Les variations de pression partielle de dioxyde de carbone dans le milieu de culture laissent apparaître certaines évolutions biooptiques qui pourraient avoir des conséquences sur l'évolution future d'*Emiliana huxleyi* dans le siècle à venir. Il est évident que les seuls indicateurs optiques présentés ici ne peuvent suffirent à tirer des conclusions d'ordre écologique mais ils peuvent néanmoins servir de point de départ à des études plus axées sur la réponse physiologique de cette espèce, et des autres, à l'augmentation prévue de pCO₂.

Dans les conditions actuelles de pCO₂, nous avons pu constater qu'*Emiliana huxleyi* présentait la meilleure utilisation de l'énergie lumineuse par rapport à une large gamme d'espèces phytoplanctoniques. **Mais cet avantage semble diminuer lorsque la pCO₂ atteint les valeurs prévues pour la fin du siècle.**

La plus forte modification consécutive à l'augmentation de la pCO₂ est une diminution des phénomènes de diffusion par unité de biomasse. D'après Tyrell *et al.* (1999), la quantité d'énergie diffusée détermine le gradient de densité et de PAR qui assure le maintien de la niche écologique d'*Emiliana huxleyi*. La diminution de la diffusion par le bloom de coccolithophoridés dans la couche de surface se traduirait par une augmentation des radiations lumineuses pénétrant les couches plus profondes. Les conditions y deviendraient alors plus

favorables au développement d'autres espèces qui consommeraient les nutriments avant qu'ils ne diffusent au travers de la pycnocline. Dans ces conditions, il est probable que l'apparition de « blooms » monospécifiques d'*Emiliana huxleyi* tels qu'on les observe aujourd'hui soit de moins en moins courante. Or, ils représentent un moyen de séquestration du carbone par l'intermédiaire des pelotes fécales ou bien de la sédimentation des cellules mortes (Van der Wal *et al.*, 1995 ; Buitenhuis *et al.*, 1996 ; Fritz et Balch, 1996) ; leur diminution influencerait forcément la pompe biologique du carbone.

Chapitre V

V / Evolutions biogéochimiques et biooptiques à l'échelle saisonnière dans la zone POMME

Dans ce chapitre, les caractéristiques biogéochimiques et biooptiques de la colonne d'eau seront étudiées à trois périodes clé (fin d'hiver, printemps, fin d'été). Ces caractéristiques résultent en premier lieu des contraintes physiques prévalant dans les couches superficielles, telles que les processus de turbulence, de convection ou encore de stratification. Ces processus sont eux même fortement contraints par les forçages climatiques ou météorologiques, très variables d'une saison à l'autre à ces latitudes tempérées (Townsend *et al.*, 1994).

Afin d'apprécier les grandes tendances saisonnières sur la zone POMME nous avons calculé les médianes des données mesurées pendant les premiers legs de chaque campagne (hiver, printemps, été). Ces valeurs médianes ont ensuite été utilisées pour calculer les différents coefficients optiques [γ_{cp} , $b^*_{Chla}(555)$, $\tilde{b}_b(650)$, $n_p(650)$, ...]. Cette présentation est apparue comme celle permettant de mieux apprécier les évolutions saisonnières car, contrairement à la moyenne, la médiane est peu influencée par les valeurs extrêmes et isolées. Néanmoins, elle lisse nécessairement une part de la variabilité potentiellement intéressante à étudier : variabilité nyctémérale, verticale, à méso-échelle, latitudinale ou encore variabilité temporelle associée à la durée des 24 jours d'échantillonnage. L'étendue de cette variabilité est évaluée en calculant la valeur moyenne des écarts à la médiane (σ_m^2) ; certains des aspects de cette variabilité seront étudiés en détail dans les sections suivantes. Dans la présente section, les données médianes doivent être considérées comme des "instantanés" permettant de dresser une "typologie" biooptique et biogéochimique saisonnière.

Nous verrons dans un premier temps comment évoluent les forçages météorologiques et leurs répercussions sur la structure physique de la colonne d'eau. Ensuite, l'effet du forçage hydrodynamique sur les réponses biogéochimiques et biooptiques sera étudié aussi bien sur la répartition verticale des grands stocks de matière particulaire et dissoute que sur leur composition qualitative.

² Soit \bar{x} la valeur médiane, la variabilité par rapport à cette valeur est calculée selon : $\sigma_m = \frac{1}{n} \sum_1^n |x_i - \bar{x}|$

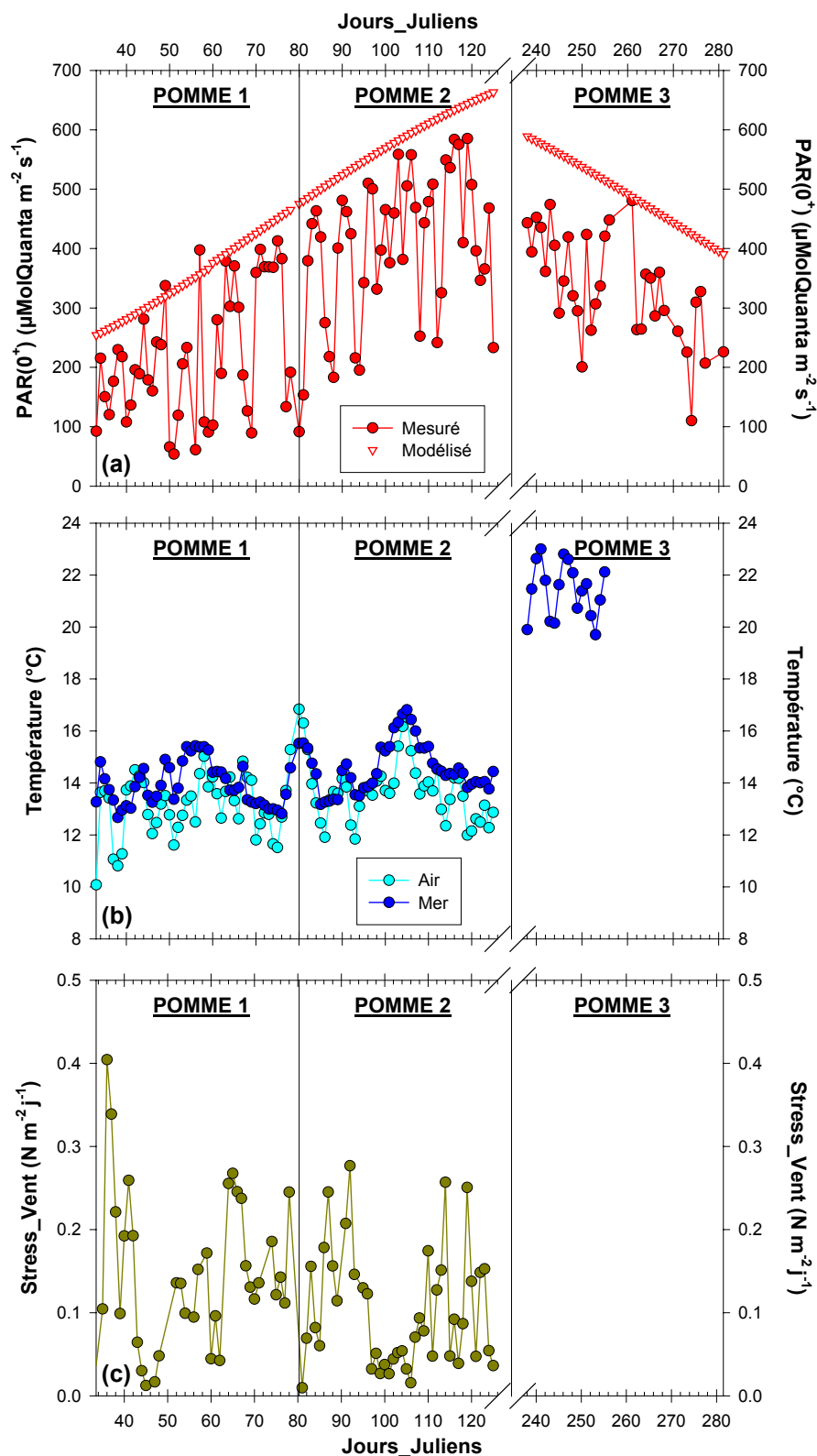


Figure 63. (a) Valeur moyenne journalière de la PAR (400 à 700 nm) au-dessus de la surface. Etablie à partir des mesures (ronds) et des valeurs modélisées par ciel clair (triangles). (b) Température moyenne de l'air au-dessus de la surface et température de l'eau dans la couche de mélange. (c) Stress du vent sur la surface de l'océan intégré sur la journée. Les capteurs de la centrale météo étaient à une altitude de 17.5 m.

V.1) Variabilité des forçages météorologiques

V.1.1. Paramètres météorologiques à l'interface air-mer

L'éclairement incident de surface médian [PAR(0⁺), Figure 63a] présente une variation saisonnière claire, la plus faible valeur ($196 \pm 93 \mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est mesurée en hiver (POMME 1, 03 février au 19 mars). Au printemps (POMME 2, 24 mars au 2 mai) on observe la plus forte intensité lumineuse ($442 \pm 224 \mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) puis PAR(0⁺) diminue en été (POMME 3, 26 août au 8 octobre) à un niveau intermédiaire entre la période hivernale et printanière ($332 \pm 242 \mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Pour les trois saisons, la comparaison entre l'éclairement mesuré et l'éclairement modélisé par ciel clair montre qu'il existe une très forte variabilité de PAR(0⁺) d'un jour à l'autre, essentiellement liée à la variabilité de la couverture nuageuse. En hiver, au printemps et en été, les valeurs de PAR(0⁺) varient respectivement dans l'intervalle [54 ; 412], [91 ; 585] et [110 ; 481] $\mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

La température de l'air au-dessus de la surface et celle de l'eau dans la couche de mélange (Figure 63b) évoluent de façon similaire. En hiver, la température de l'air varie entre 10.1 et 15.3 °C alors que celle de l'eau ne varie que de 12.7 à 15.4 °C ; au printemps, ces gammes de variations sont respectivement de 11.8 à 16.8 °C et 13.2 à 16.8 °C. Les valeurs médianes calculées à POMME 1 et POMME 2³ montrent une légère augmentation de l'hiver au printemps et la température mesurée dans la couche de mélange pendant POMME 3 montre une très forte augmentation par rapport à ces saisons (Tableau 6).

Le stress du vent à la surface de l'océan (Figure 63c) diminue de près de 45 % de l'hiver au printemps (Tableau 6). La plus forte valeur ($0.40 \text{ N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) est observée au début de la campagne POMME 1 (6 février) et la plus faible au début de POMME 2 ($0.01 \text{ N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, le 22 mars).

Cette évolution, attendue, des conditions météorologiques d'une campagne à l'autre implique des degrés de forçages différents sur la couche superficielle de l'océan. Nous allons maintenant analyser de quelle façon ces forçages modifient les caractéristiques hydrologiques de la colonne d'eau.

³ Notons que le mât météo n'était installé que pendant POMME 1 et 2, nous ne disposons pas de mesures de température de l'air et du stress par le vent sur la surface de l'océan pendant la campagne POMME 3.

Tableau 6. Valeurs médianes des variables météorologiques et des profondeurs de mélange et euphotiques calculées pour chaque campagne. La valeur moyenne de l'écart à la médiane (σ_m) est donnée entre parenthèse.

	POMME 1	POMME 2	POMME 3
	(Hiver)	(Printemps)	(Eté)
PAR(0⁺)			
($\mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	196 (\pm 93)	442 (\pm 224)	332 (\pm 242)
T_{air} (°C)	13.3 (\pm 0.9)	13.7 (\pm 0.9)	-
T_{mer} (°C)	13.8 (\pm 0.7)	14.4 (\pm 0.7)	21.5 (\pm 0.9)
Stress du vent ($\text{N m}^{-2} \text{j}^{-1}$)	0.14 (\pm 0.08)	0.08 (\pm 0.06)	-
Z_m (m)	114 (\pm 28)	35 (\pm 62) ⁴	31 (\pm 29)
Z_e (m)	69 (\pm 10)	52 (\pm 6)	90 (\pm 11)

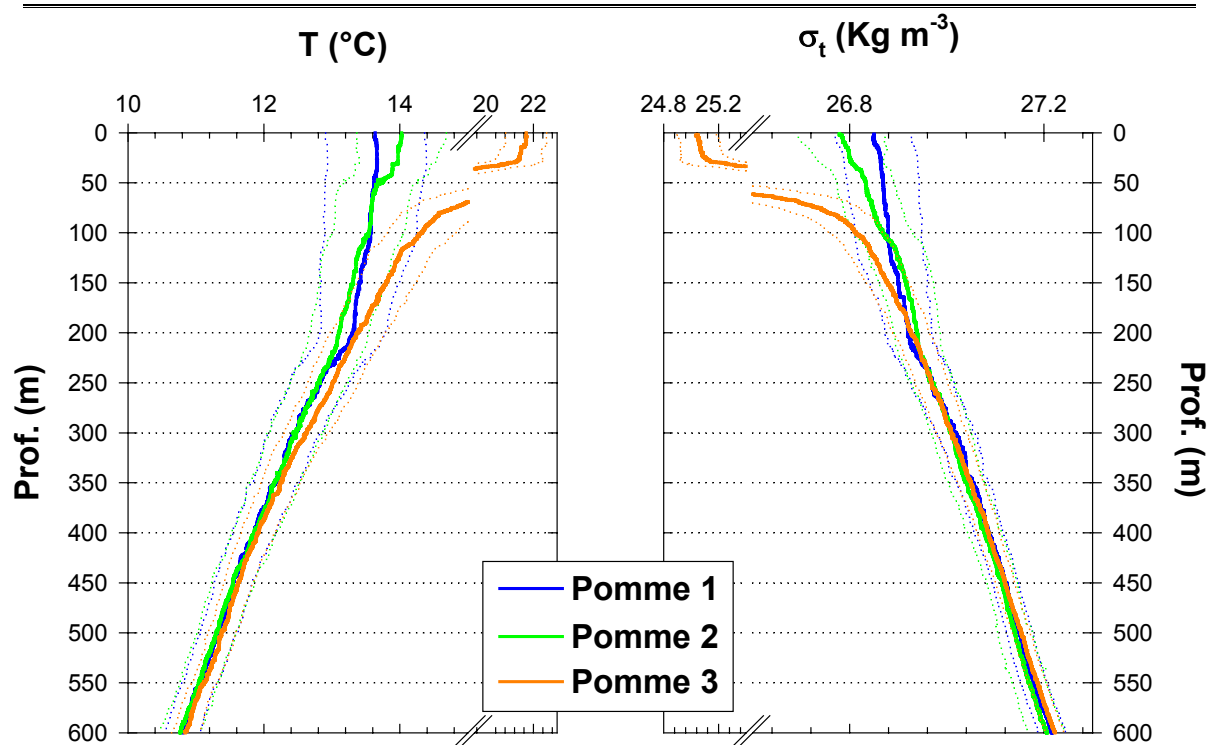


Figure 64. Profils médians de température (T en °C) et excès de densité (σ_t en Kg m^{-3}) pour les trois campagnes : POMME 1 (février-mars 2001), POMME 2 (mars-avril 2001) et POMME 3 (août-septembre 2001). Les profils en pointillés représentent l'écart moyen par rapport à la médiane (σ_m). Noter le changement d'échelle nécessaire pour les profils d'été (axe brisé).

⁴ La valeur de σ_m presque deux fois plus élevée que la valeur médiane traduit la forte hétérogénéité spatiale des forçages subis par la colonne d'eau dans la zone POMME au printemps.

V.1.2. Répercussion des conditions météorologiques sur la colonne d'eau

La température et l'excès de densité des masses d'eau de surface sont fortement influencées par les conditions météorologiques. Les profils médians de ces deux grandeurs observées à chacune des trois périodes "enregistrent" donc les changements de ces forçages à l'échelle saisonnière (Figure 64).

Quel que soit la saison, les caractéristiques de la colonne d'eau sous 200 m sont identiques ; la variabilité saisonnière des profils de température et de densité est donc restreinte à la couche d'eau supérieure, entre 0 et 200 m. En hiver, la température varie seulement de 0.3°C (13.3 à 13.6°C, POMME 1) entre la surface et la base de cette couche. Lors de POMME 2, un mois et demi plus tard (printemps), cet écart s'est accru à 0.9°C (13.1°C à 14°C). Cette augmentation est à la fois due à un accroissement de température en surface et à une légère diminution à 200 m ; cette dernière peut être le résultat d'advections et de mélanges horizontaux (L. Prieur, Communication Personnelle). A la fin de l'été, une forte stratification est en place, l'écart de température étant de 8.3°C entre la surface (21.7°C) et 200 m (13.4°C). Cette évolution du gradient de température sur les 200 premiers mètres est en quelque sorte le "résumé" de l'état hydrologique de la colonne d'eau : relativement homogène en hiver, en cours de stratification au printemps et pleinement stratifiée en été.

Les profils de densité retracent également cette évolution temporelle entre « homogénéité hivernale » et « stratification estivale » : l'écart de densité entre la surface et 200 m est respectivement de 0.07, 0.15 et 1.89 Kg m⁻³, pour l'hiver, le printemps et la fin de l'été.

Contrairement à l'été où la stratification (forte) est installée depuis plusieurs mois sur l'ensemble de la zone, le printemps est la saison pendant laquelle elle s'initie de façon plus ou moins prononcée en fonction de la localisation de la station visitée (variabilité principalement méridionale, mais aussi à moyenne échelle). A cette époque, les pycnoclines représentent un gradient de densité plus faible et leur profondeur est sujette à plus de variations qu'en été. Ces caractéristiques printanières conduisent à un profil médian ne laissant pas apparaître de pycnocline alors que certaines stations présentent une pycnocline marquée pendant le leg1 de POMME 2 (cf. Section VI.3).

✓ Extension de la couche de mélange et croissance phytoplanctonique

Les positions respectives des couches de mélanges (Z_m) et euphotiques (Z_e) sont essentielles pour comprendre la dynamique saisonnière de la biomasse phytoplanctonique et

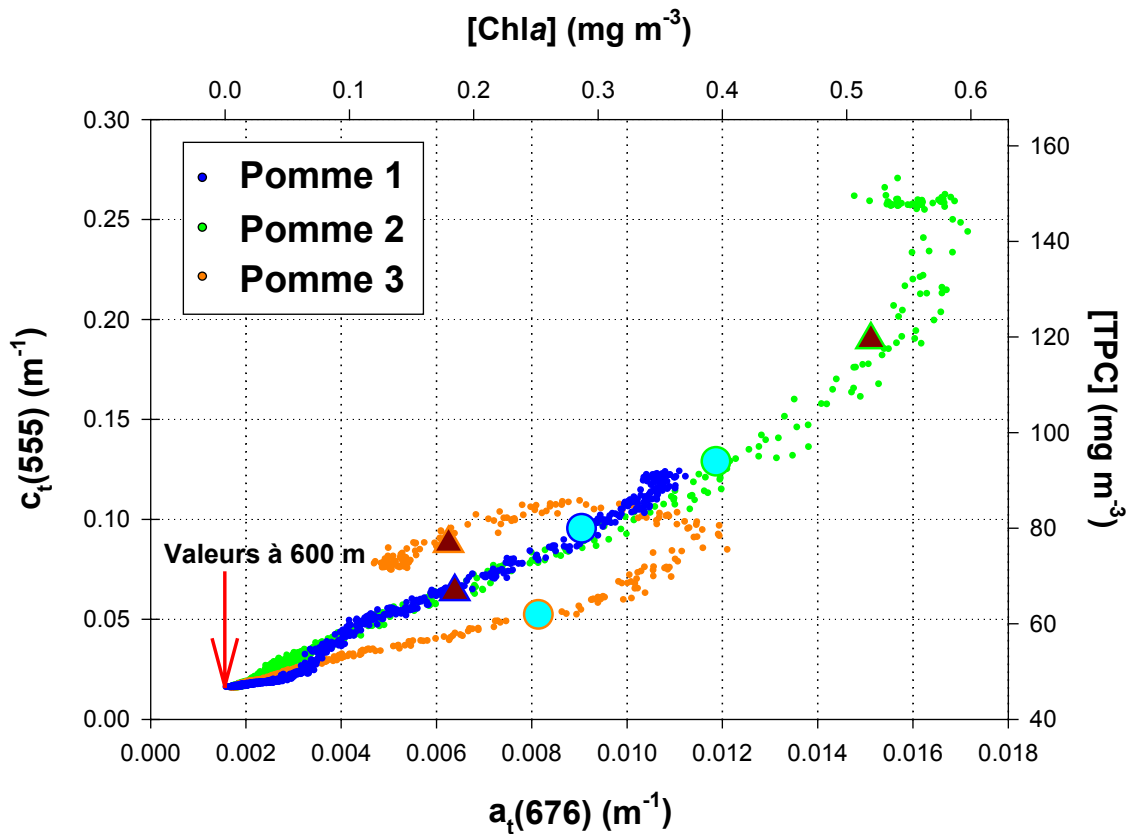


Figure 65. Variabilité saisonnière de la relation $c_t(555)$ vs $a_t(676)$, dérivée des profils médians calculés sur les premiers legs de chaque campagne. La profondeur de couche mélangée (triangle rouge foncé) et la profondeur euphotique (rond bleu) sont portées sur chaque set de données ; ces valeurs correspondent à la médiane calculée sur le même leg. $a_t(676)$ est un estimateur de la concentration en chlorophylle a ($[Chla]$, axe supérieur) et $c_t(555)$ est lié à la quantité de carbone particulaire ($[TPC]$, axe de droite) (cf. Section III.1). L'intervalle de profondeur entre deux points consécutifs est de 0.5 m.

son effet sur le réseau trophique et la chimie des eaux (CO₂, nutriments). L'extension relative de Z_m par rapport à Z_e impose notamment aux cellules phytoplanctoniques des conditions de développement radicalement différentes en terme d'éclairement disponible pour la photosynthèse.

Pour que la floraison phytoplanctonique puisse s'initier, il est nécessaire que la production nette, équilibre entre fixation et respiration de carbone soit positive. Cette condition intervient lorsque les cellules reçoivent une quantité d'énergie suffisante, ce qui est le cas au dessus d'une profondeur de référence : c'est le concept de profondeur de compensation (Z_c) définie par Sverdrup (1953) comme étant la profondeur où l'énergie lumineuse permet aux organismes autotrophes de développer une production supérieure à la respiration de l'ensemble du système.

A titre de comparaison, si l'on considère la profondeur euphotique médiane à chaque saison et un éclairement de surface identique (100 μMolQuanta m⁻² s⁻¹) ; l'éclairement moyen calculé dans la couche mélangée est de 13.5, 31.5 et 50.5 μMolQuanta m⁻² s⁻¹ en hiver, au printemps et en été. Par rapport à l'hiver, la quantité de lumière dont disposeraient les cellules dans la couche mélangée serait respectivement 2 et 4 fois plus importante au printemps et en été. Le même calcul mené avec les valeurs saisonnières médianes de PAR(0⁺) (Tableau 5) montre que l'éclairement moyen dans la couche de mélange est, comparativement à l'hiver, 5 fois plus élevé au printemps et 6 fois plus en été.

Pour l'océan Atlantique Nord entre 40°N et 45°N, Siegel *et al.* (2002) a estimé une valeur moyenne de profondeur de compensation de 31 m. **Seule** la remontée de la profondeur de mélange due à l'établissement de **la stratification printanière permet donc de maintenir la communauté phytoplanctonique au-dessus de cette limite.**

V.1.3. Premières observations d'une réponse biogéochimique aux forçages saisonniers

La réponse en terme de caractéristiques biooptiques et biogéochimiques aux forçages physiques saisonniers peut être esquissée par l'étude des diagrammes c_t(555) vs a_t(676) (Figure 65) à chacune des trois saisons.

V.1.3.a - Covariation des stocks sur la verticale

En hiver, lorsque le mélange vertical est intense, les deux stocks (végétal et particulaire) covarient très clairement avec des valeurs maximales pour a_t(676) et c_t(555) respectivement de 0.011 m⁻¹ et 0.122 m⁻¹. Nous verrons plus loin que cette covariation ne

traduit pas forcément une homogénéité de toutes les propriétés dans la couche de mélange : celle-ci présente parfois, en hiver, un gradient dans ses caractéristiques biooptiques et biogéochimiques (cf. Section VI.2.2).

Au printemps, l'atténuation à 555 nm covarie avec l'absorption végétale sous la couche de mélange. Par contre, alors que l'absorption à 676 nm reste relativement constante (entre 0.015 et 0.017 m^{-1}) dans cette couche, une décorrélation très nette est observée avec $c_t(555)$ qui continue à augmenter vers la surface, de 0.191 m^{-1} à 0.266 m^{-1} . Elle est révélatrice d'une **accumulation de matière particulaire dans la couche superficielle**. Le stock moyen de nutriments (NO_3^-) dans la couche mélangée à cette saison étant relativement important (3.35 $\mu\text{M} \pm 0.19$), cela signifie que la floraison phytoplanctonique printanière ne s'est pas encore développée. La décorrélation entre particules et chlorophylle *a* peut traduire l'accumulation de débris végétaux dont le contenu en pigments a été photodétruit, ou bien de matière non algale ; ces deux types de matériel détritique pourraient être du à une **abondance particulière d'organismes hétérotrophes de la boucle microbienne** (bactéries, flagellés, ciliés). Notons que dans le Pacifique Equatorial, caractérisé par de faibles concentrations en chlorophylle *a* et de fortes valeurs de $[\text{NO}_3^-]$, Cullen *et al.* (1992) estime que les organismes hétérotrophes de la boucle microbienne (flagellés, ciliés) pourraient être responsables du contrôle (top-down) de la biomasse phytoplanctonique ; interdisant ainsi de fortes $[\text{Chl}a]$. Enfin la présence éventuelle de poussières minérales, augmentant fortement $c_t(555)$, n'est pas à exclure.

Les valeurs maximales obtenues à la fin de l'été (POMME 3) sont proches de celles mesurées en hiver [$a_t(676)=0.012 \text{ m}^{-1}$ et $c_t(555)=0.109 \text{ m}^{-1}$]. La répartition de ces deux variables est toutefois différente : les maxima d'absorption et d'atténuation sont décorrélés et sont observés dans la zone euphotique, mais sous la couche de mélange. Contrairement à l'hiver et au printemps, la relation entre $a_t(676)$ et $c_t(555)$ n'est pas monotone en été. La forme de ce diagramme traduit donc la **présence de différents assemblages particuliers** selon les couches considérées.

V.1.3.b - Pente de la relation $a_t(676)$ vs $c_t(555)$

De 600 m et jusqu'à une profondeur variable selon la saison, chacun des diagrammes présente une première partie relativement linéaire. $a_t(676)$ est un proxy de $[\text{Chl}a]$ et, à 555 nm, l'atténuation est équivalente à la diffusion (minimum d'absorption). Dans ces conditions, la pente de la relation linéaire observée en profondeur est équivalente au coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle *a* [$b_{\text{Chl}a}^*(555)$].

La forte covariation de $c_t(555)$ et $a_t(676)$ en hiver est caractérisée par une pente $[b^*_{Chla}(555)]$ de $0.30 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$. Pendant POMME 2, entre 600 et 35 m (Z_m), $b^*_{Chla}(555)$ est identique, révélant ainsi une certaine **similarité entre le matériel** présent dans la colonne d'eau en **hiver et celui confiné sous la pycnocline au printemps** (Figure 65). Toujours au printemps, la décorrélation des deux coefficients dans la couche de surface suggère que la couche de mélange, dont la base est identifiée par Z_m , ne correspond pas forcément à une couche où toutes les propriétés sont mélangées.

La forme du diagramme $c_t(555)$ vs $a_t(676)$ en été (POMME 3) est caractéristique des situations proches de l'oligotrophie (Kitchen et Zaneveld, 1990; Loisel et Morel, 1998). La couche de surface étant dépourvue de nutriments, le phytoplancton se développe sous la pycnocline où un apport de matériel reminéralisé est possible. Les maxima d'absorption et d'atténuation sont alors observés sous Z_m mais à des profondeurs différentes ; $c_t(555)$ est maximal à proximité de Z_m et le maximum d'absorption est plus proche de Z_e . En effet, le pic profond de chlorophylle a [estimé par $a_t(676)$] est le résultat de l'accroissement de la concentration interne en pigments consécutivement aux processus de photoadaptation (Prézelin et Alberte, 1978 ; Falkowski et Owens, 1980 ; Morel *et al.*, 1993 ; McManus et Dawson, 1994 ; Claustre et Marty, 1995) ; il ne correspond donc pas forcément à un maximum de biomasse (carbonée) autotrophe. Sous la profondeur du maximum de $[Chla]$, $b^*_{Chla}(555)$ égale $0.19 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$; cette diminution de la diffusion spécifique sous la pycnocline traduit une nette **évolution qualitative du matériel particulaire par rapport à l'hiver et au printemps** (changement de la proportion de phytoplancton, indice de réfraction, taille, ...). Ces aspects seront analysés plus en détail par la suite (cf. Section VI).

Ainsi, à chaque saison, on pressent des modifications de la composition des assemblages particuliers, y compris phytoplanctoniques. Dans les sections suivantes, afin de dégager les grandes tendances saisonnières d'évolution des matières particulières et dissoutes, nous allons analyser comment ces stocks, tout comme d'autres propriétés biooptiques et biogéochimiques, se répartissent sur la verticale.

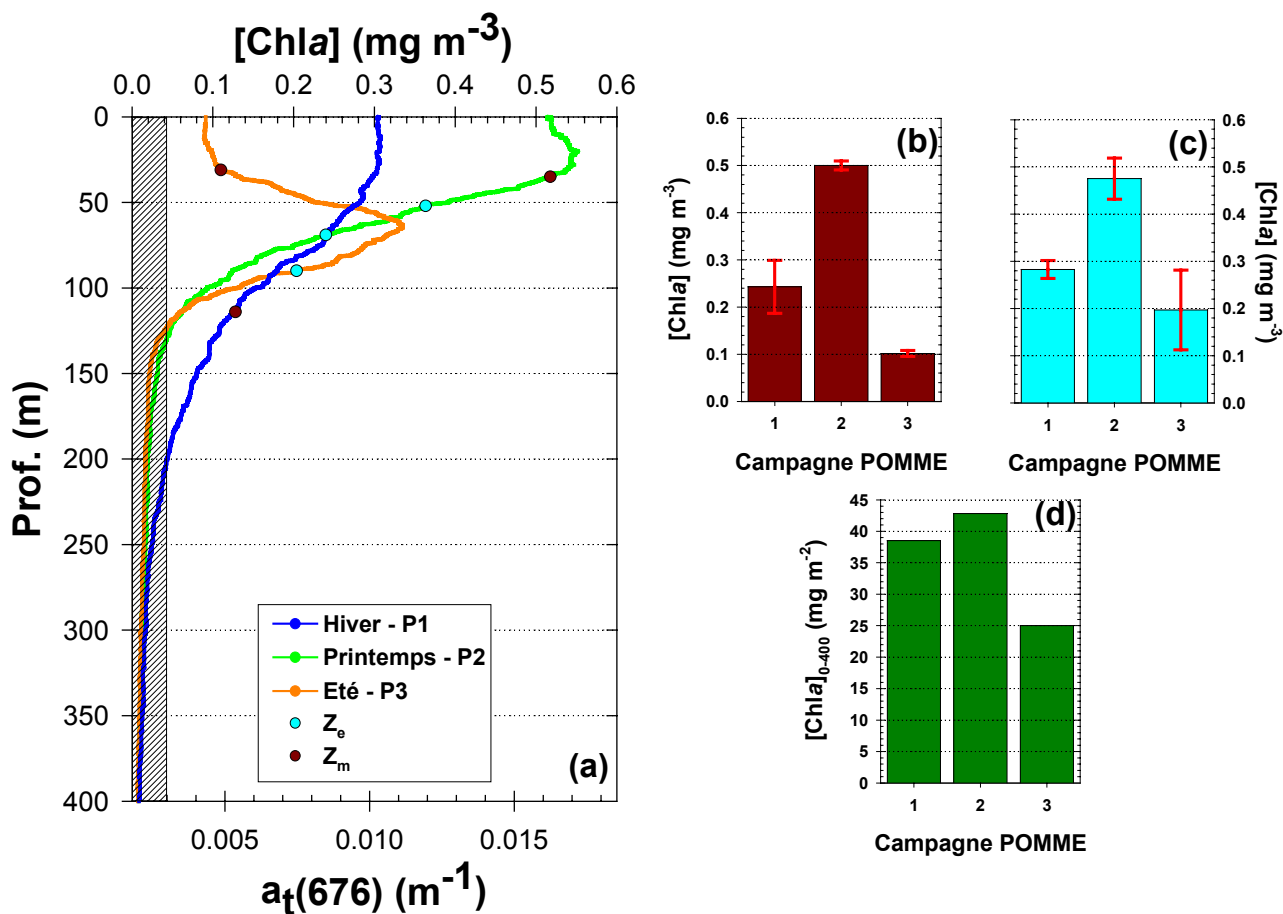


Figure 66. (a) Profils médians de concentration en chlorophylle *a* estimée à partir de l'absorption totale à 676 nm et des analyses discrètes des pigments. Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la pycnocline (Z_m). La zone hachurée correspond à l'incertitude de l'instrument ($0.003\ m^{-1}$). (b) Concentration moyenne en chlorophyll *a* dans la couche de mélange. (c) Concentration moyenne en chlorophyll *a* dans la couche euphotique. (d) Chlorophyll *a* intégrée entre 0 et 400 m.

V.2) Evolution quantitative des stocks particulaires et dissous

Cette section présente les grandes tendances saisonnières des principaux stocks biogéochimiques auxquels on peut accéder désormais par les mesures biooptiques : concentration en chlorophylle *a* et en carbone particulaire, matière organique dissoute colorée, estimateur (imparfait) du carbone organique dissous (cf. Section III.1.3).

V.2.1. Matière végétale : Chlorophylle *a*

Les profils médians de concentration en chlorophylle *a* révèlent une tendance saisonnière très nette (Figure 66). La situation hivernale échantillonnée pendant POMME 1 présente une valeur relativement constante de 0.3 mgChl*a* m⁻³ dans les 40 premiers mètres. Puis la concentration diminue progressivement jusqu'à 400 m (ligne de base⁵ - [Chl*a*]=0.008 mg m⁻³). On note que la concentration en chlorophylle est significativement mesurable jusqu'à 200 m.

Au printemps (POMME 2) la concentration moyenne dans la couche de mélange augmente de 60 % pour atteindre 0.5 mgChl*a* m⁻³. Sous la pycnocline, la décroissance est très rapide ; [Chl*a*] est inférieure à la concentration hivernale dès 70 m et atteint la ligne de base à 170 m.

En fin d'été en surface, [Chl*a*] est la plus faible des trois saisons : elle représente seulement ~20 % du stock enregistré dans cette couche pendant POMME 2. Par contre, sous la couche mélangée on observe un pic de chlorophylle *a* qui atteint 0.32 mgChl*a* m⁻³. Sous cette profondeur, [Chl*a*] décroît rapidement pour finalement être équivalente, à partir de 120 m, aux valeurs caractéristiques du printemps.

Les concentrations moyennes dans la couche mélangée (Figure 66b) et dans la zone euphotique (Figure 66c) confirment les différences saisonnières. Le stock de chlorophylle *a* intégré sur la couche 0-400 m est nettement moins variable (Figure 66d) ; les valeurs calculées sont d'ailleurs comparables à celles déterminées par HPLC (Tableau 7). Les mesures ac-9 sous estiment de 10 à 13 % la [Chl*a*]₀₋₄₀₀ en hiver et au printemps, cette erreur est acceptable étant donnée la différence entre les deux méthodes. En été, l'écart entre les deux mesures est de 34 % ; plusieurs raisons peuvent être avancées. Tout d'abord, le pic

⁵ Le terme ligne de base est utilisé ici pour définir la valeur profonde à partir de laquelle le signal enregistré est monotone et équivalent pour toutes les saisons. Cette valeur est en partie dépendante de la méthode de calibration utilisant des valeurs profondes de référence à 600 m.

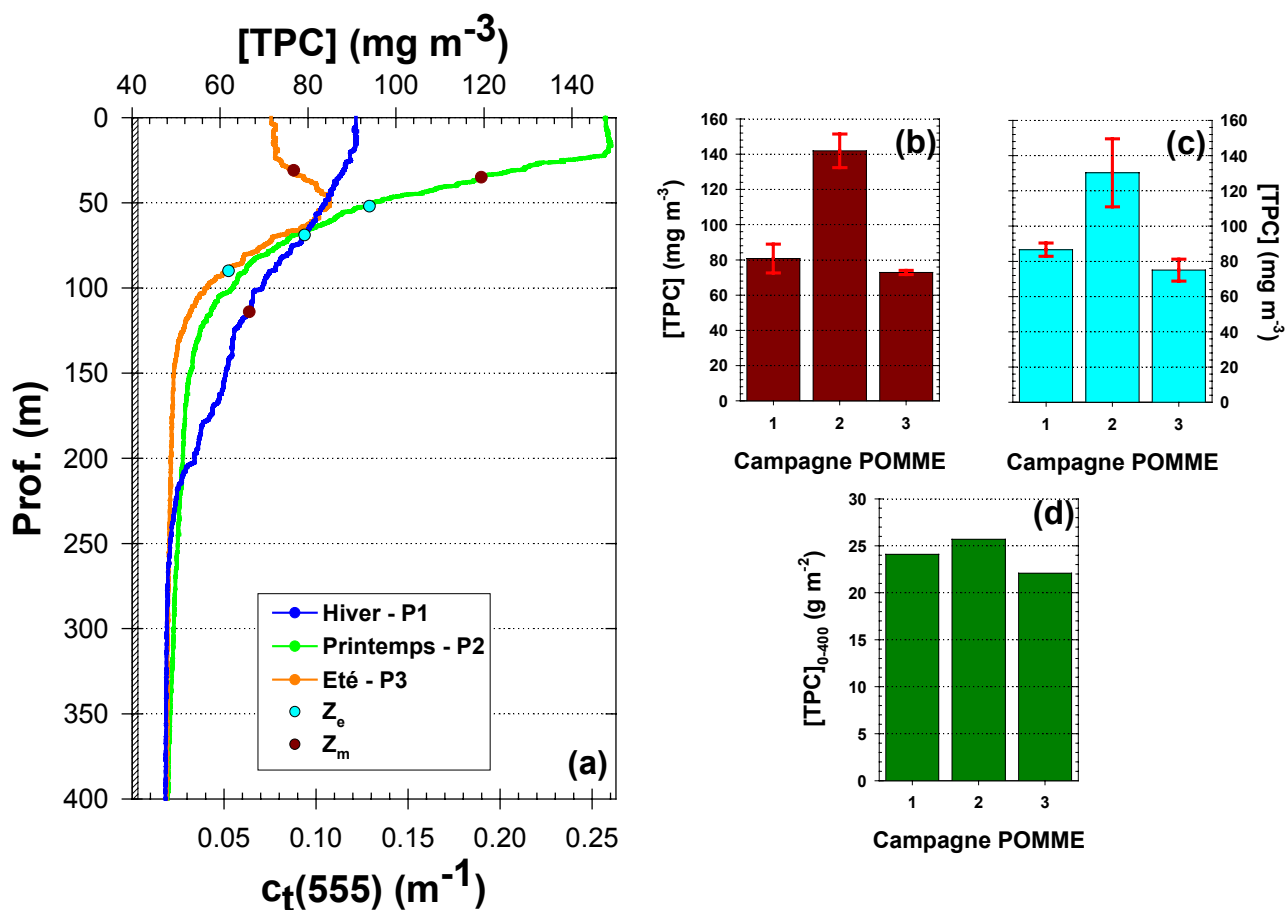


Figure 67. (a) Profils médians de concentration en carbone particulaire estimés à partir de l'atténuation totale à 555 nm et des analyses discrètes (cf. Section III.1.2). Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la pycnocline (Z_m). La zone hachurée correspond à l'incertitude de l'instrument (0.003 m⁻¹). (b) Concentration moyenne en carbone particulaire dans la couche de mélange. (c) Concentration moyenne en carbone particulaire dans la couche euphotique. (d) Carbone particulaire intégré entre 0 et 400 m (ligne de base).

profond de chlorophylle observé à cette époque de l'année est plus difficile à échantillonner par la Rosette (à partir de laquelle sont réalisées les mesures HPLC) ; la précision de l'intégration (par la méthode des trapèzes) dépendra donc de la résolution verticale de l'échantillonnage ainsi que de l'épaisseur du pic (parfois très étroit). De même, l'augmentation de la chlorophylle *b* ou de la Divinyl-Chlorophylle *b* en profondeur (Allali *et al.*, 1997) induit une erreur supplémentaire. Le pic d'absorption de la chlorophylle *a* à 676 nm est influencé par l'absorption résiduelle de la chlorophylle *b* (dont le pic est à 650 nm), la mesure du ac-9 ne différencie donc pas ses deux pigments et surestime [Chl*a*] ; la méthode HPLC, quant à elle, sépare les deux molécules et détermine donc la seule concentration de la chlorophylle *a*.

Quel que soit le type de mesures, elles présentent néanmoins toutes les deux une valeur maximale au printemps et une valeur minimale à la fin de l'été ; la situation hivernale semblant être intermédiaire entre ces deux périodes.

Tableau 7. Comparaison des concentrations en chlorophylle *a* intégrées selon la méthode de mesure.

	POMME 1	POMME 2	POMME 3
HPLC	43	49.3	18.6
ac-9	38.5	42.8	25
Différence d'estimation par le ac-9	-10%	-13%	+34%

V.2.2. Carbone particulaire

La décorrélation entre le carbone particulaire et la chlorophylle *a* pressentie lors de l'analyse de la Figure 65 apparaît clairement sur les profils de [TPC] (Figure 67a). En hiver, la répartition verticale de [TPC] est similaire à celle de la chlorophylle *a* : la valeur maximale est observée en surface (91 mgC m⁻³) ; [TPC] décroît ensuite de façon relativement monotone jusqu'à 300 m où la valeur observée correspond à celle de la ligne de base ([TPC]=48 mg m⁻³). Au printemps, la concentration en carbone particulaire n'est homogène que dans les 20 premiers mètres de la couche mélangée (148 mgC m⁻³) et décroît très rapidement en dessous de Z_m. En été (POMME 3) le maximum de carbone (86 mgC m⁻³) est atteint à seulement 50 m de profondeur, juste sous la pycnocline et 20 m au dessus du maximum de [Chl*a*].

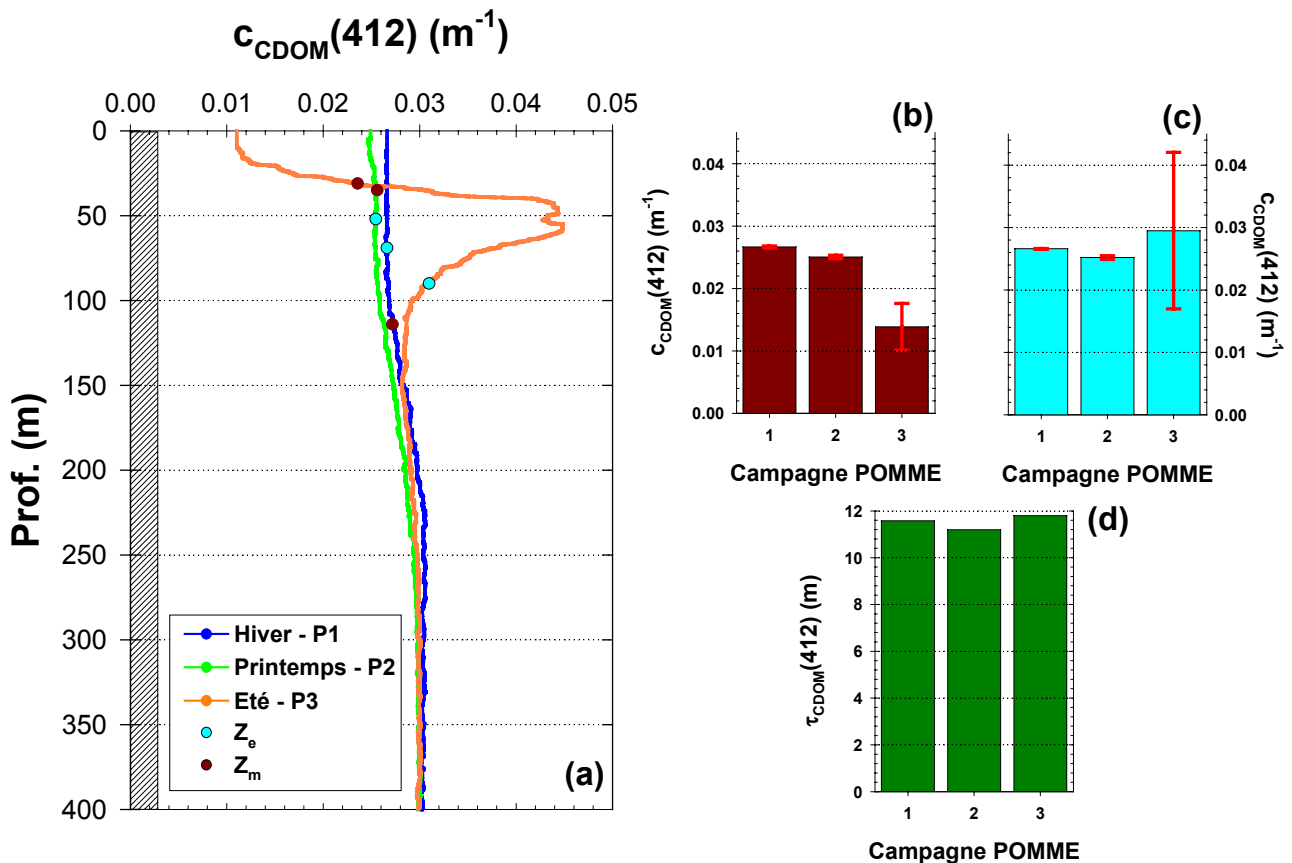


Figure 68. (a) Profils médians de l'atténuation par la matière organique dissous coloré (CDOM, $<0.2 \mu\text{m}$) à 412 nm. Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la pycnocline (Z_m). La zone hachurée correspond à l'incertitude de l'instrument (0.003 m^{-1}). (b) Atténuation moyenne dans la couche de mélange. (c) Atténuation moyenne dans la couche euphotique. (d) Atténuation intégrée entre 0 et 400 m (ligne de base), l'intégration de l'atténuation est équivalente à une épaisseur optique (τ).

La concentration moyenne de carbone particulaire dans la couche de mélange ou euphotique présente de fortes variations ; la plus faible concerne la concentration dans la couche euphotique entre POMME 1 et POMME 2 : 34 % de différence (Figure 67b et c). Le stock intégré de carbone entre 0 et 400 m (Figure 67d) est nettement plus stable : la plus forte variation étant de 15 % entre le printemps (26 gC m^{-2}) et l'été (22 gC m^{-2}).

V.2.3. Matière organique dissoute colorée

Le matériel organique dissous coloré (CDOM, $<0.2 \mu\text{m}$) présente une variabilité saisonnière très différente de celle observée pour le matériel particulaire (Figure 68). En hiver et au printemps, $c_{\text{CDOM}(412)}$ varie très peu et de façon monotone entre $\sim 0.025 \text{ m}^{-1}$ en surface et 0.030 m^{-1} à 400 m ; les valeurs hivernales sont toutefois sensiblement plus fortes en surface (de 0.002 m^{-1}) par rapport aux valeurs printanières. Le profil de CDOM en été est nettement plus contrasté : un minimum est enregistré en surface (0.011 m^{-1}), et un maximum très prononcé dans la couche 40-60 m (0.045 m^{-1}).

Cette répartition verticale se traduit par des atténuations moyennes par le CDOM très similaires dans les couches mélangées ou euphotiques pendant POMME 1 et POMME 2, alors que lors de POMME 3 $c_{\text{CDOM}(412)}$ est minimale dans Z_m et maximale dans Z_e (mais peu significative) (Figure 68b et 68c). L'épaisseur optique⁶ due au CDOM entre 0 et 400 m est finalement très peu variable d'une saison à l'autre. Entre 11.2 m sur POMME 2 et 11.8 m sur POMME 3, elle diminue de 3 % entre l'hiver et le printemps puis augmente de 5 % entre le printemps et l'été.

V.2.4. Synthèse : Réponse des principaux stocks biogéochimiques

V.2.4.a - Absence de bloom phytoplanctonique dans la zone d'étude

L'extension de la couche de mélange hivernale (POMME 1) permet la remontée du matériel reminéralisé (carbone inorganique et nutriments) dans la couche de surface qui constitue alors un stock important autorisant le développement éventuel d'une floraison phytoplanctonique. Mais cette homogénéisation relativement profonde a son corollaire : l'éclairement moyen dans la couche mélangée reçue par le phytoplancton est trop faible pour permettre une consommation significative de ces réserves minérales.

⁶ L'épaisseur optique (τ) est la capacité d'un milieu à intercepter un rayonnement incident. Elle correspond au produit du coefficient d'atténuation par la distance parcourue dans le milieu par le flux lumineux considéré.

Tableau 8. Evolution saisonnière des concentrations moyennes de Chlorophylle *a* et Carbone particulaire dans les couches mélangées et euphotiques entre l'hiver et le printemps, puis entre le printemps et l'été. Même présentation pour le stock entre 0 et 400 m.

	Hiver -> Printemps (P1 à P2)		Printemps -> Eté (P2 à P3)	
	[Chl<i>a</i>]	[TPC]	[Chl<i>a</i>]	[TPC]
Couche mélangée (valeur moyenne)	+117%	+76%	-82%	-49%
Couche euphotique (valeur moyenne)	+75%	+50%	-61%	-42%
0 - 400 m (valeur intégrée)	+11%	+7%	-41%	-14%

Au printemps, la mise en place de la stratification isole une partie de ce stock dans la couche de surface dont l'extension est seulement de 35 m ; l'éclairement moyen y est alors nettement suffisant pour que la production nette du système devienne positive et autorise ainsi l'initiation d'un bloom phytoplanctonique (Siegel *et al.*, 2002). Malgré ces conditions, a priori propices au développement des autotrophes, les profils saisonniers médians acquis pendant le premier leg de POMME 2 ne permettent pas de mettre en évidence un développement phytoplanctonique intensif : cette observation résulte néanmoins en partie de l'effet "lissage" des profils médians (nous verrons dans la section VI que des biomasses relativement élevées ont été observées lors de POMME 2).

On observe néanmoins un accroissement de la biomasse végétale au printemps ($0.5 \text{ mgChla m}^{-3}$) mais cette valeur médiane est loin des quelques mgChla m^{-3} constatés lors de l'efflorescence phytoplanctonique dans d'autres régions de l'océan mondial (Stramska *et al.*, 1995 ; Smith, R. C. *et al.*, 1998 ; Bury *et al.*, 2001). Elle correspond plus à ce qui a été observé dans un environnement globalement oligotrophique tel que la mer des Sargasses (Bidigare *et al.*, 1990a ; Goericke, 1998). Au **printemps**, la zone POMME ne semble donc pas être le siège d'une biomasse phytoplanctonique importante ; à ce stade, deux raisons peuvent être envisagées : **(1) les conditions nécessaires à la croissance autotrophe ne sont pas réunies (i.e. le bloom a déjà eu lieu ou il va avoir lieu) ou (2) la biomasse autotrophe est consommée au fur et à mesure de son développement.**

V.2.4.b - Réactivité des compartiments particulaire et phytoplanctonique

Que ce soit dans la couche de mélange, la couche euphotique ou entre 0 et 400 m, les variations inter saisonnières de la chlorophylle *a* sont toujours plus élevées que celles du carbone particulaire (Tableau 7). Cette observation révèle que, à l'échelle saisonnière, le stock de matière végétale est plus "réactif" que le stock particulaire dans son ensemble.

A 555 nm, le coefficient d'atténuation (estimateur du stock particulaire) est essentiellement le résultat de la diffusion par le phytoplancton, les organismes hétérotrophes (ciliés, flagellés,...) et les biodétritus (Morel, 1991) ; la contribution de particules minérales en océan ouvert est moins courante mais néanmoins possible (Windom, 1969 ; Carder *et al.*, 1986). Les biodétritus, stock de matière très peu étudié, représenteraient de 50 à 60 % de $c_t(555)$, quel que soit les régimes océaniques ou trophiques étudiés (Durand et Olson, 1996 ; Claustre *et al.*, 1999 ; Oubelkheir, 2001). En outre, et de façon relativement paradoxale, la contribution du phytoplancton à l'atténuation à 555 nm varierait relativement

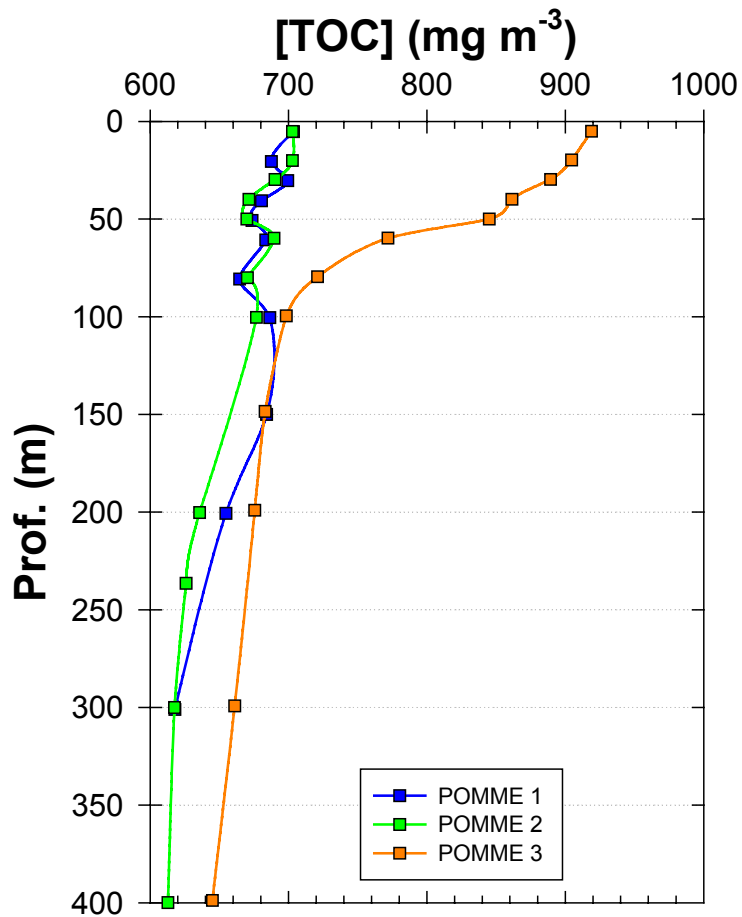


Figure 69. Profils médians de la concentration en carbone organique total (dissous plus particulaire) à chaque campagne. Le carbone dissous (DOC) est largement majoritaire dans le TOC.

peu selon les régimes trophiques considérés (~20 % en régime oligotrophe, 35 % en régime d'upwelling ; Oubelkheir, 2001).

Contrairement aux biodétritus et aux hétérotrophes, les caractéristiques physiques et chimiques (taille, composition pigmentaire et carbonée,...) du compartiment autotrophe dépendent fortement des conditions de développement (i.e. types de ressources nutritives, éclairement, ...) (Dauta, 1982 ; Sosik et Mitchell, 1994 ; Reynolds *et al.*, 1997 ; Goericke, 1998). De tous les constituants de l'assemblage particulaire, le matériel phytoplanctonique est donc le plus sensible aux variations environnementales. Il contribue au mieux à 35 % de l'estimation du stock de carbone [$c_t(555)$] alors qu'il est, par définition, responsable de l'intégralité du signal chlorophyllien identifié par $a_t(676)$. A l'échelle saisonnière, la plus grande "réactivité" de [Chla] par rapport à [TPC] est donc logique.

Notons que les variations inter saisonnières observées dans les couches mélangées et euphotiques sont fortement diminuées si l'on considère les stocks intégrés entre 0 et 400 m, notamment pour l'hiver et le printemps. Entre ces deux saisons, [Chla] et [TPC] augmentent respectivement de 117 et 76 % dans la couche mélangée mais les concentrations intégrées sur les 400 premiers mètres de la colonne d'eau n'évoluent que de 11 et 7%. Ainsi le **fort accroissement** dans la couche de surface **au printemps** semble plus traduire la **concentration de la biomasse dans une couche de mélange moins étendue** qu'en hiver plutôt qu'une véritable floraison printanière.

V.2.4.c - Dynamique du matériel dissous coloré (CDOM)

(i) Décorrélation entre le CDOM et le carbone organique dissous (DOC)

L'exportation des stocks de matière particulaire vers les couches profondes de l'océan est un processus important et variable à l'échelle saisonnière (Jickells *et al.*, 1996). Le carbone organique dissous représente lui aussi une voie importante d'exportation (Walsh *et al.*, 1992 ; Copin-Montegut et Avril, 1993 ; Alldredge, 2000), principalement en été après qu'il se soit accumulé dans la couche superficielle.

En été, sous la pycnocline, le profil de TOC⁷ est similaire à celui du CDOM : on observe une augmentation de la concentration à partir de 100 m de profondeur (Figure 69) ; mais [TOC] continue d'augmenter dans la couche mélangée alors que [CDOM] diminue vers la surface (Figure 68). Cette décorrélation est le résultat des phénomènes de photooxydation indirectement amplifiés, à cette saison, par l'intensité de la stratification qui confine les eaux de surface (et le matériel qu'elles contiennent) dans un environnement fortement éclairé

⁷ Rappelons que le TOC est composé à plus de 90 % par le DOC.

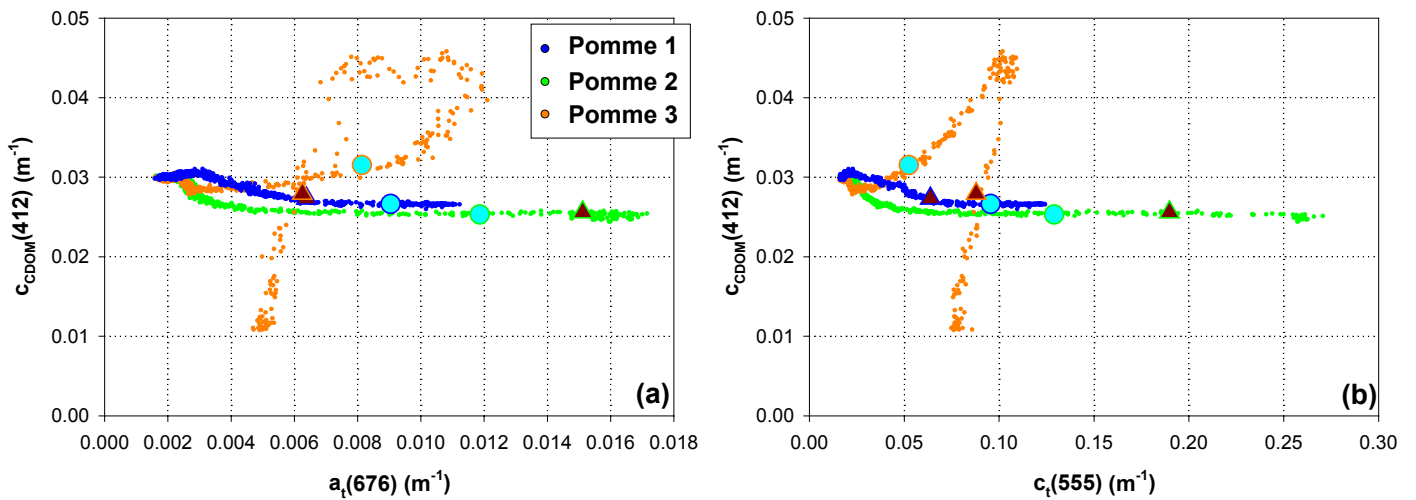


Figure 70. Diagramme de l'atténuation par le carbone organique dissous coloré à 412 nm [$C_{CDOM}(412)$, $<0.2 \mu m$] en fonction de l'absorption totale à 676 nm (a) et de l'atténuation totale à 555 nm (b).

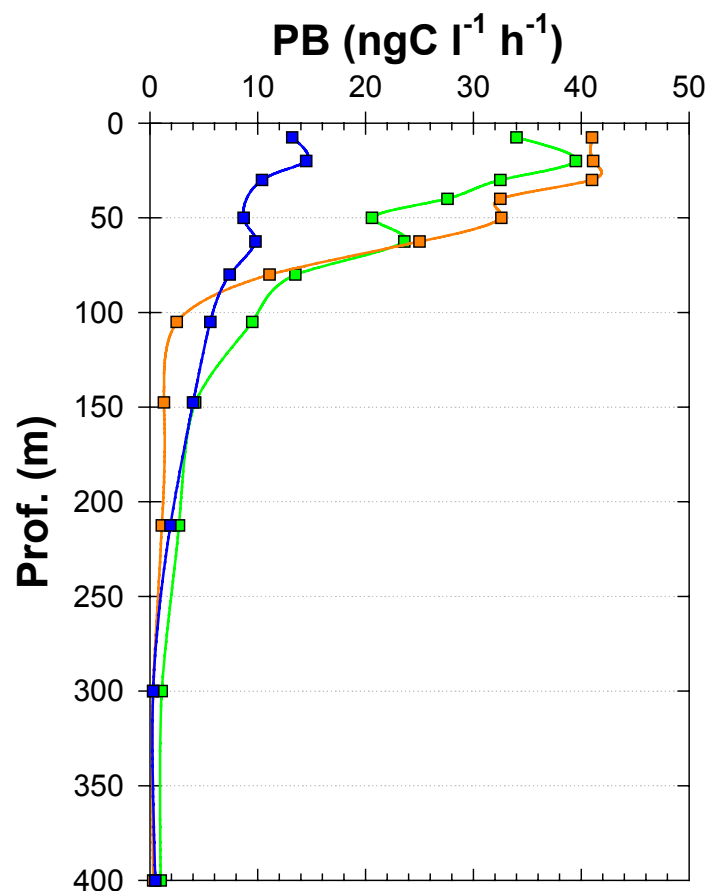


Figure 71. Profils saisonniers médians de la production bactérienne.

(Vodacek *et al.*, 1997 ; Twardowski et Donaghay, 2002). Les radiations UV responsables de la photooxydation sont atténuées en quelques mètres (Whitehead *et al.*, 2000) ; et l'intensité de la pycnocline estivale limite les échanges entre les couches superficielles et profondes. Le CDOM produit sous le gradient de densité n'est donc pas redistribué en surface il n'est pas photooxydé. **Dans ces conditions** il représente une proportion constante du carbone organique dissous (cf. Section III.1.3) et **son accumulation témoigne d'un accroissement de [TOC]**.

(ii) Production de CDOM

La production de CDOM est souvent associée à la croissance phytoplanctonique (Bricaud *et al.*, 1981 ; Chen et Wangersky, 1996 ; Aluwihare *et al.*, 1997). Nos résultats montrent pourtant que la période du **maximum de biomasse phytoplanctonique** est celle où la concentration de **CDOM** est la **plus faible**. La figure 70 met d'ailleurs en évidence l'absence de corrélation entre $c_{\text{CDOM}}(412)$ et $a_t(676)$ (phytoplancton) ou $c_t(555)$ (particules) en hiver et au printemps.

Les plus fortes valeurs de $c_{\text{CDOM}}(412)$ ont été enregistrées en fin d'été, quand la production primaire est la plus faible dans la zone POMME (Moutin & Raimbault, Communication Personnelle). Ces observations, sont de même nature que celles réalisées par (Oubelkheir, 2001) à la station permanente DYFAMED ou par Nelson (Nelson *et al.*, 1998) à la station BATS. Le pic de CDOM (entre Z_m et Z_e) est associé à des concentrations de chlorophylle *a* [$a_t(676)$] variables (Figure 70a) alors qu'il correspond exactement au maximum d'atténuation particulaire [$c_t(555)$] (Figure 70b). Or, dans ce maximum, la nature plus carbonée des particules (voir Figure 65) pourrait traduire la présence d'organismes hétérotrophes profitant de la biomasse végétale plus rare à cette saison. Ces derniers sont des producteurs de carbone organique dissous (Strom *et al.*, 1997 ; Steinberg *et al.*, 2000 ; Teira *et al.*, 2001) suspecté par Nelson *et al.* (1998) d'être dégradé par les bactéries en carbone organique dissous coloré (CDOM). Cette hypothèse semble accréditée par le profil "estival" médian de la production bactérienne qui présente un maximum local au niveau du pic de $c_t(555)$ (50 m, Figure 71).

L'ensemble de ces observations semble indiquer que le **phytoplancton n'est pas l'unique et directe source de CDOM** (autrefois implicitement accepté ; Bricaud *et al.*, 1981) et donc qu'une **origine hétérotrophique** semble désormais **très vraisemblable**.

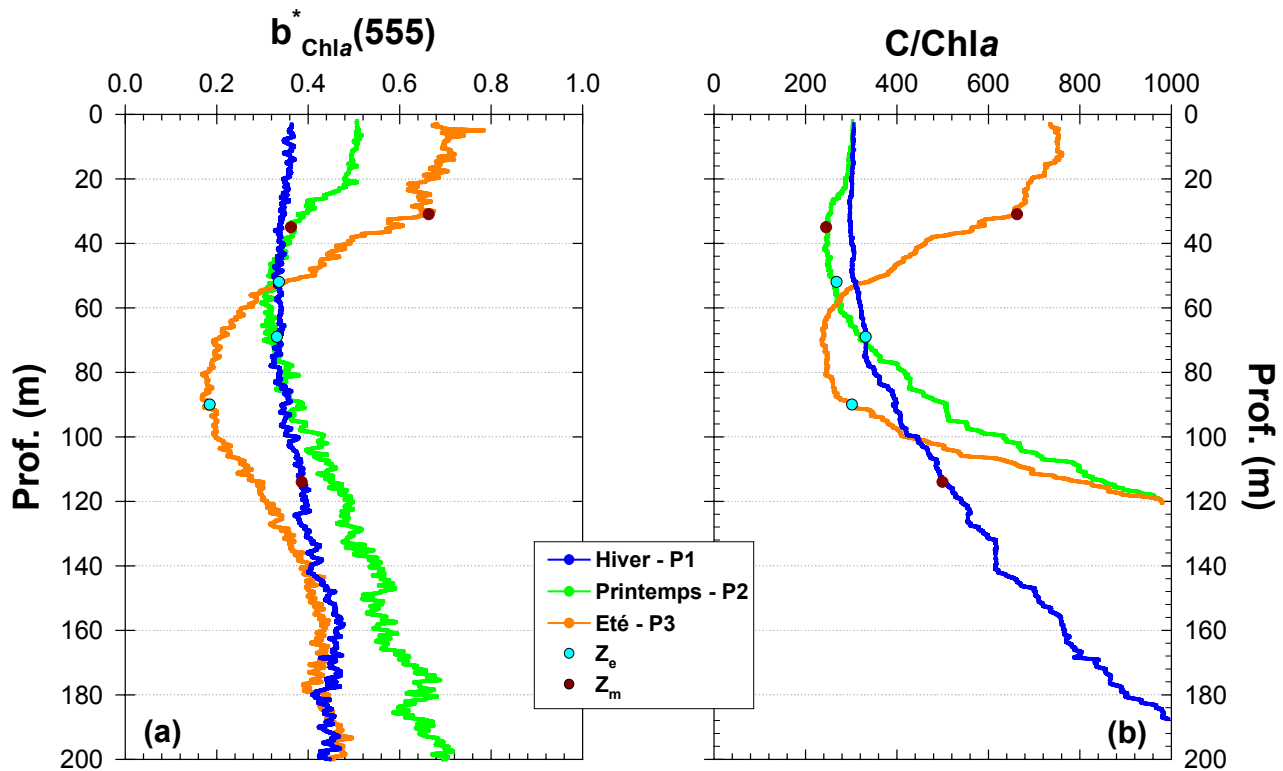


Figure 72. (a) Profils médians du coefficient spécifique de diffusion à 555 nm [$b^*_{Chla}(555)$] à chaque saison. Les points rouge sombre et bleu clair correspondent respectivement à la position de la profondeur de mélange et de la profondeur euphotique. (b) Idem pour le rapport entre le carbone ([TPC]) et la chlorophylle a ([Chla]). Contrairement à [Chla], [TPC] présente un fond continu sur l'ensemble de la colonne ($\sim 40 \text{ mgC m}^{-3}$) ; $C/Chla$ n'est donc significatif que dans la couche superficielle de l'océan contenant suffisamment de matière phytoplanctonique.

L'évaluation des grands **stocks biogéochimiques** aux différentes **saisons** a révélé une **succession** claire de **systèmes trophiques**. Quantitativement, ces systèmes peuvent être caractérisés par les abondances respectives des grands stocks : matériel végétal, matériel particulaire dans son ensemble et matériel dissous (indexé par le CDOM). Dans la section suivante, l'influence des caractéristiques des particules (taille, nombre, indice de réfraction, ...) sur les propriétés optiques inhérentes du milieu sera utilisée afin d'obtenir une information qualitative sur la nature des stocks.

V.3) Nature des assemblages particuliers observés dans la zone d'étude

V.3.1. Evolution du compartiment phytoplanctonique dans le carbone particulaire

Comme nous l'avons vu précédemment, la pente [$b_{Chla}^*(555)$] de la relation linéaire entre le carbone particulaire [$c_t(555)$] et la chlorophylle *a* [$a_t(676)$] constitue la première indication d'une modification de la nature des particules en profondeur. Quand ces deux stocks ne covarient plus linéairement, le coefficient spécifique de diffusion à 555 nm doit être calculé pour chaque profondeur (Figure 72a). Dans la mesure où $b_t(555)$ et $c_t(555)$ sont équivalents, les profils de $b_{Chla}^*(555)$ et $C/Chla$ présentent les mêmes variations (Figure 72b) ; les différences constatées sont imputables au fond continu de carbone. Celui-ci correspond à l'ordonnée à l'origine de la relation linéaire entre $c_t(555)$ et [TPC] (Eq. 42, page 63) ; cette proportion du carbone particulaire n'est donc pas optiquement significative, probablement parce qu'elle n'est pas diffusante [$b_t(555)=c_t(555)=0$] ou pas échantillonnée (particules trop grosses).

En hiver $b_{Chla}^*(555)$ varie très peu entre la surface et 200 m (0.32 - 0.42 $m^2 \text{ mgChla}^{-1}$), les valeurs les plus fortes étant observées en profondeur. De façon analogue, $C/Chla$ varie peu dans la couche mélangée (entre 300 et 500) ; sous Z_m , le fond continu de carbone particulaire et l'absence de matériel végétal frais (i.e. identifiable par un pic d'absorption à 676 nm) contribuent à des valeurs extrêmes de ce rapport.

Au printemps, les valeurs de $b_{Chla}^*(555)$ dans les 20 premiers mètres de la colonne d'eau sont de l'ordre de 0.5 $m^2 \text{ mgChla}^{-1}$ et correspondent à la limite supérieure de la gamme de variation observée par (Bricaud *et al.*, 1988) pour des cultures phytoplanctoniques. Par

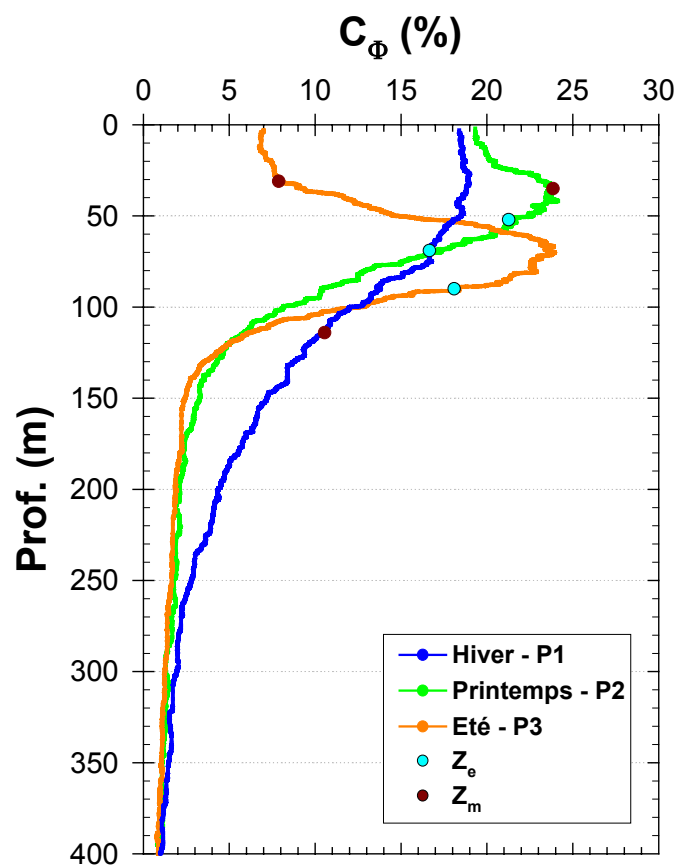


Figure 73. Pourcentage du carbone particulaire qui est d'origine phytoplanctonique.

rapport à l'hiver, C/Chla est constant alors que $b^*_{\text{Chla}}(555)$ augmente ; la proportion de particules carbonées optiquement significatives (diffusantes et/ou échantillonnées) est donc plus importante dans l'assemblage particulaire observé au printemps.

En été, dans la couche de mélange, $b^*_{\text{Chla}}(555)$ ainsi que C/Chla présentent des valeurs extrêmes : respectivement $0.72 (\pm 0.04) \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$ et $765 (\pm 39)$; ces valeurs mettent en évidence la faible contribution du compartiment phytoplanctonique au stock de carbone. Au niveau du maximum de [Chla], les valeurs de ces indices montrent toutefois une signature phytoplanctonique claire ; $b^*_{\text{Chla}}(555)=0.18 (\pm 0.01) \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$ et $C/\text{Chla}=252 (\pm 18)$. La valeur de $b^*_{\text{Chla}}(555)$ est la plus faible constatée sur l'année et est probablement le résultat, du moins en partie, de la présence de picophytoplancton tel que *Prochlorococcus* dont le coefficient spécifique de diffusion est très faible ($\sim 0.11 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$, Claustre *et al.*, 2002).

Ces indices renseignent sur l'importance "relative" du compartiment autotrophe dans l'assemblage particulaire sur la verticale ; toutefois, ils ne permettent pas de quantifier le carbone phytoplanctonique. Les différentes mesures réalisées pendant les campagnes POMME ne nous permettent pas d'accéder à cette information ; néanmoins, afin d'obtenir une estimation de la proportion de carbone autotrophe, une approche "grossière" consiste à utiliser un rapport C/Chla=55 estimé par Herbland et Le Bouteiller (1983) pour des populations phytoplanctoniques naturelles. Il est évident que les changements saisonniers de populations peuvent influencer ce rapport mais la gamme de variations observée par Claustre *et al.* (1994) pour plusieurs espèces est relativement faible par rapport aux valeurs de C/Chla que nous observons (de 25 à 80, exception faites des dinoflagellés peu représentés dans la zone POMME).

En période hivernale les conditions de développement sont peu favorables pour les cellules autotrophes (voir plus haut) et 18 % du carbone dans la couche superficielle de la colonne d'eau est d'origine phytoplanctonique (Figure 73). Au printemps, la proportion de carbone phytoplanctonique n'augmente quasiment pas à proximité de la surface ($\sim 19\%$) ; la valeur maximale ($\sim 24\%$) est observée à la profondeur de mélange médiane calculée pour la saison, elle traduit la décorrélation observée entre $c_t(555)$ et $a_t(676)$. Cette valeur de 24 % est à nouveau observée, en été, dans le pic de chlorophylle *a*. Elle tend à prouver l'importance du phytoplancton dans le compartiment particulaire, sous la pycnocline, malgré la faiblesse de la biomasse phytoplanctonique caractéristique de cette saison ; à l'inverse, seulement 7 % du carbone de la couche de surface correspond à du carbone d'origine autotrophe en été.

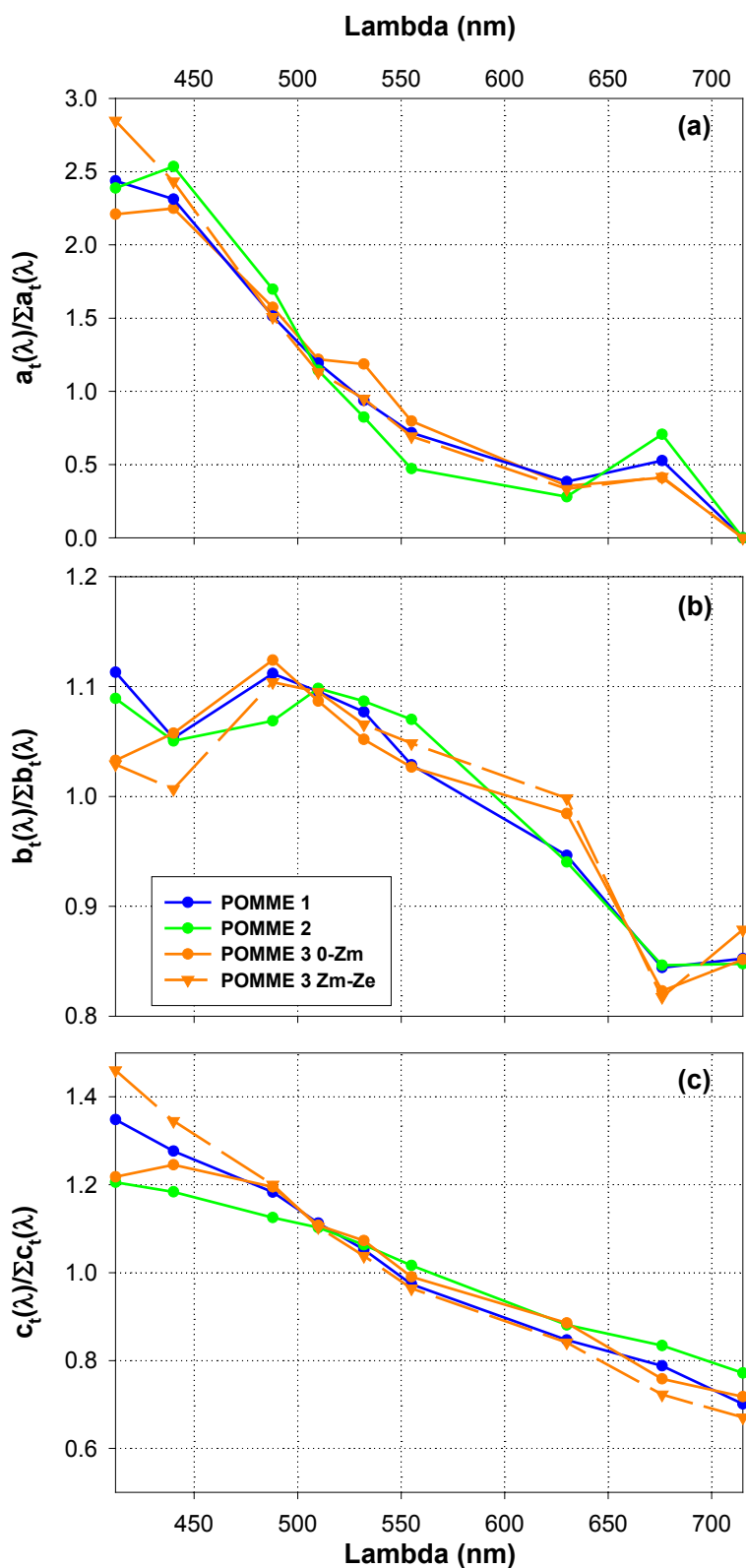


Figure 74. Spectres moyens dans la couche de mélange à chaque saison. Ces spectres ont été normalisés par leur intégrale afin de pouvoir comparer leur forme. (a) Spectres d'absorption, (b) de diffusion et (c) d'atténuation. Pour la campagne POMME 3 le spectre observé entre la pycnocline et la profondeur euphotique a été tracé (ligne pointillé et triangles).

V.3.2. Caractéristiques spectrales des IOP

Les spectres moyennés dans la couche de mélange et normalisés par leur intégrale sont aussi des indicateurs d'une éventuelle modification qualitative du stock particulaire à chaque saison (Figure 74).

V.3.2.a - Absorption

Le spectre d'absorption caractéristique des conditions hivernales est le plus monotone : le coefficient d'absorption normalisé ne cesse de décroître de 412 nm à 630 nm ; seule la bande d'absorption de la chlorophylle à 676 nm est perceptible.

Au printemps, ce spectre présente des caractéristiques identifiant une contribution phytoplanctonique plus marquée. Les coefficients normalisés sont les plus élevés dans le bleu (440 et 488 nm) et dans le rouge (676 nm) et les plus faibles à 510 et 630 nm.

En été, les caractéristiques spectrales de l'absorption peuvent être globalement séparées en deux catégories selon l'origine des spectres analysés. Sous la pycnocline, l'absorption augmente significativement à 412 nm, ce qui révèle la contribution de CDOM en profondeur (voir précédemment). Dans la couche superficielle, l'absorption diminue légèrement entre 440 et 412 nm, en accord avec l'observation d'une concentration en CDOM qui diminue fortement. Dans cette couche, on observe un pic d'absorption à 532 nm ; mais les mesures d'absorption sur filtre (GF/F > 0.7 µm) n'ayant pas révélé cette particularité, son origine reste inconnue. Dans la mesure où ce pic ne nous semble pas artificiel, l'hypothèse de particules dans la gamme (0.2 - 0.7 µm) contribuant à l'absorption à 532 nm est celle actuellement retenue.

V.3.2.b - Diffusion / Atténuation

Dans les eaux du cas 1 (océan ouvert), les propriétés optiques inhérentes sont, par définition, dominées par le phytoplancton et les particules biogènes qui sont associées à sa présence (hétérotrophes et détritus). Dans ces conditions, l'absorption par les pigments des organismes photosynthétiques induit des minima « locaux » sur les spectres de diffusion (Stramski *et al.*, 2001).

En hiver, l'impact de l'absorption est principalement visible à 440 nm ; au printemps il s'étend de 440 à 488 nm montrant ainsi l'influence croissante du phytoplancton sur les IOP. En été, sous la pycnocline, la forte proportion de CDOM induit les plus faibles valeurs (relatives) à 440 et 412 nm. Dans la couche mélangée, le spectre présente une forme convexe déjà observée par Babin *et al.*, 2003 dans les eaux du cas 2 ; l'auteur attribue cette

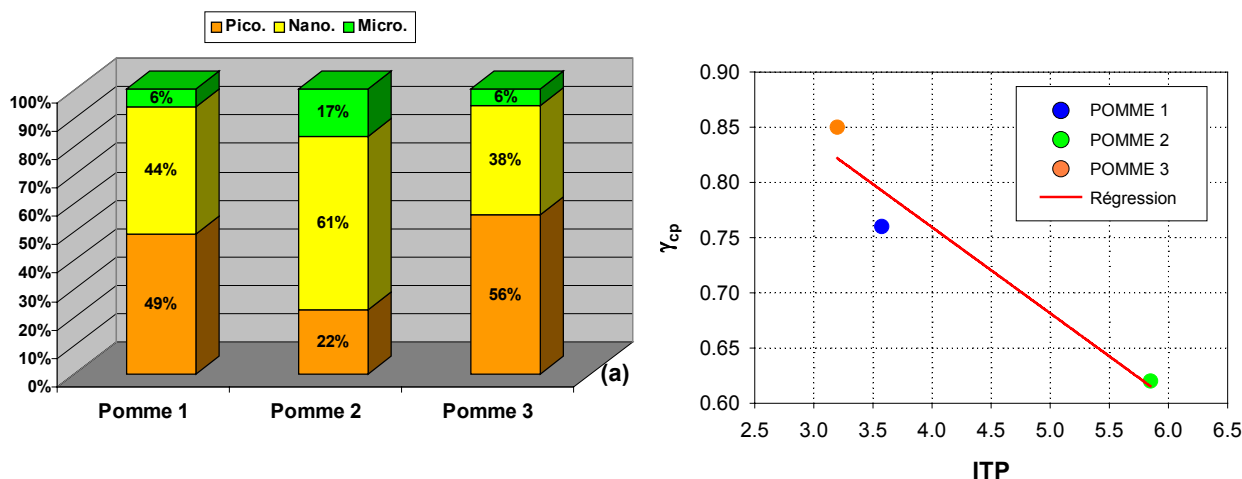


Figure 75. (a) Contribution relative des trois classes de taille du phytoplancton à la biomasse autotrophe occupant la zone euphotique (cf. Sections II.2.2.b). (b) Pente médiane du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}) dans la zone euphotique en fonction de l'indice de taille pigmentaire (ITP). La couleur du point correspond à la campagne qu'il représente. Coefficient de corrélation : (N=3, $R^2=0.94$, $p=0.16$).

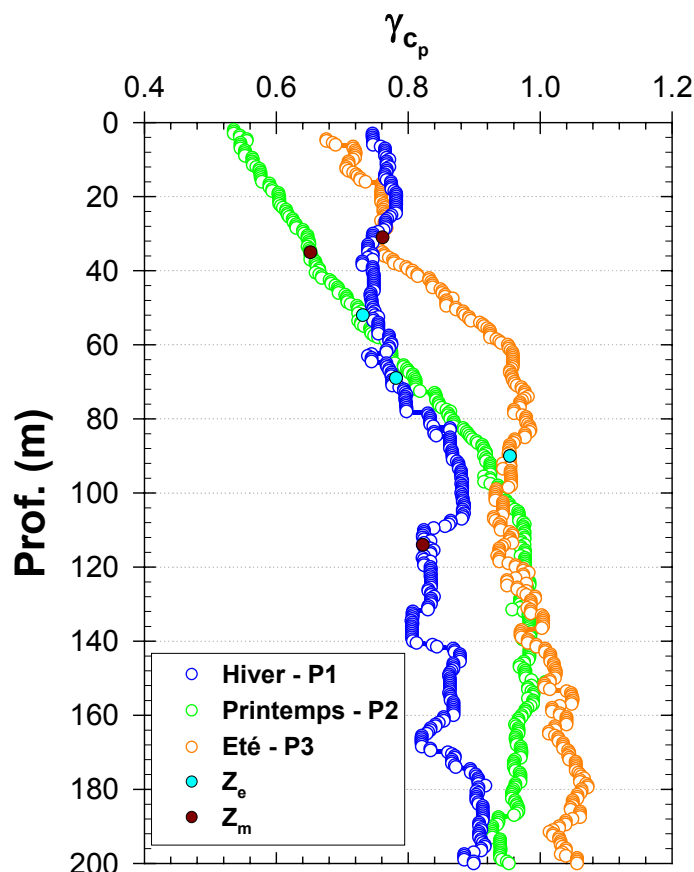


Figure 76. Profils saisonniers médians de la pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}).

diminution de la diffusion dans le bleu à l'absorption par le matériel non phytoplanctonique (organique, minéral et dissous). Dans la couche de surface, en été, il s'agit essentiellement de matériel particulaire (faible CDOM), c'est-à-dire d'hétérotrophes, de détritiques et peut-être de matériel minéral. Notons que, parmi les hétérotrophes, les bactéries et leurs prédateurs (ciliés et flagellés) sont caractérisés par un spectre d'absorption dont le seul pic (dans le visible) se situe vers 410 nm (Morel et Ahn, 1990 ; Morel et Ahn, 1991).

Par définition, le coefficient d'atténuation est la somme des coefficients d'absorption et de diffusion ; sa dépendance spectrale traduit donc les évolutions de l'assemblage particulaire ainsi que les évolutions de [CDOM] (Boss *et al.*, 2001). Ainsi, en été entre Z_m et Z_e , on observe les plus fortes concentrations de [CDOM] et le pic de chlorophylle *a*, à cette saison, est traditionnellement peuplé par du picophytoplancton ; le spectre calculé à cette profondeur présente la plus forte pente (Figure 74c, 1.42). Au printemps, dans la couche de mélange, on s'attend, a priori, à la prédominance de grosses cellules phytoplanctoniques et [CDOM] est faible ; $c_t(\lambda)$ présente la plus faible pente (0.83).

V.3.3. Evolution de la taille moyenne de l'assemblage particulaire

Dans la zone POMME, jusqu'à 24 % du carbone particulaire est du phytoplancton. Or, la composition de la biomasse autotrophe présente des évolutions saisonnières claires (Figure 75a) : le picophytoplancton domine en été (procaryotes : *Prochlorococcus* et *Synechococcus*) et en hiver (petits flagellés verts) ; au printemps on constate un accroissement des classes nano- (flagellés de type *Emiliania*) et microphytoplanctoniques (diatomées) au détriment du picophytoplancton. A cette saison, la communauté phytoplanctonique est donc orientée vers une proportion plus importante de grosses cellules.

La dépendance spectrale de l'atténuation particulaire [$c_p(\lambda)$] est influencée par l'ensemble des particules présentes dans la colonne d'eau, quel que soit leur origine (phytoplanctonique, hétérotrophique ou détritique). γ_{cp} (estimateur de l'exposant de Junge) covarie très clairement avec l'indice de taille pigmentaire du seul phytoplancton (cf. Section II.2.2c). Bien que les particules phytoplanctoniques soient minoritaires dans la colonne d'eau (moins de 24 % du carbone particulaire), cette constatation tend à prouver que leur distribution de taille pourrait, dans la mesure où la biomasse végétale représente le premier maillon du réseau trophique, influencer la structuration en taille de l'ensemble de l'assemblage particulaire.

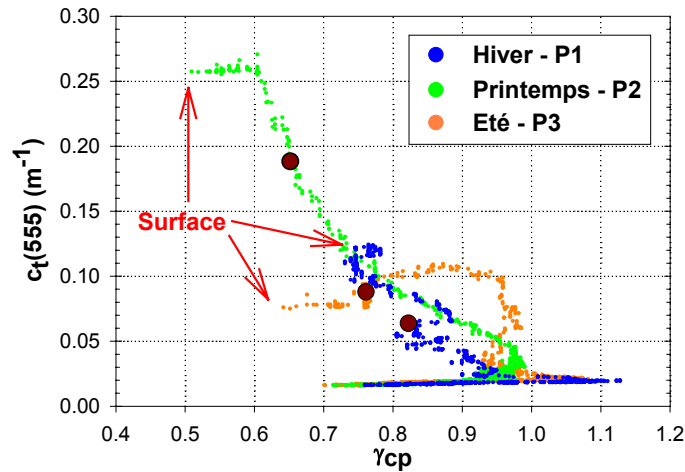


Figure 77. Coefficient d'atténuation particulaire à 555 nm en fonction de la pente du spectre d'atténuation particulaire. Sur chaque set de données, le point rouge sombre correspond à la profondeur de couche mélangée.

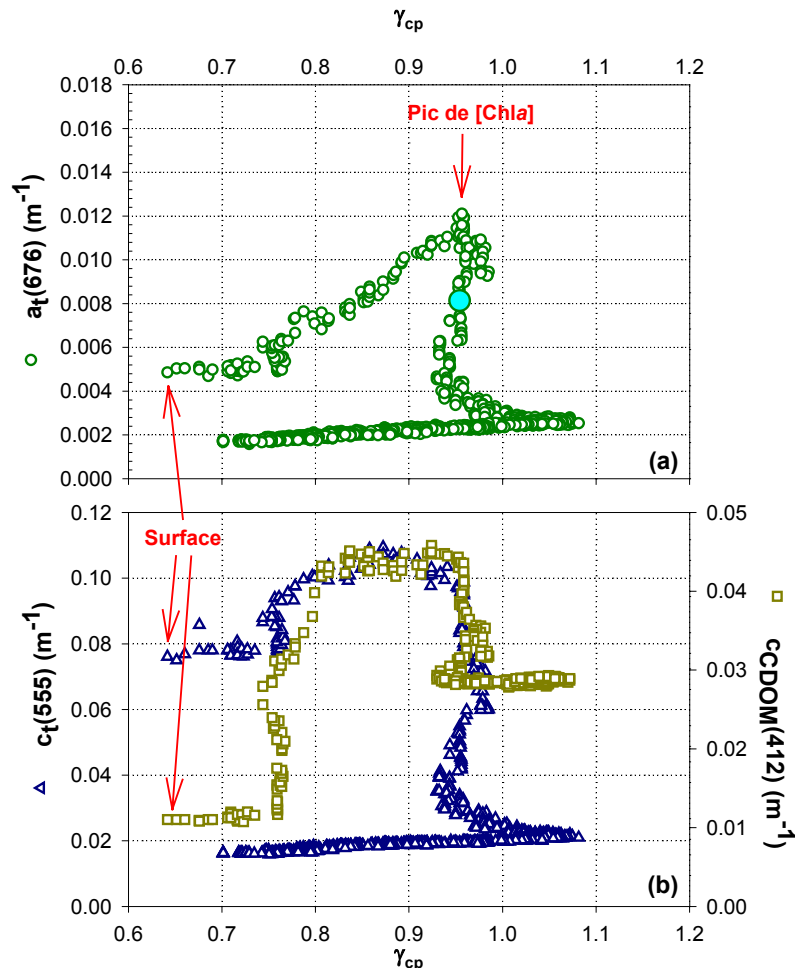


Figure 78. (a) Coefficient d'absorption à 676 nm (estimateur de [Chla]) en fonction de la pente du spectre d'atténuation particulaire. Le point bleu correspond à la profondeur euphotique. (b) Coefficient d'atténuation particulaire à 555 nm (estimateur de [TPC]) et coefficient d'atténuation par la matière organique dissoute coloré (CDOM) à 412 nm en fonction de la pente du spectre d'atténuation particulaire.

Globalement γ_{cp} varie dans un intervalle compris entre 0.5 et 1.1 (Figure 76) ce qui correspond à un exposant de Junge de 3.5-4.1, valeurs dans la gamme de celles publiées pour des particules marines (Morel, 1973 ; Diehl et Haardt, 1980 ; Twardowski *et al.*, 2001).

En hiver γ_{cp} est relativement constant (0.7-0.9) dans la couche 0-200 m (épaisseur de la couche de mélange moyenne). Au printemps, le profil présente une décroissance monotone de la contribution des grosses particules entre la surface et 100 m, les valeurs de γ_{cp} se situant dans l'intervalle 0.53 - 0.96. Au delà de 100 m, la pente du spectre d'atténuation particulaire se stabilise autour de 0.94.

Pendant l'été, la couche superficielle contient un stock de particules dont la distribution de taille est faiblement variable (γ_{cp} de 0.64 à 0.76). Sous la pycnocline γ_{cp} augmente rapidement jusqu'à une valeur proche de 1 à la base de la zone euphotique. Cette valeur révèle que l'assemblage particulaire dans cette couche (phytoplancton mais également autres particules) est globalement caractérisé par une plus forte dominance des petites particules

V.3.3.a - Distribution de taille des assemblages particulaires

Lorsque $c_t(555)$ (estimateur de [TPC]) et γ_{cp} sont comparés à chaque saison (Figure 77), les caractéristiques suivantes émergent : (1) Dans la couche superficielle, hormis en été, plus la concentration en carbone particulaire est élevée, plus il y a de grosses particules. (2) Sous la pycnocline, en hiver et en été, γ_{cp} atteint des valeurs proches de 1.1 révélatrices d'une forte proportion de petites particules dans le matériel rencontré en profondeur. Au printemps, γ_{cp} est systématiquement inférieur à 1 sur l'ensemble de la colonne d'eau ; le matériel en profondeur est donc composé d'une part plus importante de grosses particules.

V.3.3.b - Eté : Nature des stocks et taille des particules

L'analyse particulière, pour la période estivale, de la relation entre l'index de taille (γ_{cp}) et les grands stocks biogéochimiques ([Chl*a*], [TPC], CDOM) nous permet de dégager un certain nombre d'inférences quant aux processus régissant la répartition de ces stocks.

γ_{cp} est très peu variable (autour de 0.95) sous le maximum de biomasse végétale [pic de $a_t(676)$], y compris en deçà de la profondeur euphotique (Figure 78a). L'assemblage particulaire sous le maximum profond de chlorophylle garde donc la même organisation en terme de structure de taille ; cette observation tend à confirmer que la diminution des stocks

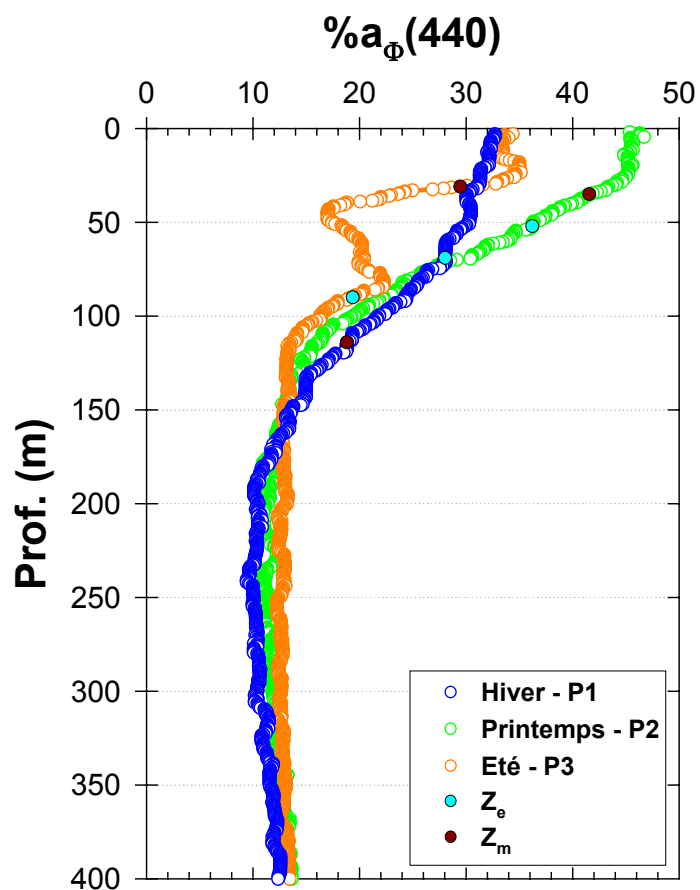


Figure 79. Profils médians de la proportion d'absorption par les pigments phytoplanctoniques à 440 nm.

observés sous ce maximum résulte d'une dilution progressive du même assemblage de particules (Loisel et Morel, 1998).

Comme nous l'avons déjà observé sur la figure 70b, les maxima d'atténuation par le matériel particulaire [$c_t(555)$] et par le CDOM [$c_{CDOM}(412)$] sont coïncidents (Figure 78b). De plus, ces maxima correspondent à une certaine variabilité de γ_{cp} (entre 0.80 et 0.97). On peut donc considérer que plusieurs assemblages particulaires présentant des distributions de taille différentes sont associés aux maxima de [TPC] et CDOM. Cela pourrait renforcer l'hypothèse d'une **multiplicité de sources dans la production du CDOM** : du phytoplancton (taille moyenne) et des organismes brouteurs (plus gros) pour produire le carbone organique dissous servant de substrat aux bactéries (plus petites) qui produisent le carbone organique dissous coloré. Précisons toutefois que nos données (et les connaissances actuelles) ne permettent pas de conforter ou d'infirmer cette hypothèse.

V.3.4. Absorption phytoplanctonique

V.3.4.a - Part de l'absorption phytoplanctonique à l'absorption totale à 440 nm

L'algorithme de déconvolution permettant de séparer les contributions algale et non algale (détritus, hétérotrophes et CDOM) de l'absorption totale (cf. Section III.2.3), a été appliqué aux profils d'absorption saisonniers : la répartition verticale de la proportion de l'absorption (à 440 nm) attribuable à la biomasse phytoplanctonique [$\%a_{\phi}(440)$] peut ainsi être analysée (Figure 79).

Sur la base de ce critère, la colonne d'eau est séparée en deux quel que soit la saison : la couche 0-150 m où $\%a_{\phi}(440)$ présente une forte variabilité saisonnière [entre 12 et 45 % de $a(440)$] ; la couche sous-jacente dans laquelle l'absorption par les pigments phytoplanctoniques ne représente plus que ~10 % de l'absorption totale. Notons que cette valeur de 10 % est peu significative étant donné la faiblesse du signal d'absorption à cette profondeur (les mesures pigmentaires discrètes ne révèlent d'ailleurs plus de trace de pigments sous 200 m).

Conformément aux observations précédentes, c'est au printemps dans la couche de mélange que la plus forte signature phytoplanctonique est observée [$\%a_{\phi}(440) = 46\%$] ; cette contribution décroît ensuite de façon monotone sous Z_m . En hiver, $\%a_{\phi}(440)$ n'est que de ~30% en surface et décroît également de façon monotone sous cette couche (les profils d'hivers et de printemps se confondent pratiquement à partir de 70 m).

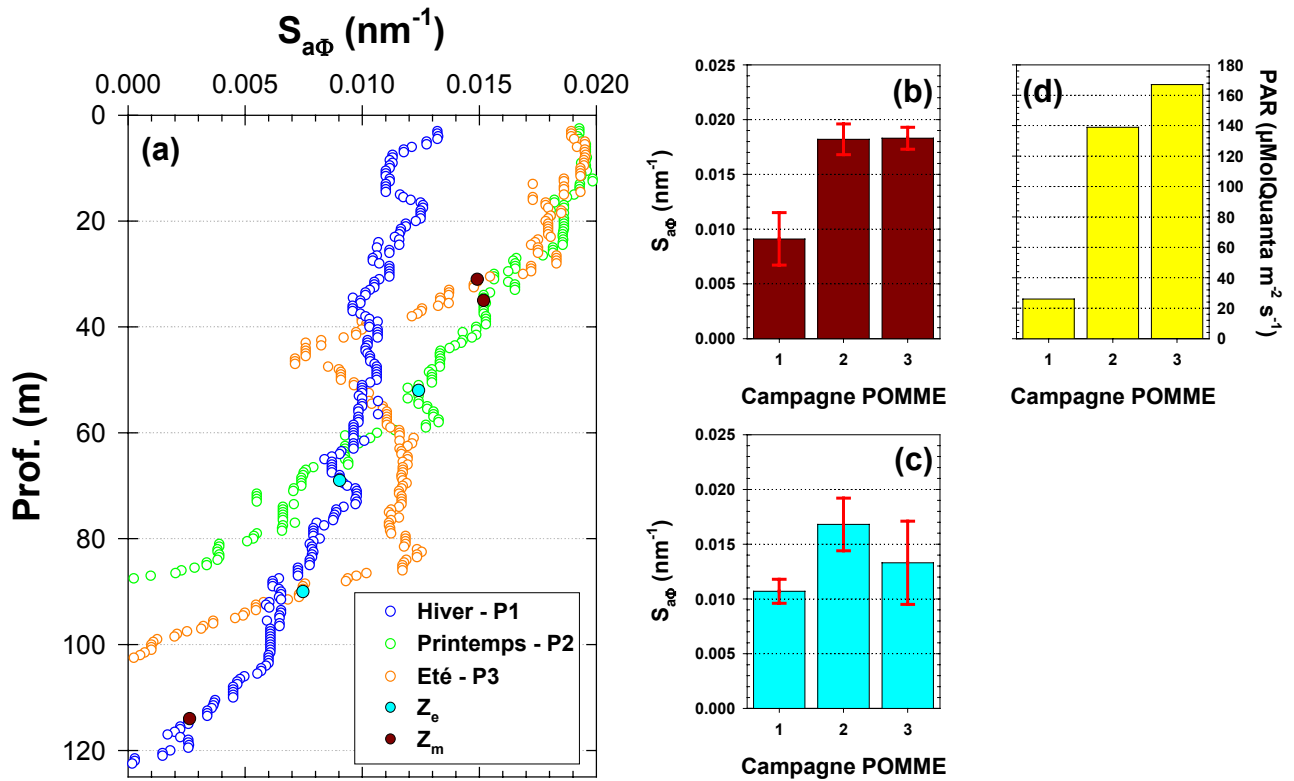


Figure 80. (a) Profils médians de la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique à chaque saison. Les points rouge sombre et bleu clair correspondent respectivement à la position de la profondeur de mélange et de la profondeur euphotique. (b) Valeurs moyennes dans la couche de mélange. (c) Valeurs moyennes dans la zone euphotique. (d) Eclairement moyen dans la couche de mélange.

En été le profil de % $a_{\Phi}(440)$ révèle essentiellement les distributions différenciées sur la verticale entre l'absorption algale et le CDOM. Un minimum relatif (17 %) de % $a_{\Phi}(440)$ est observé à 45 m et correspond au début du maximum de CDOM alors que la biomasse algale est encore faible. Le maximum relatif vers 80 m correspond à une faible valeur de CDOM alors que l'absorption algale est encore significative. La valeur moyenne >30% en surface, alors que [Chl a] est inférieure à 0.1 mg m⁻³, résulte essentiellement de la très faible contribution du CDOM dans cette couche.

V.3.4.b - Adaptation pigmentaire ($S_{a\Phi}$)

Rappelons que la pente de la dépendance spectrale du coefficient d'absorption phytoplanctonique entre 488 et 532 nm ($S_{a\Phi}$) traduit les évolutions relatives des pigments caroténoïdes accessoires (photosynthétiques ou photoprotectants) dans la cellule autotrophe (cf. Section IV.3.3.d).

En premier lieu, il est important de noter qu'une comparaison inter saisonnière de la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique est limitée étant donné l'évolution de la communauté autotrophe (Figure 75a) et la variabilité de la relation entre $S_{a\Phi}$ et le rapport pigments photoprotectants sur pigments photosynthétiques (PPC/PSC) (cf. Section IV.3.3.d).

Les plus faibles valeurs de $S_{a\Phi}$ sont observées en hiver : la pente décroît progressivement depuis la surface (~0.013 nm⁻¹) jusqu'à une valeur nulle vers 120 m. La profondeur de mélange (Z_m) étant plus élevée que la profondeur euphotique (Z_e), la valeur moyenne dans la couche mélangée est plus faible et plus variable que dans la couche euphotique : respectivement 0.009 nm⁻¹ (\pm 0.024) et 0.011 nm⁻¹ (\pm 0.001) (Figure 80b et 80c). Ces valeurs sont le résultat d'un éclaircissement moyen faible constaté dans la couche de mélange à cette saison (Figure 80d).

L'éclaircissement dans les couches de mélange au printemps et en été est nettement plus élevé qu'en hiver ; les plus fortes valeurs de $S_{a\Phi}$ y sont observées : 0.018 nm⁻¹ (\pm 0.001). Au printemps, la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique continue de diminuer progressivement sous Z_m et atteint une valeur nulle dès 88 m. En été, $S_{a\Phi}$ décroît très rapidement sous la profondeur de mélange jusqu'à un minimum local de 0.007 nm⁻¹ à 45 m. Puis la pente augmente à nouveau dans la masse d'eau contenant les maxima de [TPC] et [Chl a] ; entre 50 et 90 m la valeur de $S_{a\Phi}$ est peu variable, de l'ordre de 0.011 nm⁻¹ (\pm 0.001). Cette distribution non monotone de $S_{a\Phi}$ sous la couche de mélange traduit plus une variabilité

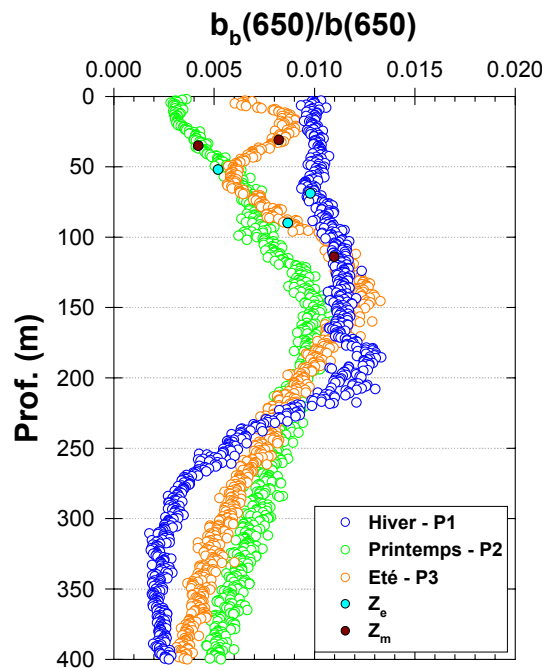


Figure 81. Profils saisonniers médians de \tilde{b}_p à 650 nm. Les points bleu clair représentent la profondeur euphotique (Z_e) et les points rouge sombre la profondeur de la pycnocline (Z_m).

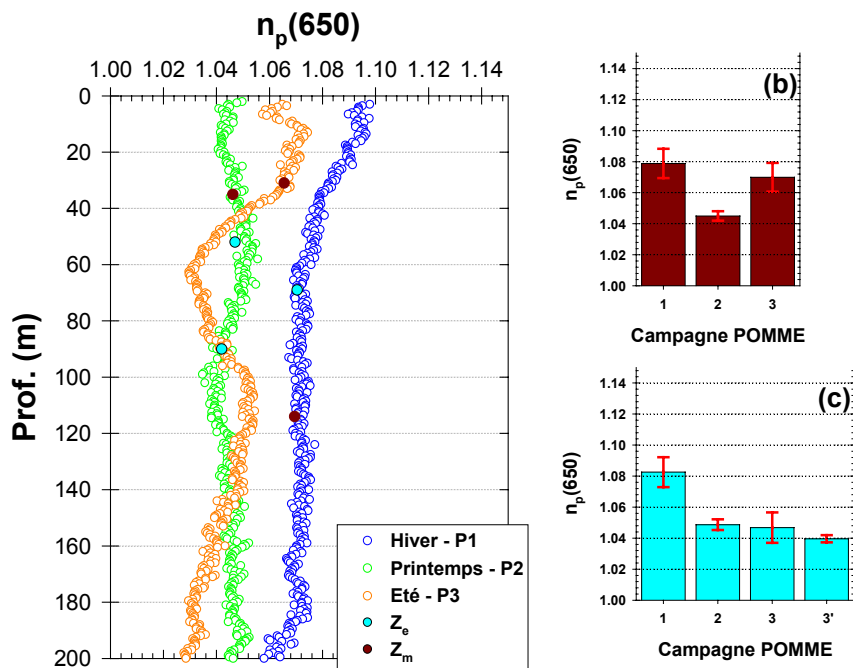


Figure 82. (a) Profils saisonniers de l'indice de réfraction particulaire à 650 nm [$n_p(650)$]. Les points bleu clair et rouge sombre correspondent respectivement à la position de la profondeur euphotique et de couche mélangée. (b) Valeur moyenne de $n_p(650)$ dans la couche mélangée. (c) Valeur moyenne de $n_p(650)$ dans la couche euphotique. En été (POMME 3) les valeurs présentées correspondent à la couche Z_m - Z_e (3) et au niveau du pic de chlorophylle (3').

de la composition des assemblages phytoplanctoniques (pigmentaires) sur la verticale que la réponse photoadaptative d'une même communauté.

Les modifications de la communauté autotrophe à l'échelle saisonnière ne permettent pas de comparer les proportions de photoprotectants entre les communautés présentes à chaque saison. Néanmoins, l'évolution de la pente du spectre d'absorption phytoplanctonique d'une saison à l'autre est concordante avec les variations de l'éclairement dans la couche de mélange.

V.3.5. Matériel particulaire détritique vs vivant

V.3.5.a - Probabilité de rétrodiffusion

Les mesures (non systématiques) de $b_b(650)$ obtenues par l'ECO-VSF ont permis de calibrer les mesures du LSS (plus systématiques) afin de pouvoir calculer le coefficient de rétrodiffusion. Dès lors, l'association des profils de LSS calibrés en b_b et des mesures de b (ac-9) permet d'estimer, à 650 nm, la probabilité de rétrodiffusion $\tilde{b}_b(650)$ ⁸ (Figure 81).

En hiver, la probabilité de rétrodiffusion est la plus élevée des trois saisons étudiées : elle est homogène sur la couche 0-200 m qui correspond globalement à la couche de mélange "moyenne" à cette période. Cette homogénéité de la composition est observée alors que le stock particulaire, estimé par $c_t(555)$ (Figure 67), présente une décroissance relativement régulière entre 0 et 200 m.

Au printemps, $\tilde{b}_b(650)$ est plus faible d'un facteur 2 dans la couche mélangée par rapport aux valeurs hivernales. Il présente une augmentation régulière depuis la surface (0.4 %) jusqu'à 120 m (0.7 %), augmentation de même type que celle observée pour γ_{cp} ou $\%a_{\Phi}(440)$.

Les valeurs de $\tilde{b}_b(650)$ en été sont intermédiaires entre les deux situations précédentes : en surface elles sont proches de celles observées en hiver (0.8 %) alors que sous la pycnocline $\tilde{b}_b(650)$ présente un minimum relatif (0.5 %) vers 50-70 m qui correspond aux pics de matériel particulaire et chlorophyllien. La valeur maximale obtenue à cette saison (0.85 %) est observée entre 100 et 150 m.

⁸ Pour des raisons d'outils graphiques, la notation $\tilde{b}_b(650)$ est parfois remplacée par $b_b(650)/b(650)$.

V.3.5.b - Indice de réfraction du matériel particulaire

L'application du modèle proposé par Twardowski *et al.* (2001) nous a permis, à partir des valeurs de $\tilde{b}_b(650)$ et γ_{cp} , de calculer l'indice de réfraction du matériel particulaire à 650⁹ nm [$n_p(650)$ - Eq. 29, page 31]. Cet indice résulte des contributions respectives des différents types de particules présentes dans le milieu : organismes autotrophes et hétérotrophes vivants, matériel détritique organique ou minéral (calcite ou silice) ou encore matériel minéral lithogénique (apports éoliens).

Entre la surface et 200 m, les valeurs observées présentent une forte variabilité saisonnière : de 1.02 à 1.1 (Figure 82). L'ensemble des valeurs observées est dans la gamme de variations des particules rencontrées en milieu marin (Morel et Bricaud, 1986 ; Aas, 1996 ; Stramski, 1999). L'indice de réfraction le plus élevé caractérise le matériel hivernal (1.08 en moyenne). Dans les 15 premiers mètres sous la surface $n_p(650)$ est maximal (~1.095) puis il diminue jusqu'à une valeur de 1.07 à la base de la couche euphotique et reste ensuite remarquablement constant jusqu'à 180 m.

Au printemps la valeur moyenne de $n_p(650)$ entre 0 et 200 m est 1.052 et bien qu'elle présente de légères oscillations, elle ne varie pas de plus de 0.5 %. Cette valeur est très proche de la valeur centrale de 1.05 généralement caractéristique du phytoplancton (Bricaud *et al.*, 1988). Elle pourrait être révélatrice de l'influence majoritaire de ce matériel sur l'ensemble de la colonne d'eau à cette saison.

En fin d'été, $n_p(650)$ a une valeur moyenne de 1.07 (± 0.01) dans la couche mélangée. Bien qu'elle corresponde à la limite supérieure de l'indice de réfraction des cellules phytoplanctoniques, cette valeur est plus probablement due à la présence de particules non algales (phytoplancton minoritaire dans cette couche). Sous la pycnocline l'indice de réfraction diminue rapidement jusqu'à 1.04 (± 0.002) au niveau du maximum profond de chlorophylle ; puis il augmente à nouveau pour atteindre un maximum relatif au niveau de la limite de la couche euphotique.

V.3.6. Synthèse : Succession saisonnière des assemblages particuliers

Le carbone particulaire présent dans la couche mélangée en hiver est composé de 16 % (± 3) de phytoplancton (Tableau 9) ; sa contribution à l'absorption totale, à 440 nm, est inférieure à 33 %. La valeur de $\tilde{b}_b(650)$, voisine de 1%, est élevée et l'indice de réfraction

⁹ Notons qu'à cette longueur d'onde, la valeur de la partie imaginaire de l'indice de réfraction (n'') est très faible ; l'influence de l'absorption sur l'indice de réfraction est donc négligeable.

global dans cette masse d'eau (1.073) est relativement fort par rapport aux valeurs caractéristiques du matériel vivant (Ahn *et al.*, 1992), valeurs généralement comprises entre 1.035 et 1.06. L'indice de réfraction étant relatif à l'eau (cf. Section I.2.2.b.i), $n_p(650)$ est d'autant plus élevé que la proportion d'eau dans la particule est faible. Il est ainsi généralement plus élevé pour le matériel minéral que pour le matériel organique qui contient généralement plus de 50 % d'eau (Figure 7 dans Babin *et al.*, 2003).

Ces observations convergent pour indiquer que le matériel vivant (algal et microhétérotrophes) n'est pas majoritaire et qu'un autre type de matériel, faiblement hydraté, contribue significativement aux signaux « biooptiques » observés. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées : d'une part des fragments de cellules ou des cellules lysées, c'est-à-dire ayant perdu leur contenu cytoplasmique riche en eau pourraient être à l'origine des valeurs de $n_p(650)$ plus élevées ; en effet l'indice de réfraction d'une cellule vidée de son eau (masse sèche) est de l'ordre de 1.15 (Tableau VIII dans Aas, 1996). D'autre part la présence de coccolithes détachés ($n \sim 1.2$) pourrait également être à l'origine d'un indice sensiblement plus élevé que la valeur attendue pour du matériel biogène ; néanmoins, la faible valeur de $b^*_{Chla}(555)$ tend à prouver que cette contribution, s'il elle s'avérait vérifiée, resterait minime. Nous retiendrons donc l'hypothèse d'une **forte proportion de matériel organique dégradé dans l'assemblage particulaire** de la colonne d'eau en hiver.

Au printemps le stock particulaire subit une importante réorganisation de sa composition. La biomasse phytoplanctonique augmente (21 % du carbone particulaire ; ± 2) et absorbe 45 % de l'énergie lumineuse disponible¹⁰ dans la couche à 440 nm. D'après les valeurs de γ_{cp} , la taille des particules augmente de façon continue jusqu'à la surface et ces (grosses) particules ne rétrodiffusent que 0.33 % (± 0.04) des photons. L'indice de réfraction moyen de 1.046 (± 0.003) est typique de matériel biogène, en particulier des diatomées (Stramski et Mobley, 1997) dont on attend un développement à cette période. La valeur de $S_{a\Phi}$ est d'ailleurs similaire à celle calculée par Eisner *et al.* (2003) en surface pour une population dominée par ce groupe phytoplanctonique.

Cependant, en moyenne sur l'ensemble de la zone POMME, les analyses pigmentaires discrètes ne mettent pas en évidence la dominance de fucoxanthine, pigment spécifique des diatomées ; en effet, si des stations particulières ont été caractérisées par des "floraisons" de ce groupe phytoplanctonique (voir plus loin), le développement de nanophytoplancton

¹⁰ Le terme disponible se réfère au flux lumineux qui n'a pas été absorbé par l'eau.

(caractérisé par le pigment 19'-HF) est plutôt la règle générale sur la zone (61 % dans la zone euphotique). *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyte) appartient à cette classe de taille, mais dans la mesure où ni l'indice de réfraction ni la probabilité de rétrodiffusion n'augmentent, on peut raisonnablement conclure que le développement phytoplanctonique printanier n'était pas associé à des concentrations suffisantes d'*Emiliana huxleyi* et surtout de leurs coccolithes détachés pour modifier de manière perceptible ces propriétés optiques.

D'après des mesures menées sur des cultures monospécifiques (Ahn *et al.*, 1992), la valeur de $n_p(650)$ (1.046 ; \pm 0.003) est relativement courante pour des espèces dont le diamètre moyen est supérieur à quelques micromètres. Il semble donc que **la couche de surface** pendant **POMME 2** soit le siège d'un développement de communautés phytoplanctoniques associant **majoritairement des flagellés nus** à une **proportion plus faible de diatomées**.

L'été est la saison où le stock particulaire présente la plus forte variabilité sur la verticale ; la pycnocline semblant jouer le rôle d'une frontière entre deux systèmes différents.

Entre la surface et Z_m , seulement 7 % (\pm 0) du carbone est d'origine phytoplanctonique mais les pigments restent responsables de 34 % (\pm 1) de l'absorption à 440 nm. Cette valeur, proche de celle observée en hiver, est essentiellement due à la diminution de 48 % de l'atténuation par le matériel organique dissous coloré (CDOM) entre ces deux périodes. La pente du spectre d'atténuation ainsi que $\tilde{b}_b(650)$ conduisent à estimer un indice de réfraction voisin de 1.074 (\pm 0.010) peu représentatif d'un assemblage dominé par des cellules autotrophes. Ici encore la **présence de détrit**us à indice plus élevé où de **particules minérales** (apports éoliens, plus que coccolithes à cette saison) s'accumulant dans la couche de surface peut être avancée. Cependant, l'absence d'absorption à 676 nm et la dépendance spectrale des coefficients d'absorption et de diffusion caractérisant les organismes hétérotrophes tels que les **flagellés** ou les **ciliés** pourrait aussi expliquer l'évolution de certaines grandeurs optiques [forme de $b_t(\lambda)$, valeurs de $C/Chla$ et $b_{Chla}^*(555)$].

Sous la pycnocline, la faible valeur de $b_{Chla}^*(555)$ ainsi que la diminution du diamètre moyen mettent en évidence un **peuplement majoritaire de picophytoplancton** associé au maximum profond de chlorophylle ; les mesures pigmentaires ont révélé qu'il représentait 58 % de la biomasse autotrophe en accord avec des observations analogues dans des régimes

oligotrophes stratifiés (McManus et Dawson, 1994 ; Chung *et al.*, 1998 ; Claustre *et al.*, 1999).

V.4) Résumé : Influence du cycle saisonnier sur l'évolution des assemblages particuliers

Les 80 stations prospectées pendant les premiers legs de chaque campagne POMME ont permis d'établir un profil médian pour les trois saisons : hiver, printemps et été. Bien que ces profils lissent la variabilité à moyenne échelle, ils ont l'avantage de générer une information « robuste » sur laquelle la mise en évidence de la variabilité saisonnière peut s'appuyer.

En **hiver** les **conditions météorologiques** sont responsables de **mouvements convectifs forts** qui homogénéisent la colonne d'eau sur des profondeurs allant jusqu'à 230 m et assurent ainsi une concentration élevée de nutriments dans la couche mélangée ; ce stock est peu consommé car les positions relatives de Z_m et Z_e induisent un **éclairage moyen** dans la couche de mélange **trop faible** pour permettre un développement phytoplanctonique. Néanmoins, entre 40 et 45° N dans l'Atlantique Nord, l'imagerie satellite a montré que [Chl a] pouvait significativement dépasser sa valeur médiane dès le début du mois de février (Siegel *et al.*, 2002). Ces débuts de floraison sont rendus possibles par la diminution temporaire des forçages par le vent (Townsend *et al.*, 1994), mais l'efflorescence est stoppée dès que ces conditions favorables disparaissent. La matière végétale commence alors à se dégrader et génère du **matériel détritique**, très probablement moins riche en eau (indice de réfraction élevé), ainsi qu'une forte proportion de **petites particules** (exposant de Junge élevé). Ces **développements phytoplanctoniques « ponctuels »** pourraient entretenir une population **hétérotrophe** qui sera « en place » dans la colonne d'eau lorsque le réchauffement printanier et la stabilisation de la couche superficielle autoriseront éventuellement la floraison printanière principale (Banse et English, 1994).

Au **printemps**, la colonne d'eau se **stratifie** et le stock de nutriments n'a pas ou peu été entamé par le fonctionnement du système hivernal. La croissance du phytoplancton devient possible mais la **biomasse chlorophyllienne** semble **limitée par** la présence dans le milieu d'**organismes hétérotrophes**. Néanmoins la **communauté autotrophe modifie** fortement **l'ensemble des propriétés optiques** de la colonne. En particulier, la prédominance

Tableau 9. Résumé des caractéristiques hydrologiques et biogéochimiques de la couche de mélange à chaque saison ; la moyenne de l'écart à la médiane est présentée entre parenthèse. La biomasse phytoplanctonique étant localisée sous la **pycnocline** en été, les caractéristiques de la masse d'eau entre Z_m et Z_e ont été ajoutées pour la campagne POMME 3.

	POMME 1	POMME 2	POMME 3	POMME 3
	(0-Z_m)	(0-Z_m)	(0-Z_m)	(Z_m-Z_e)
Z_m (m)	114 (28)	35 (62)	31 (29)	
Z_e (m)	69 (10)	52 (6)	90 (11)	
PAR(0⁺) ($\mu\text{MolQuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	196 (93)	442 (224)	332 (242)	
[Chla] (mg m^{-3})	0.25 (0.06)	0.53 (0.01)	0.10 (0.01)	0.25 (0.06)
[TPC] (mg m^{-3})	81 (8)	142 (9)	73 (1)	76 (7)
$c_{\text{CDOM}}(412)$ (m^{-1})	0.027 (0)	0.025 (0)	0.014 (0.004)	0.038 (0.006)
$b^*_{\text{Chla}}(555)$ ($\text{m}^2 \text{mgChla}^{-1}$)	0.35 (0.02)	0.44 (0.05)	0.72 (0.04)	0.32 (0.15)
C/Chla	346 (67)	266 (19)	765 (39)	336 (126)
C_{Φ} (%)	16 (3)	21 (2)	7 (0)	18 (5)
$a_{\Phi}(440)$ (%)	28 (4)	45 (1)	34 (1)	20 (2)
$S_{a\Phi}$ (nm^{-1})	0.009 (0.002)	0.018 (0.001)	0.018 (0.001)	0.011 (0.002)
γ_{cp}	0.79 (0.05)	0.59 (0.04)	0.73 (0.03)	0.90 (0.08)
$\tilde{b}_b(650)$ (%)	1.03 (0.05)	0.35 (0.05)	0.80 (0.09)	0.70 (0.09)
$n_p(650)$	1.08 (0)	1.05 (0)	1.07 (0.01)	1.05 (0.01)
pico- (%)	50 (0)	19 (0)	68 (0)	53 (0)
nano- (%)	44 (0)	65 (0)	28 (0)	43 (0)
micro- (%)	6 (0)	16 (0)	4 (0)	4 (0)

du nano et microphytoplancton influence la distribution de taille des particules sur une grande partie de la colonne d'eau (y compris en profondeur) ; la valeur de l'indice de réfraction laisse « peu de place » au matériel détritique et indique plutôt une **forte proportion de matériel vivant** riche en eau (autotrophes et hétérotrophes).

En été, l'intensité du gradient de densité conduit à l'établissement de **deux systèmes** de part et d'autre de la pycnocline. L'épuisement des nutriments en surface rend la croissance phytoplanctonique difficile et la **couche de mélange** est alors caractérisée par du matériel fortement carboné (**bactéries, ciliés, flagellés, détritiques**, etc.). Le phytoplancton se développe alors **sous la pycnocline** ; le **picoplancton** étant le plus adapté à ce type de conditions, il devient **majoritaire**. La présence de ce stock végétal à cette saison peut être comparée à une oasis dans la colonne d'eau pour les organismes herbivores. L'activité de broutage du phytoplancton pourrait alors être à l'origine de carbone organique dissous servant de substrat à une production bactérienne conséquente qui permettrait de produire du CDOM. Cette production étant localisée sous la couche mélangée, elle contribue à une **accumulation** forte de **matière organique dissoute colorée**. Les interactions pressenties ici n'ont pas été directement mesurées (production de DOC, transformation en CDOM, etc.) mais les différentes observations biooptiques ainsi que d'autres travaux (Strom *et al.*, 1997 ; Nelson *et al.*, 1998 ; Rochelle-Newall et Fisher, 2002) renforcent l'idée selon laquelle d'**autres** compartiments **que le phytoplancton** contribuent à la **production de CDOM**.

Cette zone de l'Atlantique Nord montre donc une évolution saisonnière forte du matériel particulaire vivant (autotrophes et hétérotrophes) et détritique. Néanmoins, ces considérations sont révélées par des valeurs médianes obtenues sur une zone choisie pour sa forte variabilité à moyenne échelle. Pour prendre en compte l'influence éventuelle des structures méso-échelles (tourbillons cycloniques, anticycloniques, zones frontales) sur les différents compartiments de la colonne d'eau (autotrophe, hétérotrophe, détritique et dissous), il convient maintenant d'apprécier cette variabilité spatiale au sein de la région POMME.

Chapitre VI

VI / Variabilité méso-échelle des propriétés biooptiques et biogéochimiques dans la zone d'étude

Le chapitre précédent nous a permis de mettre en évidence l'influence des forçages météorologiques saisonniers sur les conditions hydrodynamiques et la réponse à ces forçages des stocks particulaires et dissous, tant d'un point de vue quantitatif que qualitatif. Les différentes structures tourbillonnaires présentes dans la zone d'étude contribuent à modifier l'hydrodynamisme local ; elles sont donc elles aussi à l'origine d'un autre type de forçage.

Dans l'hémisphère nord, les **tourbillons anticycloniques** (rotation de la masse d'eau dans le sens horaire) sont caractérisés par une **accumulation des eaux de surface au centre** de la structure (transport d'Eckman) ; il en résulte une anomalie positive de niveau de la mer, une plongée de la masse d'eau accumulée et un approfondissement de la couche de mélange. Les **tourbillons cycloniques** sont caractérisés par le phénomène inverse qui implique alors une **remontée d'eau (et de la pycnocline) en leur centre** et un apport de nutriments dans la zone euphotique. Ces phénomènes sont couramment observés (McGilliguddy *et al.*, 1998 ; McGilliguddy *et al.*, 1999 ; Mizobata *et al.*, 2002)) ou reproduit par des modèles (Smith *et al.*, 1996 ; McGilliguddy *et al.*, 2003). D'un point de vue biogéochimique, les variations de la pycnocline ont potentiellement deux répercussions importantes :

- la variation de sa profondeur a un effet direct sur l'éclairement moyen dans la couche de mélange (cf. Section V.1.2), paramètre essentiel pour la croissance phytoplanctonique.
- l'intensité du gradient de densité associé à cette pycnocline facilite plus ou moins les échanges par diffusion (notamment de nutriments) entre les couches profondes et de surface.

La proximité (et l'interaction) de deux tourbillons (cyclonique et anticyclonique) est à l'origine de la création de zones de très forts gradients des propriétés hydrologiques et biogéochimiques. Ces zones, dites frontales, sont caractérisées par l'absence de masse d'eau homogène en surface : le profil de densité est perturbé et ne présente pas de pycnocline forte. Dans ces zones, les échanges entre les différentes masses d'eau sont élevés (Pollard et Regier, 1992).

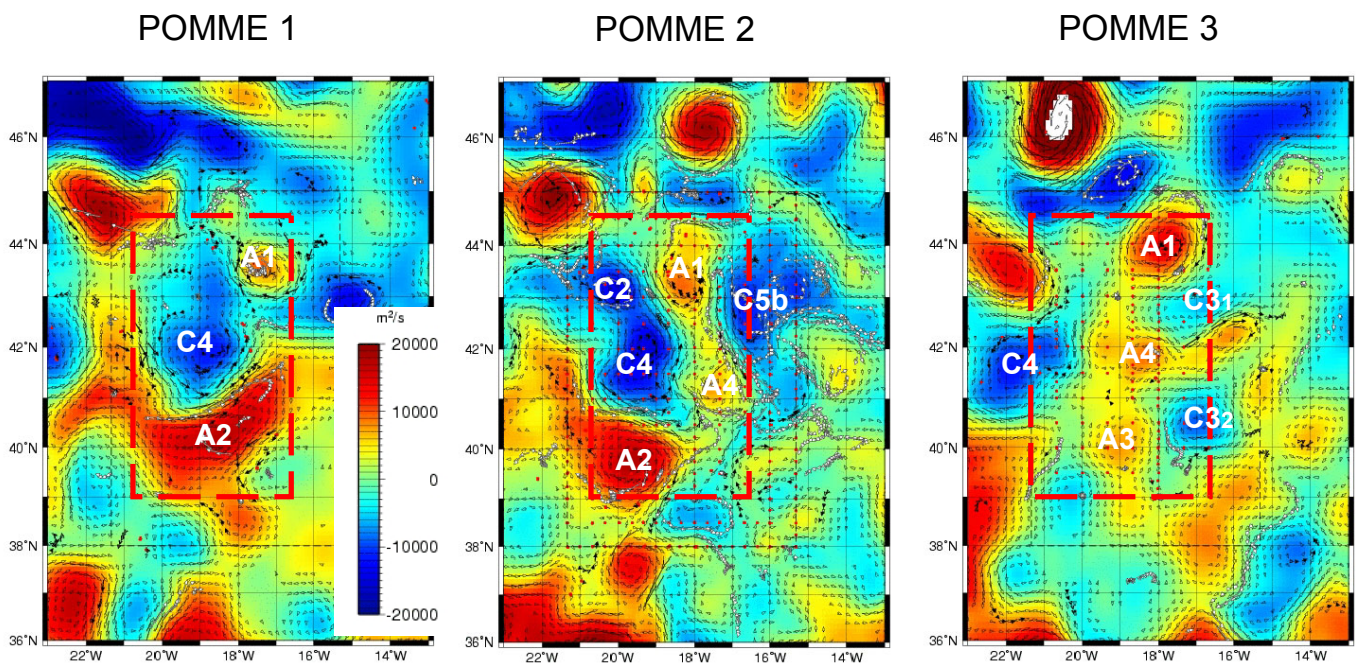


Figure 83. Réanalyse des fonctions de courant à 100 m calculées par le modèle régional SOPRANE (Assenbaum *et al.*, 2001). Chaque carte correspond à la situation centrée sur une date donnée : 7 février 2001 (POMME 1), 4 avril 2001 (POMME 2), 5 septembre 2001 (POMME 3). Les structures cycloniques apparaissent en bleu et les structures anticycloniques en rouge. Le rectangle pointillé rouge délimite la zone prospectée, dans le cadre de cette étude, pendant les leg1.

Comprendre l'influence de ces particularités hydrodynamiques (tourbillons, zones frontales) sur la quantité et la qualité du matériel présent dans la couche superficielle était une des attentes du programme POMME. Le chapitre qui suit tentera de mettre en évidence et d'expliquer les liens entre le forçage physique associé à ces structures et la réponse enregistrée au niveau du matériel biogène. Nous apprécierons dans un premier temps la **répartition horizontale des variables biogéochimiques en fonction de la position des structures tourbillonnaires**. Nous essaierons ensuite de dégager une "**typologie**" **biogéochimique de ces structures (cycloniques, anticycloniques et frontales) à chaque saison**. Enfin, certaines **stations** identifiées par leurs **particularités hydrologiques et/ou biogéochimiques** seront également **analysées en détail**. L'ensemble de ces analyses devraient finalement nous permettre d'apprécier la gamme de variabilité spatiale des propriétés biooptiques et biogéochimiques sur la zone POMME. Elle complète ainsi l'étude saisonnière précédente où cette variabilité spatiale avait été ignorée en moyennant les différentes propriétés à l'échelle de la zone.

VI.1) Circulation à moyenne échelle et répartition des variables biogéochimiques

VI.1.1. Localisation des structures tourbillonnaires : résultats d'analyse des modèles

Les données physiques acquises sur l'ensemble du réseau sont utilisées pour contraindre le modèle régional SOPRANE qui fournit, en temps quasi réel, une vue synoptique des fonctions de courant à une profondeur déterminée. Ces informations ont notamment servi au positionnement du bateau dans des structures "types" lors des études de processus des deuxièmes leg. Depuis la fin des opérations à la mer, l'obtention de nouvelles données (bouées, mouillages, etc.) a permis une réanalyse par le modèle SOPRANE permettant d'obtenir des cartes a priori plus réalistes (Figure 83).

En hiver la zone d'étude est principalement marquée par la présence de deux grosses structures. Le tourbillon anticyclonique A2 influence toute la largeur de la zone autour de 40°N et la structure cyclonique C4 s'étend entre 41°30'N et 43°30'N le long du méridien 19°W. Un tourbillon anticyclonique (A1) d'extension plus faible occupe le coin nord-est de la zone.

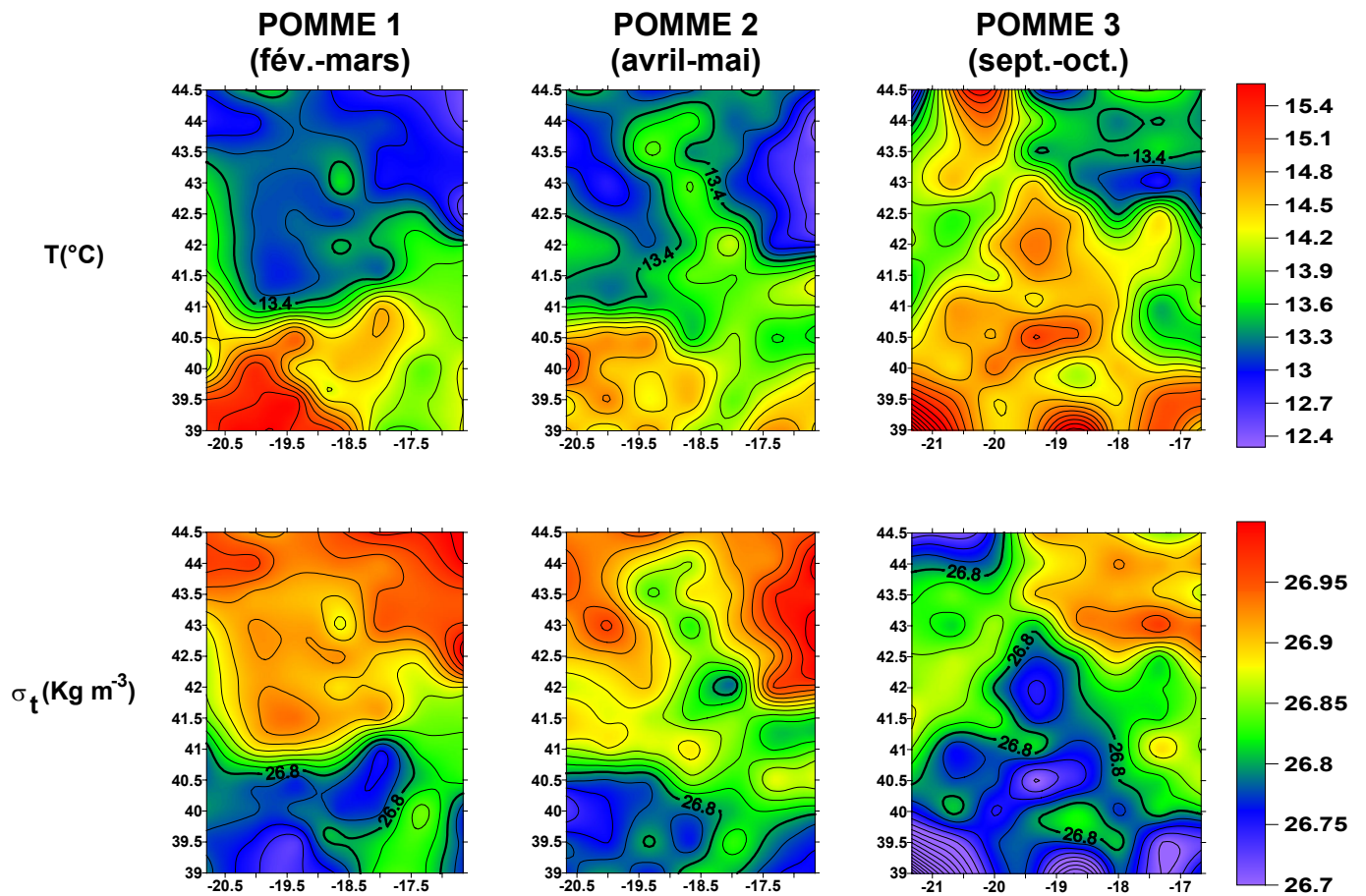


Figure 84. Variabilité spatiale de la température et excès de densité entre 80 et 120 m (valeur médiane) à chaque saison. Même échelle pour chaque saison. L'isotherme 13.4 $^{\circ}\text{C}$ et l'isopycne 26.8 Kg m^{-3} sont représentés par un trait noir épais afin d'apprécier leur évolution saisonnière.

Au printemps, la variabilité méso-échelle s'intensifie, notamment par l'incursion de trois structures supplémentaires, essentiellement dans la partie sud-est de la zone (C2, C5B et A4). L'augmentation du nombre de tourbillons accroît la complexité de la circulation à 100 m. Au sud de 41°N, le tourbillon anticyclonique A2 s'intensifie et est advecté dans le coin sud ouest du rectangle POMME. Au nord de cette latitude, la région à l'ouest de 19°W est dominée par deux tourbillons cycloniques (C2 et C4) alors que A1 et A4 (anticycloniques) dominent la circulation à l'est. La structure cyclonique C5B influence le bord est de la zone d'étude.

Pendant la saison estivale, l'activité tourbillonnaire décroît significativement. La principale structure anticyclonique (A2) observée lors de POMME 1 et 2 a disparu de la région et le tourbillon cyclonique C4 est déporté sur le bord ouest avec une intensité plus faible. Le tourbillon anticyclonique A1, au nord (44°N, 18°W), présente la plus forte intensité à cette saison ; cette intensité reste toutefois inférieure à celle observée dans les grosses structures en hiver et au printemps.

A chaque saison, la présence de structures cycloniques et anticycloniques méso-échelles divise le rectangle POMME en deux à trois zones bien délimitées. Celles-ci créent, a priori, des conditions plus ou moins favorables au développement du phytoplancton et donc à l'établissement des stocks de chlorophylle et carbone. Nous allons maintenant étudier en détail dans quelle mesure ces tourbillons influencent la répartition de ces stocks dans la zone d'étude.

VI.1.2. Répartition spatiale des variables mesurées

VI.1.2.a - Température et Excès de densité

Les cartes fournies par la modélisation représentent un "instantané" de l'activité hydrodynamique de la zone à une date donnée. Celles tracées à partir des valeurs mesurées à chaque station intègrent également les variations temporelles enregistrées au cours des 3 semaines nécessaires au quadrillage complet de la zone POMME. Il paraît donc logique que les cartes « pseudo¹ synoptiques » de température et de densité médiane entre 80 et 120 m (Figure 84) ne reflètent pas exactement la présence des structures identifiées par le modèle SOPRANE à 100 m (Figure 83).

¹ Dans la mesure où les données utilisées pour établir ces cartes ont été acquises sur une période de 21 jours, le terme « synoptique » ne nous paraît pas approprié. Le préfixe « pseudo » permet de tenir compte du temps d'échantillonnage lorsque l'on compare ces cartes avec celles, réellement synoptiques, issues de la modélisation SOPRANE.

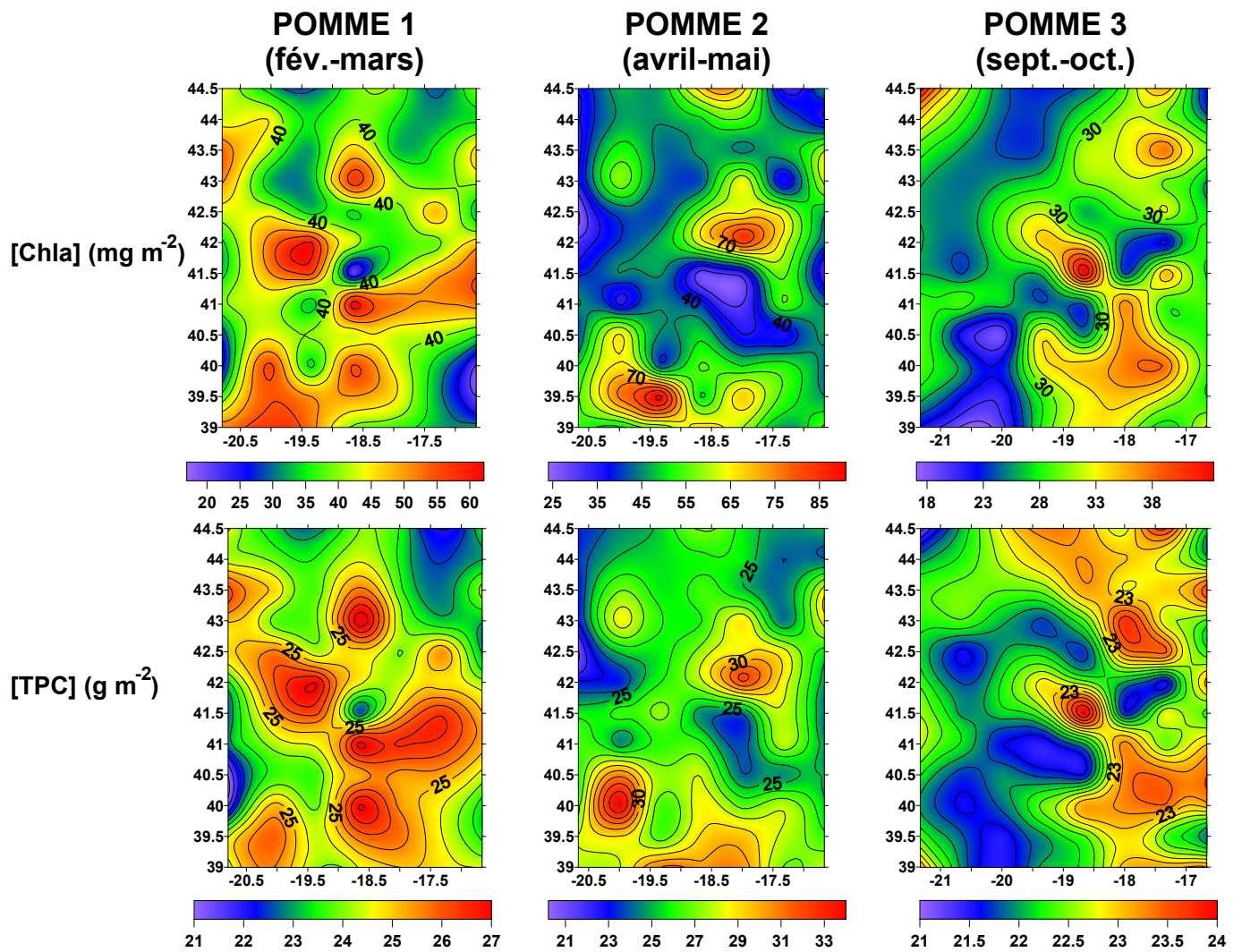


Figure 85. Variabilité spatiale des concentrations intégrées de chlorophylle a et carbone particulaire entre 0 et 400 m pour chaque saison. Les échelles sont différentes en fonction de la saison considérée.

Toutefois, la signature des structures principales (A2 et C4), identifiées lors de POMME 1 et POMME 2, reste claire. Ainsi le sud-ouest de la zone occupée par le tourbillon anticyclonique A2 concentre des eaux chaudes et légères de février à mai. De même, la région où la structure cyclonique C4 a été identifiée contient une masse d'eau froide et dense. Au printemps la présence des tourbillons anticyclonique A1 et A4 est également assez bien marquée par l'incursion d'eaux chaudes (isotherme 13.4 °C) et moins denses dans la partie nord de la zone POMME.

En été, le nord-est de la zone est occupé par les masses d'eau les plus froides et denses de la saison alors que la structure anticyclonique (A1) devrait concentrer des eaux chaudes et légères. Ceci suggère, qu'à cette saison, l'intensité des structures tourbillonnaires n'est pas suffisante pour perturber l'influence principale du gradient latitudinal.

VI.1.2.b - Chlorophylle *a* et Carbone particulaire

Les concentrations en chlorophylle *a* et carbone particulaire montrent une distribution horizontale beaucoup plus hétérogène que celle des paramètres physiques. Alors que la répartition spatiale de ces derniers laisse apparaître deux à trois régions relativement homogènes dans la zone POMME, les distributions de [Chl*a*]₀₋₄₀₀ et [TPC]₀₋₄₀₀ présentent, en effet, une plus grande variété de structures à fortes ou faibles concentrations (Figure 85).

Cette répartition plus "sporadique" est souvent observée lorsque l'on compare la variabilité physique à celle du matériel biogène en océan ouvert (Duarte *et al.*, 1992 ; Smith *et al.*, 1996 ; Garçon *et al.*, 2001). Elle est vraisemblablement attribuable aux temps de réponse des phénomènes biologiques aux forçages physiques qui se manifestent à des échelles spatiales ou temporelles certainement imparfaitement abordées par la grille d'échantillonnage POMME. Cette observation suggère également que les paramètres hydrologiques tels que la température ou la densité ne sont pas aptes à expliquer les réponses biologiques à ces échelles. D'autres grandeurs physiques, comme les vitesses verticales seraient certainement mieux adaptées pour mieux cerner la relation forçage physique – réponse biologique à ces échelles.

Les observations physiques et biogéochimiques sur l'ensemble de la zone ne permettent pas la mise en évidence de relations claires (causales) entre le forçage par les structures tourbillonnaires et la réponse biogéochimique ; dans ce qui suit, ces relations seront donc analysées pour des stations particulières. Certaines sont identifiées comme représentatives des structures cycloniques, anticycloniques et frontales à chaque saison ; d'autres présentent des caractéristiques biooptiques et/ou biogéochimiques particulières.

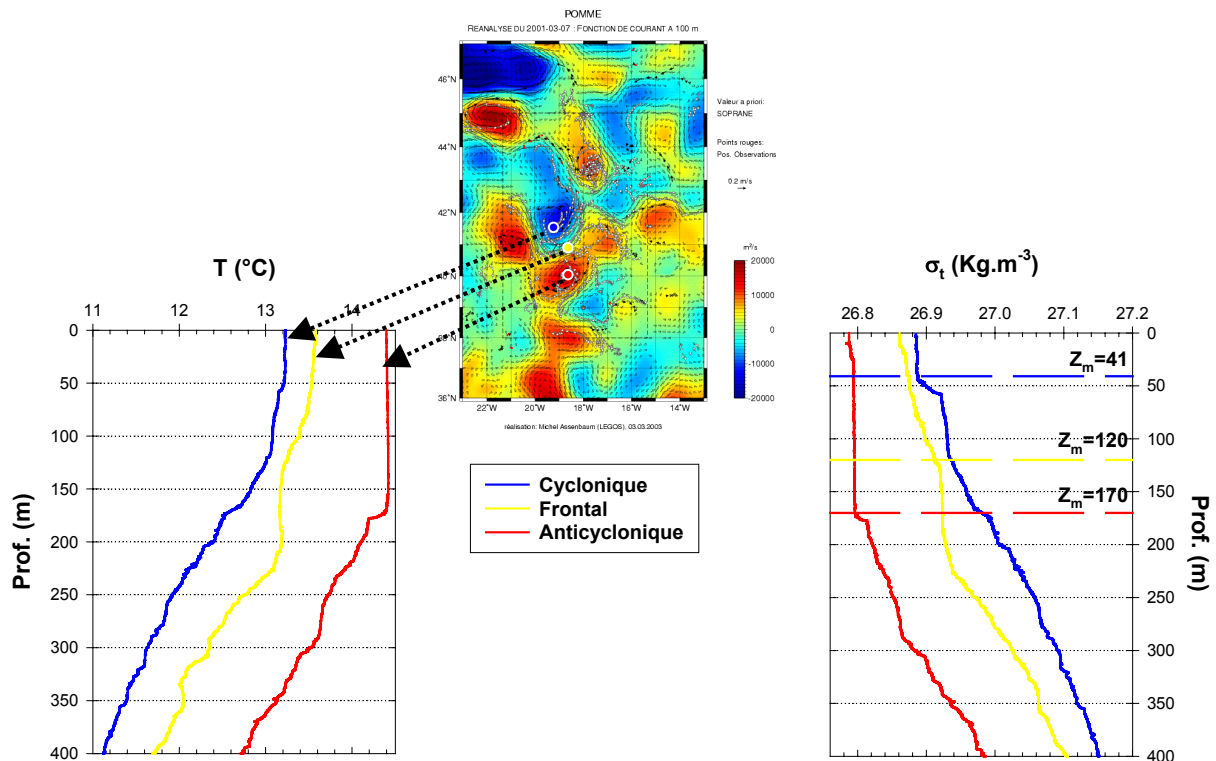


Figure 86. Profils de température et excès de densité pendant POMME 1 aux stations 83 (rouge), 114 (Jaune) et 148 (bleu). Les traits discontinus sur les profils d'excès de densité correspondent à la profondeur de couche mélangée. D'après les analyses de courant ces stations sont respectivement placées au centre d'un tourbillon anticyclonique, d'un front et d'un tourbillon cyclonique. La station 83 a été échantillonnée le 1^{er} mars, la station 114 le 6 mars et la station 148 le 11 mars. La carte de réanalyse des courants à 100 m a été établie pour le 7 mars.

Figure 87. Page suivante. Profils des principaux descripteurs biogéochimiques et biooptiques de la colonne d'eau. (a) Concentration en chlorophylle *a* ([Chl*a*]) et carbone particulaire total ([TPC]) estimées à partir des mesures de l'absorption à 676 nm et l'atténuation à 555 nm ; et atténuation par le CDOM à 412 nm. Le profil de l'excès de densité (σ_t) est également tracé. (b) Absorption par le matériel détritique coloré à 412 nm [$a_{CDM}(412)$], proportion de l'absorption phytoplanctonique à 440 nm [$a_{\phi}(440)$] et coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle *a* à 555 nm [$b_{Chl a}(555)$]. (c) Proportion des différentes classes de taille composant la biomasse phytoplanctonique et pente du spectre d'absorption phytoplanctonique ($S_{a\phi}$). (d) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$], noté $b_b/b(650)$], pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}) et indice de réfraction du matériel particulaire à 650 nm [$n_p(650)$]. Sur les graphiques b, c et d, les limites de la couche euphotique (trait discontinu bleu clair) et de la couche de mélange (trait continu bleu) sont identifiées. Seules les valeurs significatives sont présentées (cf. Section III.2.5).

VI.2) Hiver : Prédominance des forçages météorologiques

VI.2.1. Structures types : Anticyclone - Front - Cyclone

VI.2.1.a - Caractéristiques hydrologiques

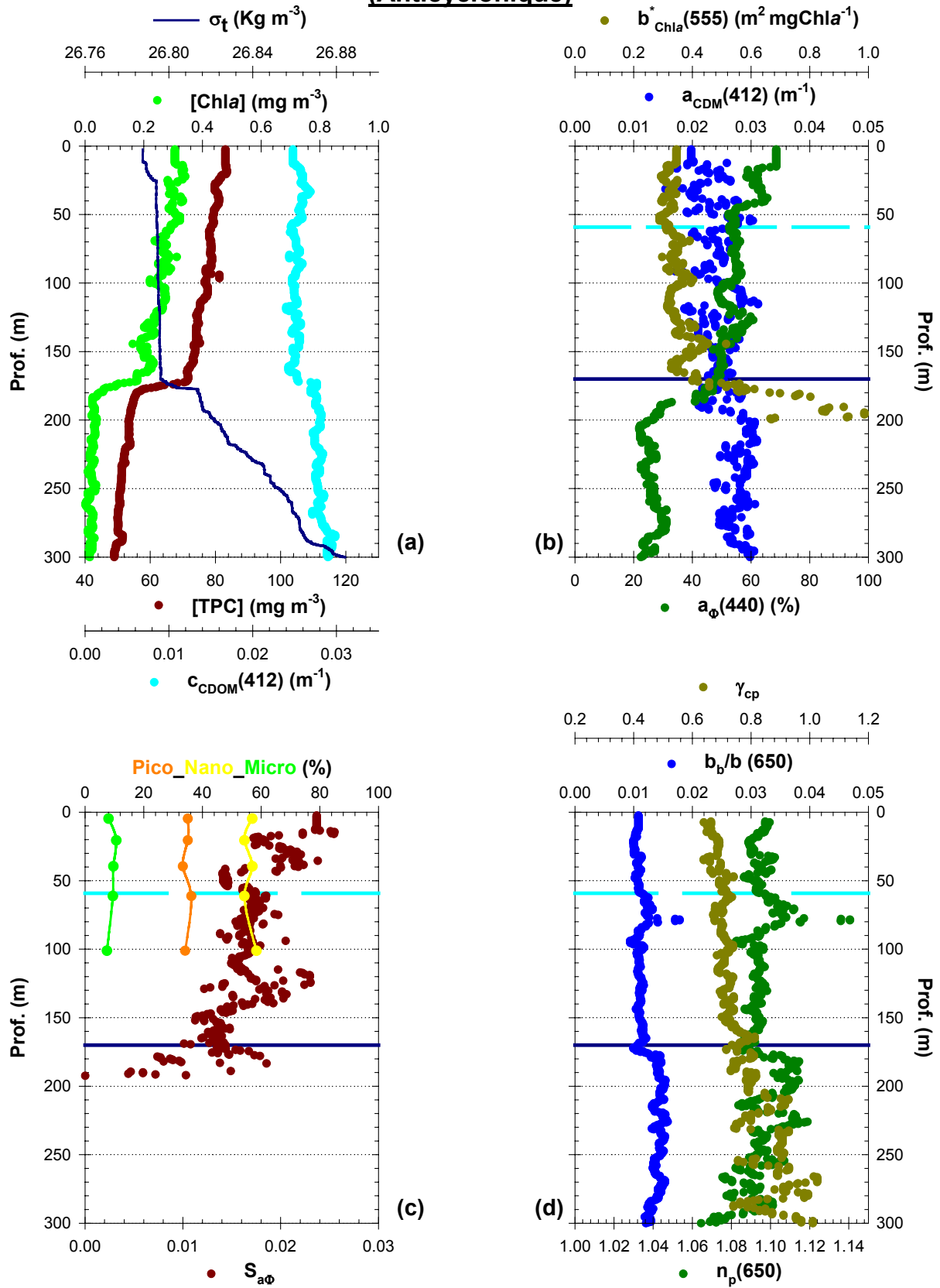
L'influence des structures de moyenne échelle sur les conditions hydrologiques apparaît clairement au niveau de la pycnocline (Figure 86). La station située au cœur de l'anticyclone (83 - rouge) est associée à une masse d'eau très homogène ($Z_m=170$ m) ; un léger gradient est néanmoins visible entre 0 et 25 m. L'eau de cette couche mélangée est aussi la plus chaude (14.4 °C) et la plus légère (26.78 Kg m⁻³) comparativement à celles rencontrées aux autres stations. L'eau de surface la plus dense (26.88 Kg m⁻³) qui est aussi la plus froide (13.2 °C) constitue le cœur de la zone cyclonique (station 148 - bleu). A cette station la pycnocline n'est qu'à 41 m ; sous cette pycnocline, une couche d'eau homogène est observée entre 60 et 120 m. La station située dans la zone frontale (114 - jaune) ne présente pas de couche particulièrement homogène. En surface la température est de 13.6 °C et l'excès de densité de 26.86 Kg m⁻³ ; puis ces valeurs évoluent de façon monotone jusqu'à 120 m (Z_m) et restent constantes entre 130 et 190 m avant d'évoluer à nouveau avec la profondeur.

Le profil d'excès de densité à la station anticyclonique peut être globalement décrit selon deux couches : une couche de mélange très homogène et une épaisseur d'eau sous Z_m où σ_t évolue de façon monotone avec la profondeur. Les profils des stations prospectées dans le front et le cyclone peuvent, quant à eux, être décrits par trois couches : la couche superficielle (plus ou moins homogène selon la station), une masse d'eau sous Z_m relativement homogène et enfin une couche profonde dans laquelle l'augmentation de σ_t est monotone. L'existence d'une couche de mélange au-dessus d'une masse d'eau homogène témoigne vraisemblablement, à ces stations, de l'établissement relativement récent de la stratification. D'un point de vue hydrologique, la principale différence entre l'anticyclone et le cyclone est donc l'établissement d'un **gradient de densité plus important et plus proche de la surface** dans le **tourbillon cyclonique**. La zone frontale, caractérisée par une couche de mélange peu homogène, représente la situation intermédiaire entre les deux structures tourbillonnaires.

VI.2.1.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques

Aux trois stations, la répartition du matériel particulaire présente les mêmes évolutions que l'excès de densité : les profils de [Chla] et [TPC] laissent apparaître deux parties à la

Station 83
(Anticyclonique)



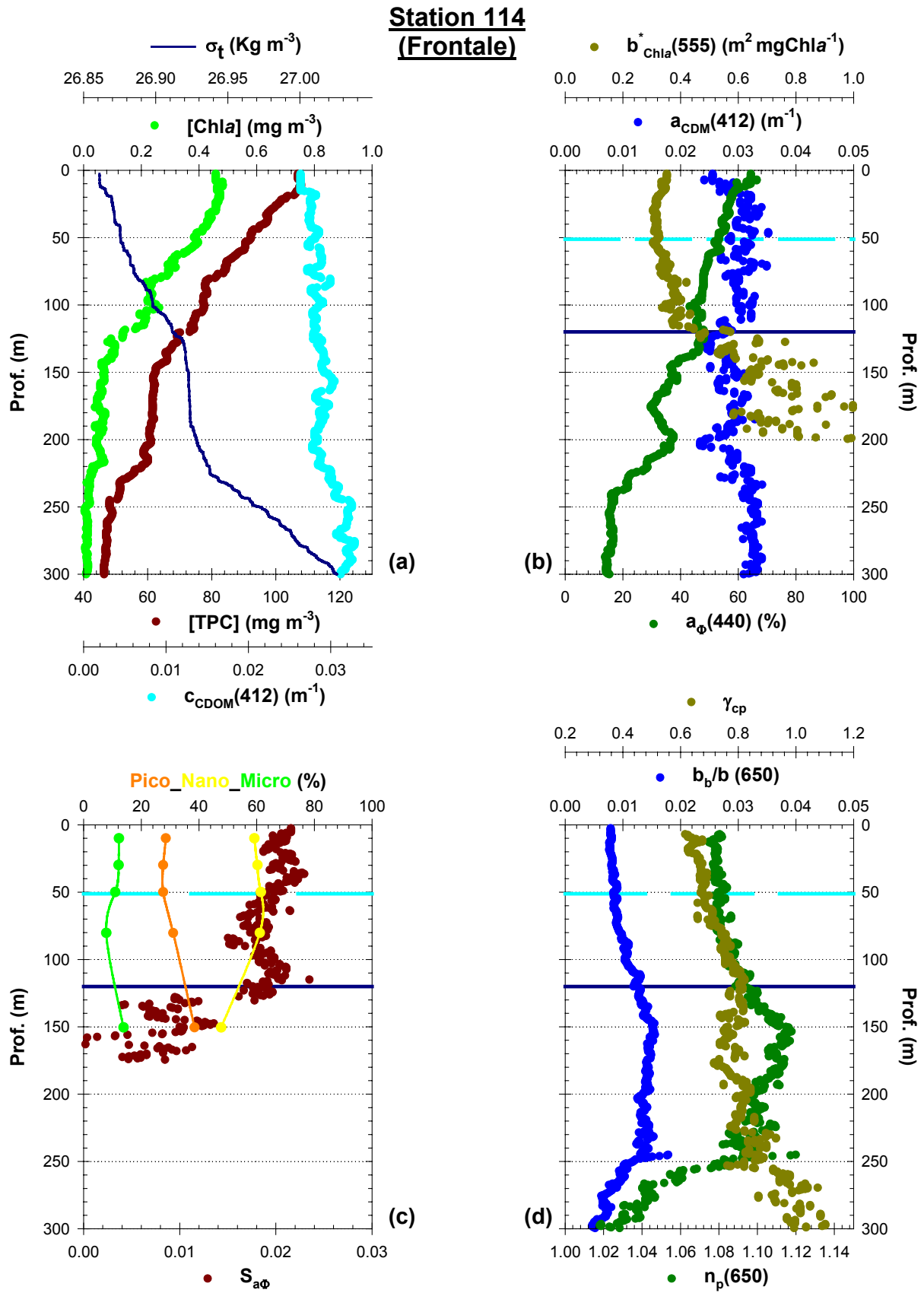


Figure 88. station 114 (tourbillon cyclonique). Présentation analogue à celle de la figure 87.

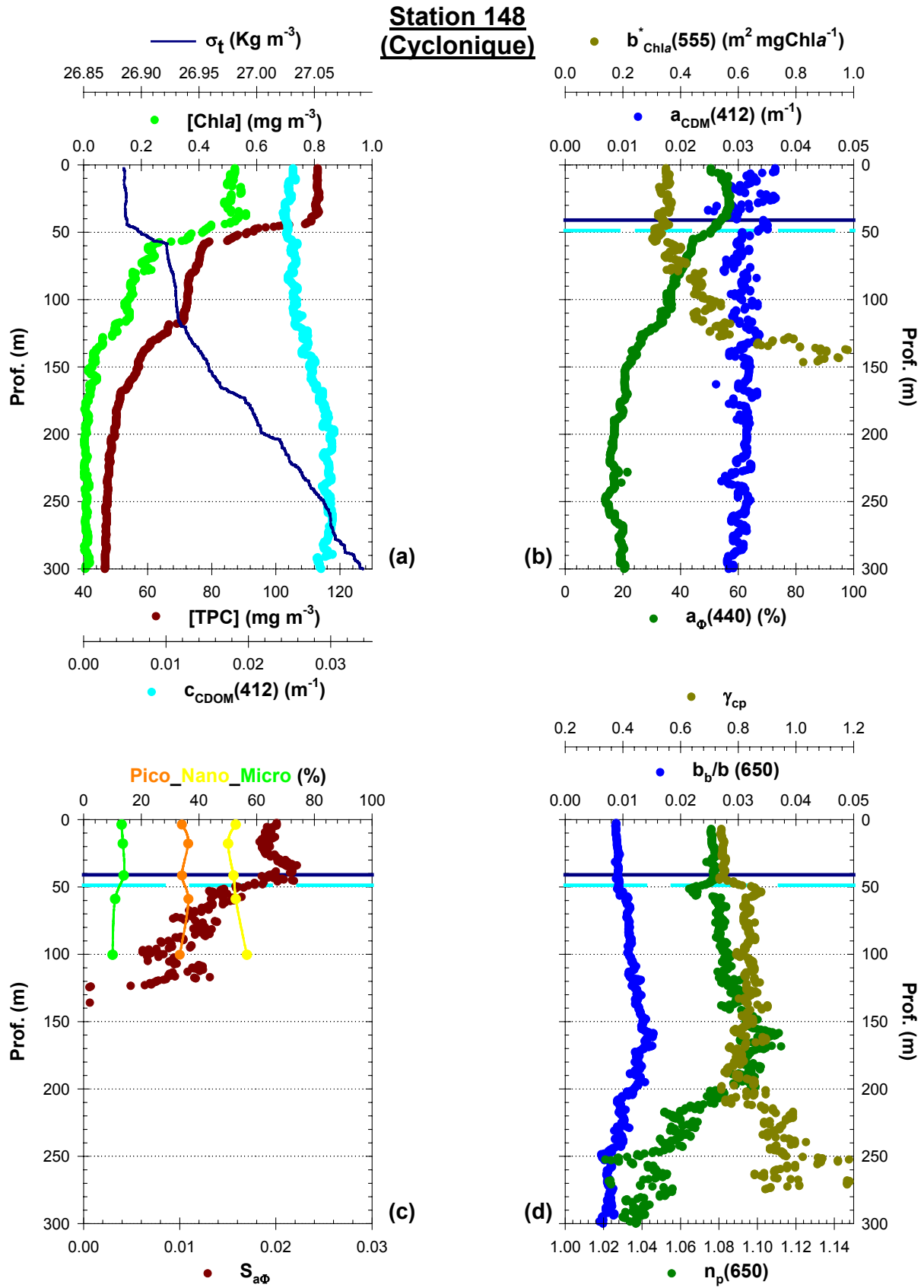


Figure 89. station 148 (tourbillon cyclonique). Présentation analogue à celle de la figure 87.

Tableau 10. Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des tourbillons cycloniques et anticycloniques et de la station frontale en hiver. Valeurs médianes dans la couche de mélange des paramètres présentés figure 87, 88 et 89. Les valeurs des stocks (Chla, TPC et CDOM) intégrés entre la surface et 400 m (indice 0-400) sont également présentées. Les deux dernières lignes contiennent les valeurs des concentrations moyennes en nitrates dans la couche de mélange ainsi que l'éclairement moyen journalier dans cette masse d'eau.

	Anticyclone (St. 83)	Front (St. 114)	Cyclone (St. 148)
[Chla] (mg m⁻³)	0.27 (± 0.03)	0.36 (± 0.09)	0.52 (± 0.02)
[TPC] (mg m⁻³)	78 (± 3)	89 (± 10)	113 (± 0)
c_{CDOM}(412) (m⁻¹)	0.025 (± 0)	0.028 (± 0.001)	0.025 (± 0)
[Chla]₀₋₄₀₀ (mg m⁻²)	50	50	44
[TPC]₀₋₄₀₀ (g m⁻²)	25	25	24
τ_{CDOM}(412)₀₋₄₀₀ (m)	11	12	11
a_{CDM}(412) (m⁻¹)	0.024 (±0.003)	0.030 (± 0.002)	0.032 (± 0.003)
a_φ(440) (%)	55 (± 5)	51 (± 6)	56 (± 4)
b[*]_{Chla}(555) (m² mgChla⁻¹)	0.34 (± 0.03)	0.34 (± 0.04)	0.35 (± 0.03)
pico- (%)	35 (± 1)	28 (± 1)	34 (± 1)
nano- (%)	57 (± 1)	61 (± 1)	52 (± 1)
micro- (%)	9 (± 1)	12 (± 1)	14 (± 0)
S_{aφ} (nm⁻¹)	0.017 (± 0.003)	0.020 (± 0.002)	0.020 (± 0.002)
b_b/b(650) (%)	1.1 (± 0.1)	0.9 (± 0.1)	0.9 (± 0.1)
γ_{cp}	0.71 (± 0.05)	0.69 (± 0.08)	0.75 (± 0.13)
n_p(650)	1.094 (± 0.004)	1.080 (± 0.004)	1.077 (± 0.001)
[NO₃⁻] (μM L⁻¹)	3.20 (± 0.03)	4.80 (± 0.96)	4.56 (± 0.04)
PAR (μMolQuanta m⁻² s⁻¹)	16.6	72.7	190.8

station anticyclonique et trois aux stations frontale et cyclonique (Figure 87a, 88a, 89a). A l'inverse le stock de matière organique dissoute colorée (CDOM) ne semble influencé par la profondeur de mélange qu'à la station « anticyclonique » ; aux deux autres stations (114 et 148) les valeurs de $c_{\text{CDOM}}(412)$ ne varient pas au niveau de Z_m et restent inférieures à la valeur profonde ($\sim 0.030 \text{ m}^{-1}$) jusqu'à respectivement 250 et 200 m. Dans la couche de mélange, le CDOM est en faible quantité car il est oxydé par les rayons ultraviolets du spectre solaire (cf. Section I.2.1.d). La masse d'eau sous Z_m est isolée de l'influence des UV ; la matière organique dissoute colorée nouvellement produite dans cette couche ou apportée par l'advection de masses d'eau plus riches devrait donc, a priori, « combler » ce déficit de CDOM. Cela n'étant pas le cas, l'hypothèse la plus réaliste pour expliquer cette anomalie est la **formation relativement récente de la couche superficielle aux stations 114 et 148**.

Plus les conditions hydrologiques sont proches de celles de la station au cœur du cyclone (Sta. 148), plus les valeurs médianes de [Chl a] et [TPC] dans la couche mélangée augmentent (Tableau 10). Néanmoins cette évolution ne traduit pas une augmentation des stocks ; en effet les concentrations intégrées entre la surface et 400 m ne présentent pas de variations significatives d'une structure à l'autre. Cette situation est similaire à ce que nous avons déjà constaté lors de l'analyse des grandes caractéristiques saisonnière (Section VI) : la concentration dans la couche de mélange est principalement influencée par la remontée de la pycnocline.

Globalement, les indices biooptiques indicateurs de la nature qualitative de la matière particulaire ne présentent pas de variations inter stations (Tableau 10). Seuls $a_{\text{CDM}}(412)$, $n_p(650)$ et $S_{a\phi}$ montrent une évolution régulière entre les stations.

L'absorption par le matériel détritique coloré augmente de 33% entre l'anticyclone et le cyclone alors que l'absorption par la matière organique dissoute colorée est relativement constante (Tableau 10) ; ceci traduit une proportion de particules non algales plus élevée à la station cyclonique. Sur le même gradient de structure (anticyclonique vers cyclonique), l'indice de réfraction décroît pour atteindre, dans le cyclone, une valeur plus caractéristique du matériel vivant.

La valeur médiane de $S_{a\phi}$ dans la couche mélangée est plus faible à la station 83 qu'aux stations 114 et 148, vraisemblablement le résultat d'un éclaircissement moyen plus faible à la station anticyclonique qu'aux autres stations. Dans la zone frontale et dans le tourbillon cyclonique, on observe par contre une diminution de $S_{a\phi}$ sous Z_m par rapport à la valeur de la

couche mélangée (Figure 88c et 89c). Cette caractéristique pourrait tirer son origine, tout comme pour la distribution de CDOM, dans la stratification récente de la couche superficielle, isolant une partie de l'assemblage phytoplanctonique et pigmentaire en profondeur et dans une zone peu éclairée.

VI.2.1.c - Synthèse : influence relative des structures tourbillonnaires

La différence majeure constatée entre les structures anticyclonique, frontale et cyclonique concerne l'homogénéité de la colonne d'eau dans les 150 premiers mètres. Alors que le tourbillon anticyclonique maintient une couche de mélange étendue (170 m) et homogène, les profils de σ_t , $c_{CDOM(412)}$ et $S_{a\phi}$ dans la zone frontale et le tourbillon cyclonique montrent que l'établissement d'un gradient de densité dans ces structures contribue à modifier cette homogénéité.

Néanmoins cette évolution ne modifie pas fortement la nature de l'assemblage particulaire d'une structure à une autre : les indicateurs biooptiques sont équivalents. Le principal résultat est la concentration du matériel particulaire à proximité de la surface, ce qui est un résultat essentiel dans la perspective de la compréhension des mécanismes responsables des flux de carbone. En effet, si l'on considère que les taux de fixation sont une fonction de la biomasse présente et de l'éclairement disponible, le cyclone présente un avantage indéniable en terme de potentialité de production. Les éléments nutritifs n'étant pas limitants (Tableau 10), la biomasse phytoplanctonique devrait pouvoir se développer préférentiellement dans le cyclone. Cependant la valeur de [Chla] n'est pas particulièrement forte ; elle pourrait (peut-être) être limitée par les consommateurs secondaires.

En effet, la légère augmentation de matériel non algal à la **station cyclonique** est associée à une diminution de l'indice de réfraction ; le matériel particulaire a donc globalement une signature plus "vivante" dans le tourbillon cyclonique. Cette observation révèle que les organismes microhétérotrophes (indice de réfraction identique à celui du phytoplancton, Morel et Ahn, 1991) pourraient constituer une proportion plus importante du matériel particulaire qu'aux autres stations. Il semble donc qu'il y ait à cette station une production suffisante pour soutenir une **communauté hétérotrophe** plus importante qui **limite** le développement de la **biomasse chlorophyllienne**.

La seule influence des **structures tourbillonnaires** à cette saison pourrait donc globalement se résumer à **fixer la quantité de lumière** dont disposent les cellules autotrophes au travers de l'épaisseur de la couche de mélange. En diminuant Z_m , les

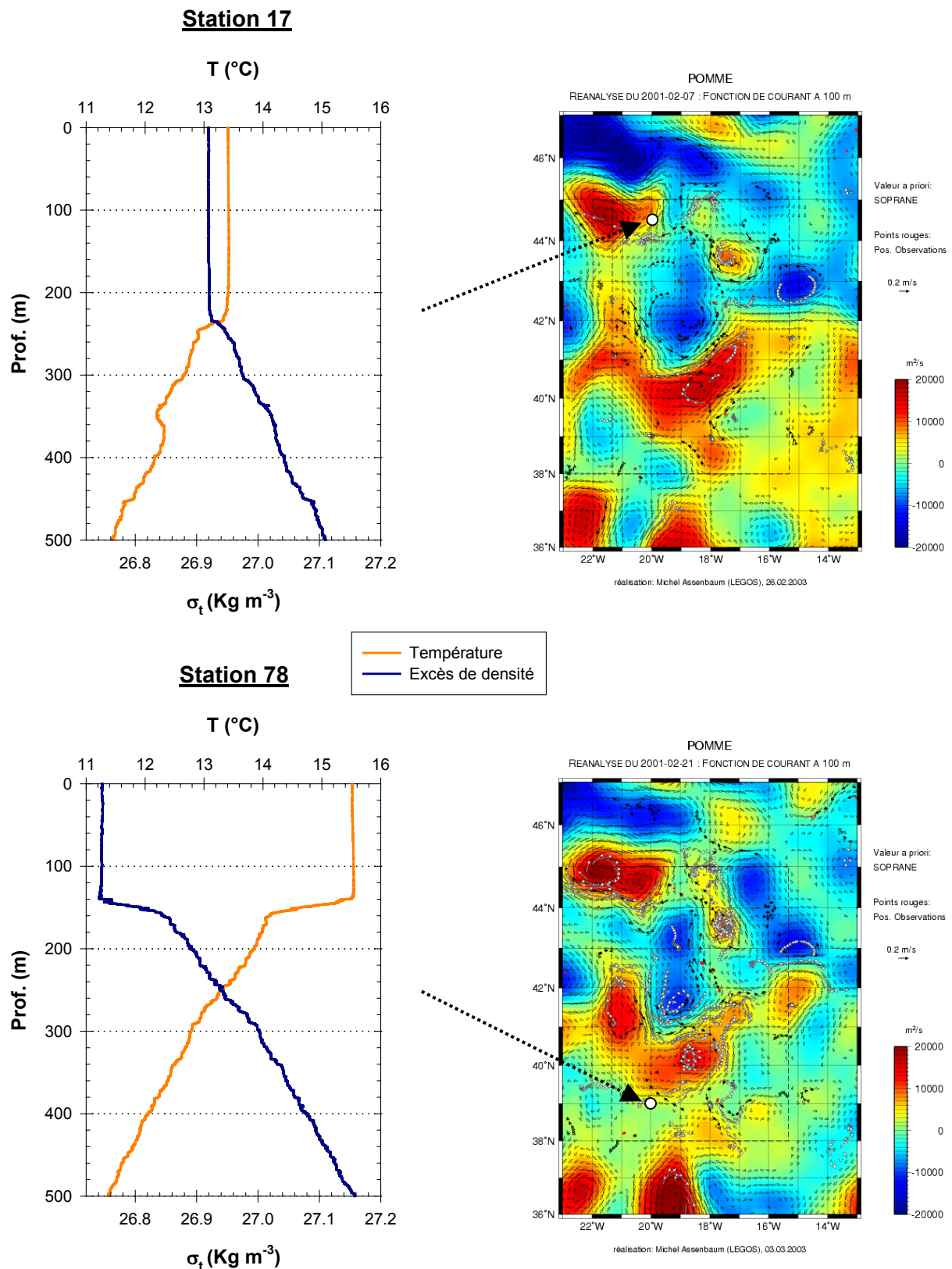


Figure 90. A gauche, profils de température et excès de densité des stations 17 (44°30'N, 20°W) et 78 (39°N, 20°W) occupées respectivement le 9 et 23 février 2001. A droite, fonction de courant à 100 m ; réanalyse du 7 (en haut) et 21 (en bas) février.

tourbillons cycloniques et la zone frontale contribuent à faciliter les processus de production et l'établissement d'une chaîne trophique. Cependant, nous allons voir dans la section suivante que la présence d'une couche de mélange ne suffit pas à assurer des conditions homogènes pour les cellules : encore faut-il que cette couche superficielle soit effectivement mélangée.

VI.2.2. De l'importance des processus de mélange dans la couche de surface

VI.2.2.a - Caractéristiques hydrologiques

Les stations présentées ci-dessous sont situées à l'extérieur d'un tourbillon anticyclonique sur le bord nord (Sta. 017) et sud (Sta. 078) du rectangle POMME. Elles sont toutes les deux caractérisées par une masse d'eau a priori très homogène dans la couche de mélange : σ_t ne varie pas de plus de 0.15 % autour de sa valeur médiane calculée entre la surface et Z_m . La couche superficielle de la station 17 présente une température médiane de 13.39 °C et un excès de densité de 26.92 Kg m⁻³ ; ces valeurs sont de 15.5 °C et 26.74 Kg m⁻³ pour la station 78 (Figure 90). Leurs positions respectives (nord et sud) expliquent, en partie, les différences de température et excès de densité dans la couche de surface. Néanmoins, l'homogénéité de la couche de mélange montre, une fois encore, la prépondérance des forçages météorologiques à cette époque de l'année, et ce, indépendamment de la localisation géographique.

VI.2.2.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques

A la station 78, la forme des profils de [Chl a] et [TPC] est très caractéristique : les valeurs maximales et constantes sont observées dans la couche mélangée : 0.34 mgChl a m⁻³ (± 0.01) et 86 mgC m⁻³ (± 0) (Figure 91a) puis elles diminuent fortement au niveau de la pycnocline. L'atténuation par le CDOM présente la même dépendance par rapport à Z_m : une valeur relativement constante dans la couche mélangée ($0.023 \text{ m}^{-1} \pm 0.001$) et le retour à la valeur profonde sous la pycnocline ($\sim 0.028 \text{ m}^{-1}$).

Ce contraste biogéochimique et biooptique marqué de part et d'autre du gradient de densité n'existe pas à la station 17 (Figure 92a). Les propriétés étudiées n'y sont pas corrélées aux caractéristiques hydrologiques, de même qu'elles ne sont pas corrélées entre elles. C'est typiquement le cas si l'on compare le profil de [Chl a] qui décroît de façon relativement constante et monotone jusqu'à 300 m sans présenter de signature forte au niveau de la pycnocline ; dans le même temps, le profil de carbone décroît plus faiblement dans la couche de mélange mais présente une décroissance très nette au passage de la pycnocline.

Station 78

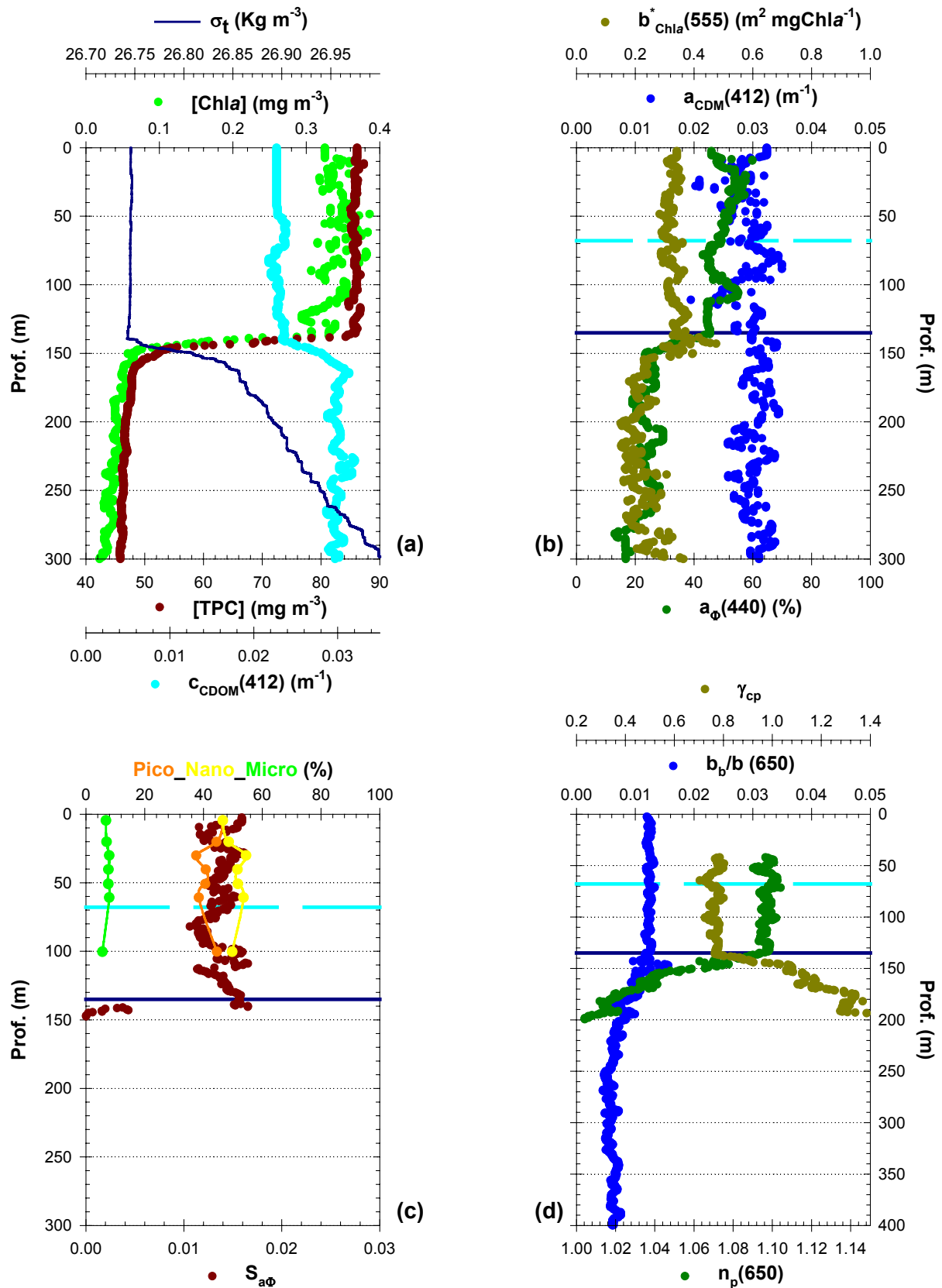


Figure 91. station 78. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Station 17

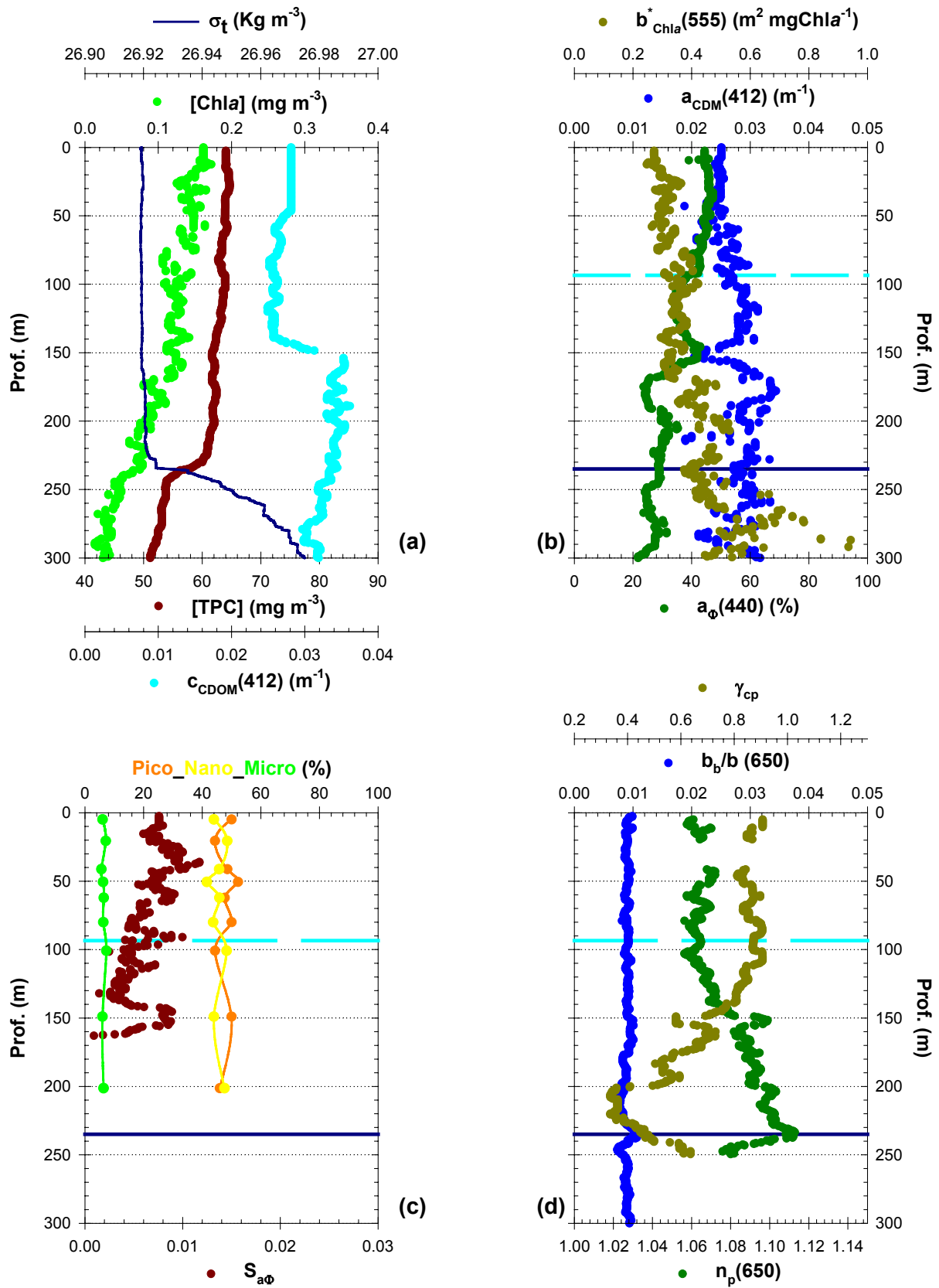


Figure 92. station 17. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Tableau 11. Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 17 et 78 en hiver. Valeurs médianes des paramètres présentés figure 91 et 92. Pour chacune des deux stations, la première colonne correspond à la valeur calculée dans la zone euphotique et la deuxième colonne à la valeur calculée entre la profondeur euphotique et la profondeur de mélange. Ces deux stations ont été prospectées de nuit (respectivement 1h15 et 6h40), l'éclairement moyen a donc été calculé en considérant PAR(0⁺) comme étant la moyenne des valeurs observées la veille et le lendemain.

	Station 17		Station 78	
	0-Z _e	Z _e -Z _m	0-Z _e	Z _e -Z _m
[Chla] (mg m ⁻³)	0.15 (± 0.01)	0.11 (± 0.02)	0.34 (± 0.01)	0.33 (± 0.04)
[TPC] (mg m ⁻³)	59 (± 0)	59 (± 1)	86 (± 0)	86 (± 3)
c _{CDOM(412)} (m ⁻¹)	0.028 (± 0.001)	0.034 (± 0.004)	0.023 (± 0.002)	0.023 (± 0.001)
a _{CDM(412)} (m ⁻¹)	0.025 (± 0.001)	0.029 (± 0.002)	0.028 (± 0.003)	0.030 (± 0.002)
a _{φ(440)} (%)	45 (± 2)	34 (± 4)	52 (± 4)	45 (± 3)
b* _{Chla(555)} (m ² mgChla ⁻¹)	0.31 (± 0.04)	0.38 (± 0.07)	0.32 (± 0.03)	0.34 (± 0.02)
pico- (%)	49 (± 2)	46 (± 1)	41 (± 3)	45 (± 4)
nano- (%)	45 (± 2)	48 (± 1)	52 (± 2)	50 (± 2)
micro- (%)	6 (± 0)	6 (± 0)	8 (± 0)	6 (± 2)
S _{aφ} (nm ⁻¹)	0.008 (± 0.001)	-	0.014 (± 0.001)	0.014 (± 0.001)
b _b /b(650) (%)	0.9 (± 0)	0.9 (± 0.1)	1.2 (± 0.1)	1.2 (± 0)
γ _{cp}	0.88 (± 0.15)	0.66 (± 0.18)	0.75 (± 0.20)	0.78 (± 0.03)
n _p (650)	1.062 (± 0.010)	1.087 (± 0.013)	1.101 (± 0.012)	1.096 (± 0.004)
PAR	26.8	-	21.9	-
(μMolQuanta m ⁻² s ⁻¹)	11.7		11.2	

Etonnamment, la répartition verticale du CDOM est totalement décorrélée du profil de densité : l'augmentation de $c_{\text{CDOM}}(412)$ par rapport à la valeur de surface (0.028 m^{-1}) se produit une centaine de mètres au-dessus de la pycnocline ; et la valeur atteinte ($\sim 0.035 \text{ m}^{-1}$) est supérieure à la valeur profonde ($\sim 0.030 \text{ m}^{-1}$). On note que ce gradient de CDOM à 150 m correspond à une légère accélération dans la décroissance générale de [Chl a] avec la profondeur.

Hormis l'absorption par le matériel détritique coloré (NAP + CDOM) dont la valeur est relativement constante entre 0 et 300 m ($0.029 \text{ m}^{-1} \pm 0.004$), les indices biooptiques indicateurs de la nature qualitative de la matière particulaire à la station 78 (Figure 91b, c et d) montrent tous une évolution nette au niveau de la pycnocline. Comme pour [Chl a], [TPC] ou bien $c_{\text{CDOM}}(412)$, les valeurs dans la couche mélangée sont peu variables.

A la station 17, toutes les caractéristiques particulières (Figure 92b, c et d) sont relativement homogènes entre 0 et 150 m ; elles varient clairement au niveau et sous cette profondeur, de façon analogue aux variations du CDOM. Si le calcul de γ_{cp} et donc de $n_{\text{p}}(650)$ est lié à la dépendance spectrale de l'atténuation par la matière organique dissoute colorée, les autres indices sont établis indépendamment de la mesure de $c_{\text{CDOM}}(\lambda)$ (profils présentés figures 92b et 92c) ; ce comportement particulier n'est donc pas un artefact. Seuls les profils de $\tilde{b}_b(650)$, γ_{cp} et $n_{\text{p}}(650)$ (Figure 92d) semblent influencés par le gradient de densité à 235 m.

VI.2.2.c - Synthèse : Décorrélation des paramètres physiques et biogéochimiques

Malgré une densité constante entre 0 et 235 m, la masse d'eau en surface à la station 17 est séparée entre la couche superficielle (0-150 m) dans laquelle les signaux biogéochimiques sont relativement peu variables et la masse d'eau inférieure où les valeurs observées sont nettement moins homogènes. Cette différenciation sur la verticale n'est pas observée dans la couche de mélange de la station 78 présentant pourtant la même régularité apparente de σ_t .

Les spectres d'absorption obtenus de part et d'autre de la profondeur euphotique à ces deux stations confirment cette variabilité (Figure 93). A la station 78, les spectres médians obtenus respectivement dans les zones euphotiques et aphotique se confondent ; ce n'est pas le cas à la station 17 où les spectres d'absorption totale montrent une augmentation de la valeur de $a_t(412)$ en profondeur (entre Z_e et Z_m). De même l'absorption par le CDM à 412 nm est plus importante dans la zone aphotique ; cette observation traduit l'augmentation de la

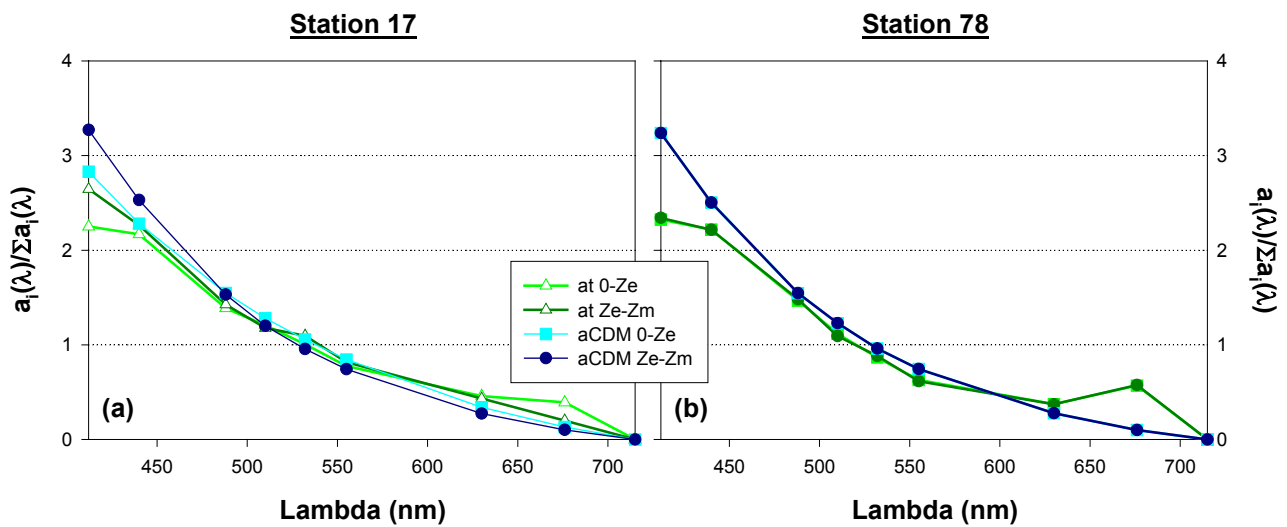


Figure 93. Dépendance spectrale de l'absorption totale (a_t) et par le matériel détritique coloré (a_{CDM}) dans la zone euphotique (0- Z_e) et aphotique (Z_e - Z_m) de la couche mélangée. (a) station 17 et (b) station 78. Spectres médians normalisés par la valeur de leur intégrale.

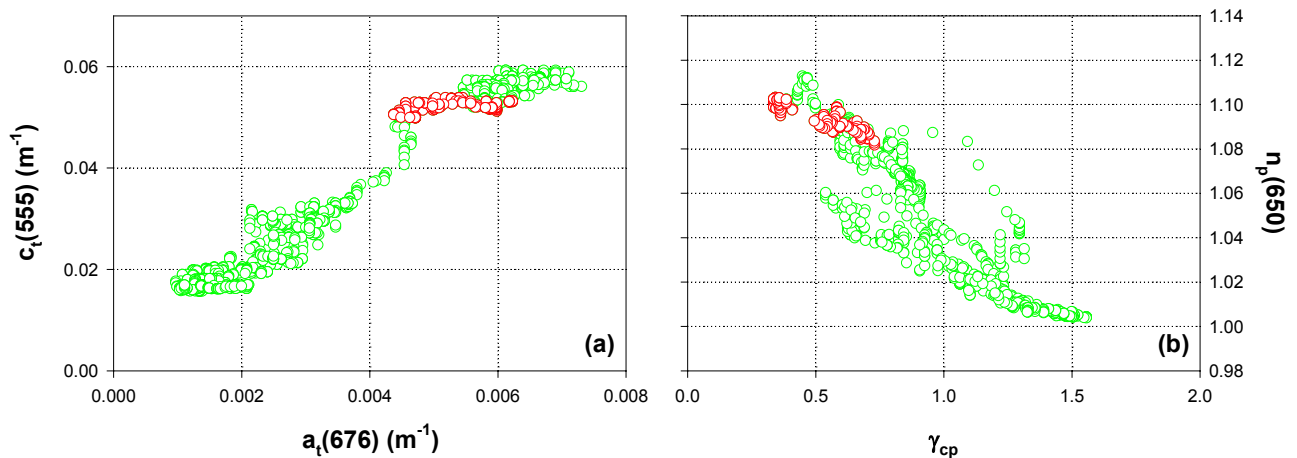


Figure 94. (a) Diagramme $c_t(555)$ versus $a_t(676)$ et (b) diagramme $n_p(650)$ versus γ_{cp} à la station 17. Les cercles rouges correspondent aux valeurs de 150 à 225 m (juste au-dessus de Z_m) et montrent nettement la diminution de l'absorption ([Chl*a*]) alors que l'atténuation ([TPC]) est constante.

proportion du CDOM à partir de 150 m. Cette variabilité verticale ne peut s'expliquer que par des phénomènes de mélange moins intenses à la station 17 qu'à la station 78.

Cette hypothèse est soutenue par les valeurs de certains indices quelques dizaines de mètres au-dessus du gradient de densité de la station 17. Dans cette masse d'eau (150-225 m), la décorrélation entre [TPC] et [Chl a] [estimé par $c_t(555)$ et $a_t(676)$, Figure 94a] est accompagnée des plus faibles valeurs de γ_{cp} (jusqu'à 0.32) et de fortes valeurs de l'indice de réfraction (jusqu'à 1.10, Figure 94b). Bien que γ_{cp} et $n_p(650)$ ne soient pas totalement indépendants (Eq. 29, page 31), ces observations montrent que l'assemblage particulière dans cette zone est dominé par des grosses particules contenant peu de pigments et peu d'eau ; il pourrait s'agir de matériel détritique s'étant agrégé au cours de sa sédimentation jusqu'au niveau de la pycnocline. De tels phénomènes d'agrégation seraient difficilement envisageables dans un milieu turbulent (mêlé).

La comparaison des stations 17 et 78 fait apparaître deux réponses biogéochimiques différentes à un forçage physique qui semble a priori identique. Pour la station 17 en particulier, la présence d'une masse d'eau homogène d'un point de vue physique associée à une répartition verticale non homogène des propriétés biogéochimiques peut paraître paradoxale. Elle traduit en premier lieu la **faiblesse des mélanges verticaux**. L'établissement et l'évolution d'une couche de mélange en surface est le résultat de forçages météorologiques (température de l'air, vent, flux solaire incident, etc.) à l'origine de phénomènes de convections responsables de l'homogénéisation des eaux superficielles. Lorsque ces forçages et les mouvements convectifs associés disparaissent, la couche d'eau homogène peut conserver ses caractéristiques physiques tant qu'aucun autre forçage ne vient les perturber ; on est alors en présence d'une masse d'eau à l'intérieur de laquelle les vitesses verticales sont faibles (L. Prieur, Communication Personnelle). C'est le cas de la station 17 pour laquelle la couche de mélange n'est en fait pas mélangée ; au contraire, l'homogénéité biogéochimique dans la couche de mélange de la station 78 témoigne que celle-ci est effectivement mélangée.

Lors de la formation de la couche mélangée de surface, tout le matériel biogène est réparti uniformément entre 0 et Z_m . Quand les mouvements verticaux faiblissent, les populations autotrophes se développent d'autant plus qu'elles sont dans la zone éclairée (rappelons ici que les sels nutritifs ne sont pas limitants). L'augmentation de la biomasse phytoplanktonique (et carbonée) vers la surface ainsi que les faibles valeurs de $n_p(650)$ (1.06 ± 0.01) et l'augmentation de la proportion de $a_\phi(440)$ ($43\% \pm 4$) sont donc les signatures d'une telle réponse dans la partie supérieure de la couche de mélange. Au contraire, les cellules

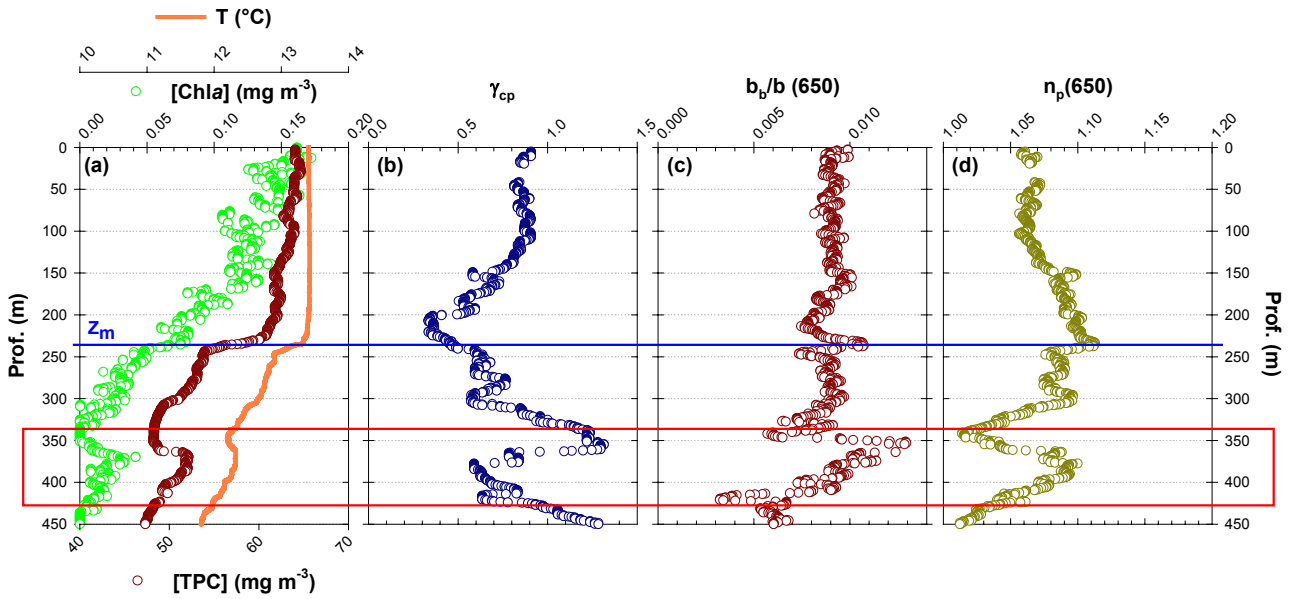


Figure 95. Profils entre la surface et 450 m de (a) Concentration en chlorophylle a ($[Chla]$), concentration en carbone particulaire ($[TPC]$) et température (T). (b) Pente de l'atténuation particulaire (γ_{cp}). (c) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$, noté $b_b/b(650)$]. (d) indice de réfraction de la matière particulaire à 650 nm [$n_p(650)$]. Le trait bleu représente la profondeur de la pycnocline. Le rectangle rouge délimite la couche correspondant à l'anomalie de température.

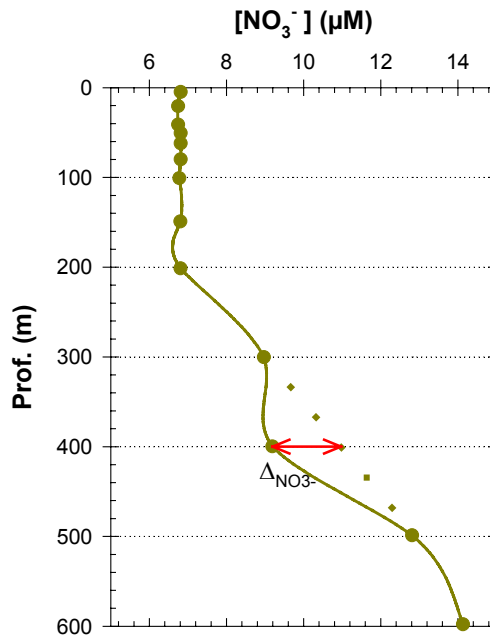


Figure 96. Profil de la concentration en nitrates à la station 17, le déficit observé correspond à la profondeur de l'anomalie de température.

phytoplanctoniques localisées plus profondément dans cette couche se sont retrouvées "isolées" de la zone euphotique ; la population phytoplanctonique n'a pas la capacité à renouveler sa biomasse, d'où l'augmentation du signal détritique.

De façon plus générale, le **degré de corrélation** (ou de décorrélation) sur la verticale **entre les propriétés hydrologiques et biogéochimiques** peut être interprété comme la **signature « temporelle » des derniers mouvements convectifs** : d'autant plus récents que la corrélation est élevée. La connaissance des vitesses d'adaptation de certains processus biologiques ou biogéochimiques que nos indicateurs biooptiques identifient pourrait être un moyen de préciser les échelles de temps sur lesquelles se manifestent ces phénomènes. Notons que de telles approches ont déjà été entreprises à partir de la distribution de certaines propriétés de photoadaptation du phytoplancton (Claustre *et al.*, 1994a ; Moline, 1998).

VI.2.3. Exportation de matériel biogène en profondeur

VI.2.3.a - Introduction : présence d'un maximum profond à la station 17

Le profil de température de la station 17 montre une augmentation d'un dixième de degré entre 350 et 400 m (Figure 95a). Cette anomalie est également signée par les profils de chlorophylle *a* et carbone particulaire ainsi que par les profils des indices particuliers (Figure 95 b, c et d). Tous ces profils montrent une inversion de la tendance autour de 380 m. γ_{cp} qui augmentait sous Z_m (proportion plus importante des petites particules) présente des valeurs nettement plus faibles dans le pic. La probabilité de rétrodiffusion, jusqu'ici relativement constante, augmente au niveau de l'anomalie ainsi que l'indice de réfraction de l'ensemble des particules. Cet assemblage de grosses particules (γ_{cp} faible) a donc un caractère détritique plus marqué que celui présent en surface.

Le profil de la concentration en nitrates révèle un déficit à cette profondeur (Figure 96) ; on peut légitimement faire l'hypothèse, que cette masse d'eau (plus chaude) a bénéficié de conditions d'éclairement qui autorisaient l'utilisation des nutriments par la population autotrophe dont on constate maintenant la dégradation.

Ces observations confortent l'hypothèse de phénomènes **d'exportation de masses d'eau en profondeur dans la zone d'étude**. Néanmoins, l'intensité du signal observé dans ce pic profond est relativement faible. Afin de mieux étudier ces processus nous allons maintenant nous intéresser à deux stations présentant une augmentation forte du signal en profondeur. Ces stations ont été prospectées pendant POMME 1 (février 2001) et se situent à

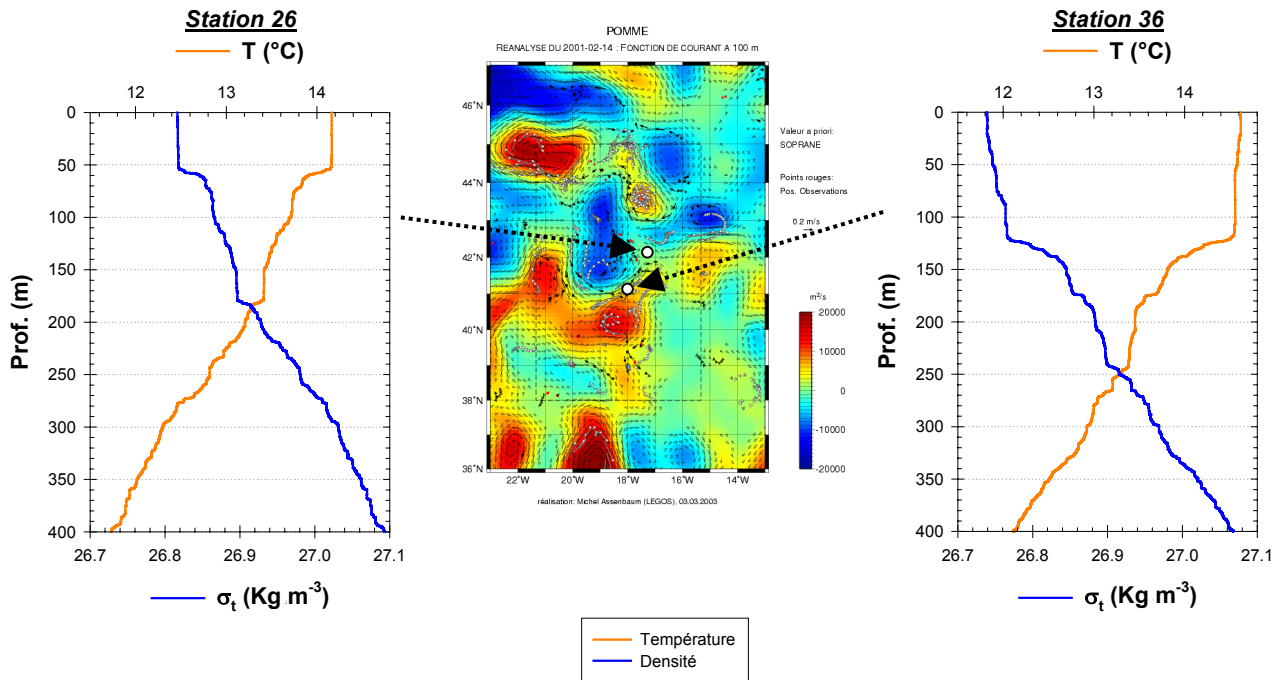


Figure 97. A gauche, profils de température et excès de densité observés à la station 26 (42°N, 17°20'W - 11 fév. 01), mêmes profils à droite pour la station 36 (41°N, 18°W - 13 fév. 01) de POMME 1. Au centre, fonction de courant à 100 m, réanalyse du 14 février 2001.

proximité de la discontinuité de profondeur de couche mélangée hivernale (DPCMH - trait pointillé Figure 19). Cette région a été présentée par Paillet et Arhan (1996a) comme étant une zone de subduction de l'eau modale Nord Atlantique.

VI.2.3.b - Caractéristiques hydrologiques

Les propriétés physiques de la couche de mélange à la station 26 sont homogènes ($T=14.2$ °C et $\sigma_t=26.82$ Kg m⁻³, Figure 97) jusqu'à 57 m (Z_m). Cette profondeur correspond au premier gradient de densité ($\Delta\sigma_t=0.019$ Kg m⁻⁴); un deuxième gradient, plus faible, apparaît à 180 m ($\Delta\sigma_t=0.008$ Kg m⁻⁴). La station 36 échantillonnée 60 milles plus au sud et deux jours plus tard révèle une masse d'eau superficielle plus chaude et plus légère ($T=14.6$ °C et $\sigma_t=26.74$ Kg m⁻³). Elle est aussi moins homogène, l'excès de densité augmente légèrement jusqu'à environ 120 m où l'on observe un premier gradient de 0.015 Kg m⁻⁴. Puis à 180 et 250 m il existe deux gradients moins prononcés (respectivement 0.004 Kg m⁻⁴ et 0.006 Kg m⁻⁴). Notons que la profondeur de mélange calculée à cette station est de 40 m et ne correspond pas à une variation forte de l'excès de densité (Figure 97); il semble donc que la station 36 soit dans la même situation que la station 17 étudiée précédemment. Notons que la présence d'un léger gradient de densité vers 200 m a été systématiquement observée en mai 1988 au sud de 42°N vers 12°E par Paillet et Arhan (1996b); les auteurs observent au-dessus de cette « deuxième » pycnocline la trace de la couche de mélange de l'hiver précédent.

VI.2.3.c - Répartition et nature des stocks biogéochimiques

Aux stations 26 et 36, [Chl a] et [TPC] sont maximales dans la couche de mélange (Figure 98a et 99a, Tableau 12). La concentration diminue jusqu'au gradient de densité principal (respectivement 57 et 120 m à la station 26 et 36); puis, sous cette pycnocline on observe alors une augmentation significative de la concentration en chlorophylle a et carbone particulaire (Tableau 12). Ces maxima profonds ne provoquent pas de variations sur les profils de l'atténuation par le CDOM; la distribution verticale de la matière organique dissoute colorée présente des caractéristiques décrites pour la saison hivernale: homogène en profondeur et légère diminution dans la couche de mélange. Le profil de $c_{CDOM}(412)$ à la station 36 est relativement homogène sur l'ensemble de la colonne et ne présente pas de signal fort.

Station 26

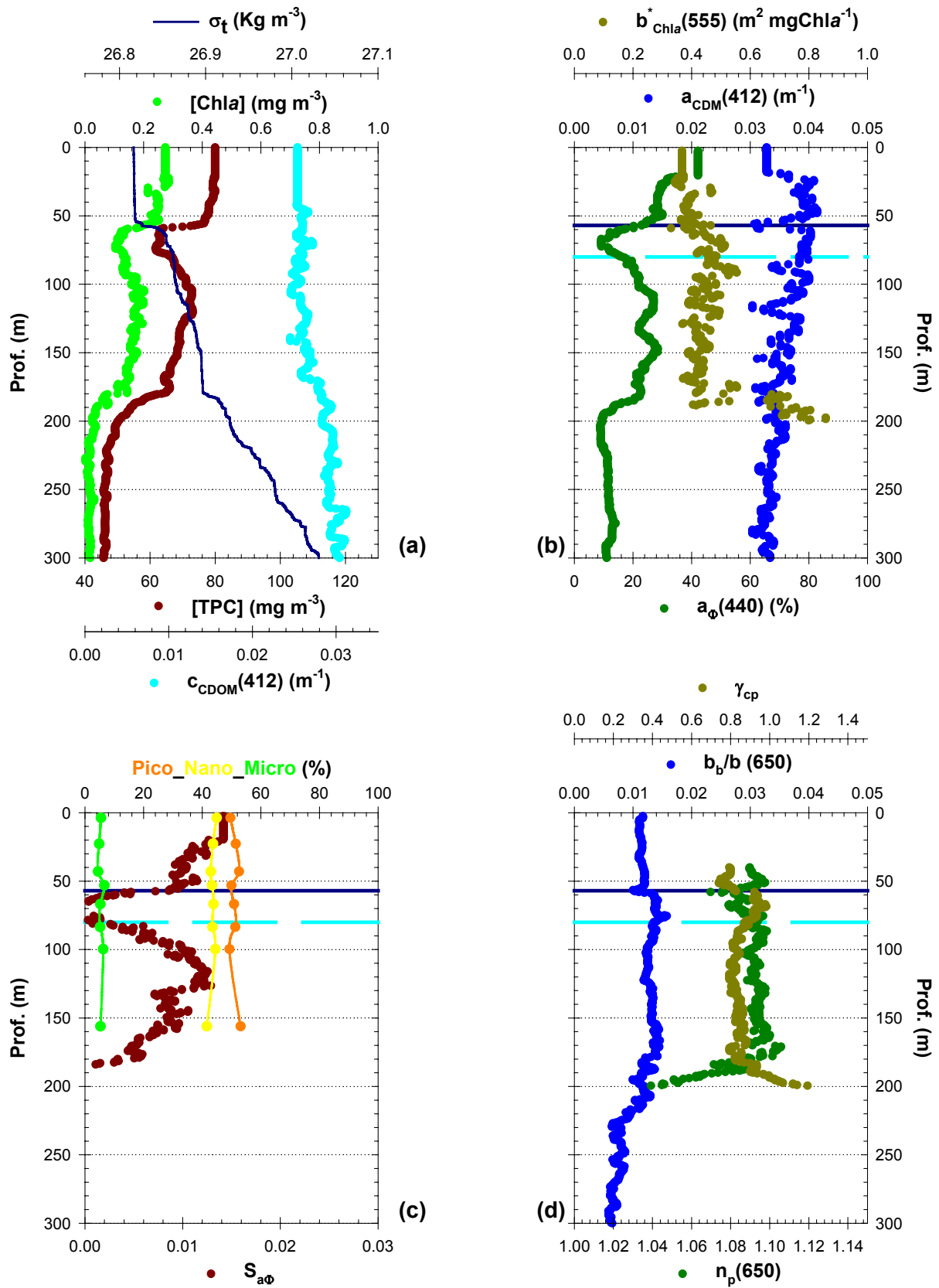


Figure 98. station 26. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Station 36

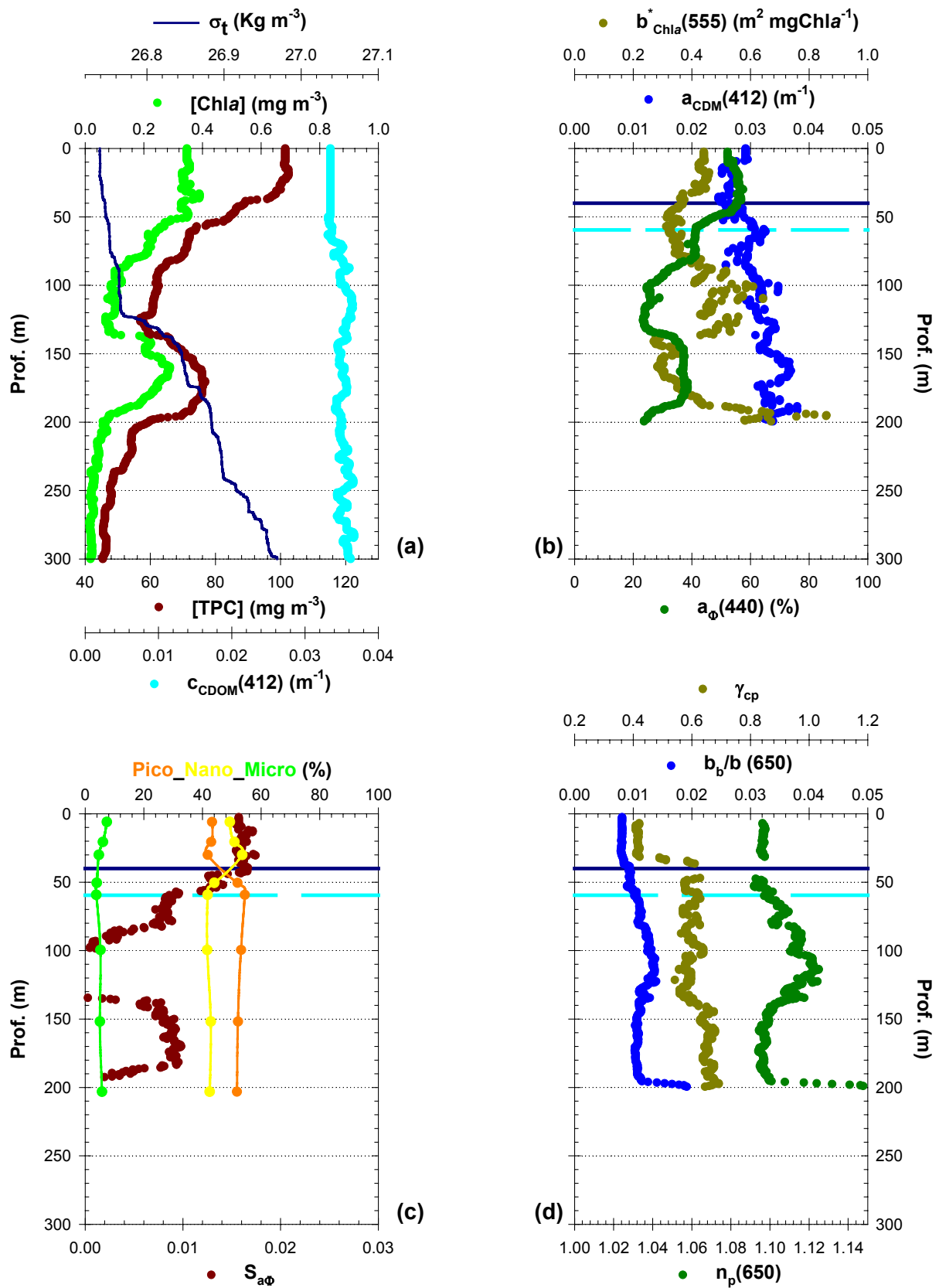


Figure 99. station 36. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Tableau 12. Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 26 et 36 en hiver. Valeurs médianes des paramètres présentés figure 98 et 99. Pour chacune des deux stations, la première colonne correspond à la valeur calculée dans la couche de mélange et la deuxième colonne à la valeur calculée dans le maximum profond.

	Station 26		Station 36	
	0-Z _m	Max. profond	0-Z _m	Max. profond
[Chl <i>a</i>] (mg m ⁻³)	0.27 (± 0.02)	0.17 (± 0.01)	0.35 (± 0.01)	0.26 (± 0.02)
[TPC] (mg m ⁻³)	80 (± 1)	71 (± 2)	101 (± 2)	76 (± 0)
c _{CDOM(412)} (m ⁻¹)	0.025 (± 0)	0.026 (± 0.001)	0.033 (± 0)	0.035 (± 0)
a _{CDM(412)} (m ⁻¹)	0.038 (±0.003)	0.037 (± 0.002)	0.027 (± 0.001)	0.035 (± 0.002)
a _{φ(440)} (%)	30 (± 7)	26 (± 2)	56 (± 5)	38 (± 0)
b [*] _{Chl<i>a</i>(555)} (m ² mgChl <i>a</i> ⁻¹)	0.37 (± 0.04)	0.43 (± 0.03)	0.43 (± 0.05)	0.35 (± 0.03)
pico- (%)	51 (± 1)	51 (± 2)	43 (± 1)	52 (± 9)
nano- (%)	44 (± 1)	43 (± 1)	51 (± 2)	43 (± 9)
micro- (%)	5 (± 0)	6 (± 1)	6 (± 1)	5 (± 1)
S _{aφ} (nm ⁻¹)	0.012 (± 0.002)	0.010 (± 0.001)	0.016 (± 0.001)	0.009 (± 0)
b _b /b(650) (%)	1.1 (± 0.1)	1.3 (± 0)	0.8 (± 0.1)	1.0 (± 0)
γ _{cp}	0.79 (± 0.01)	0.83 (± 0.01)	0.42 (± 0.13)	0.65 (± 0.01)
n _p (650)	1.091 (± 0.002)	1.092 (± 0.002)	1.096 (± 0.005)	1.097 (± 0.001)

Les stocks « profonds » de matériel particulaire sont situés dans la zone aphotique et pourtant, la concentration en chlorophylle n'y est que 37 % (station 26) et 26 % (station 36) inférieure à la valeur moyenne dans la couche mélangée. Concernant le carbone particulaire cette diminution est respectivement de 11 % et 24 %.

Comme nous l'avons déjà observé à la station 17, l'évolution avec la profondeur des différents indices particuliers sous Z_m s'inverse à la profondeur des pics ; néanmoins cette évolution n'est pas aussi évidente que celle constatée précédemment. En fait, seuls $a_{\phi}(440)$ et $S_{a_{\phi}}$ présentent une variation forte au niveau du pic profond. Sous la couche de mélange, ils diminuent tous les deux pour atteindre leur valeur minimale juste au-dessus du pic ; puis ils augmentent significativement dans les maxima profond de [Chl a] et [TPC]. Notons que l'augmentation de $a_{\phi}(440)$ n'est pas due à une diminution de la biomasse détritique [$a_{CDM}(412)$, Figure 98b et 99b] mais bien à une augmentation locale de l'absorption par les pigments du phytoplancton.

VI.2.3.d - Synthèse : origine de la masse d'eau exportée

Le maximum profond observé à la station 17 était essentiellement caractérisé par une variation significative de $\tilde{b}_b(650)$, γ_{cp} et $n_p(650)$; la biomasse phytoplanctonique y était apparemment trop faible pour accroître la proportion d'absorption par le phytoplancton à 440 nm [$a_{\phi}(440)$]. Les caractéristiques des assemblages particuliers dans les maxima profond des stations 26 et 36 sont à l'opposé de la station 17 ; en effet $\tilde{b}_b(650)$, γ_{cp} et $n_p(650)$ ne présentent pas de variations très fortes par rapport aux valeurs relevées dans les couches supérieures alors que % $a_{\phi}(440)$ montre une augmentation de l'ordre de 15 à 20 % à la profondeur des maxima de [Chl a]. Les stocks présents à ces profondeurs ont donc une signature nettement moins détritique que le matériel dans le pic de la station 17 ; **l'isolement de cette masse d'eau est donc certainement plus récent**, ce qui ne surprend pas étant donné la profondeur du pic.

Si l'on fait abstraction de la diminution du coefficient d'absorption avec la profondeur, les spectres d'absorption phytoplanctonique calculés dans la couche mélangée et dans le maximum profond présentent les mêmes caractéristiques spectrales. Par contre, l'absorption phytoplanctonique n'est pas identifiable au niveau de la pycnocline, entre Z_m et le maximum profond (Figure 100). Il semble donc exister une "**filiation**" **entre la masse d'eau abritant le pic profond et les eaux superficielles** ; la présence des maxima vers 200 m pourrait alors

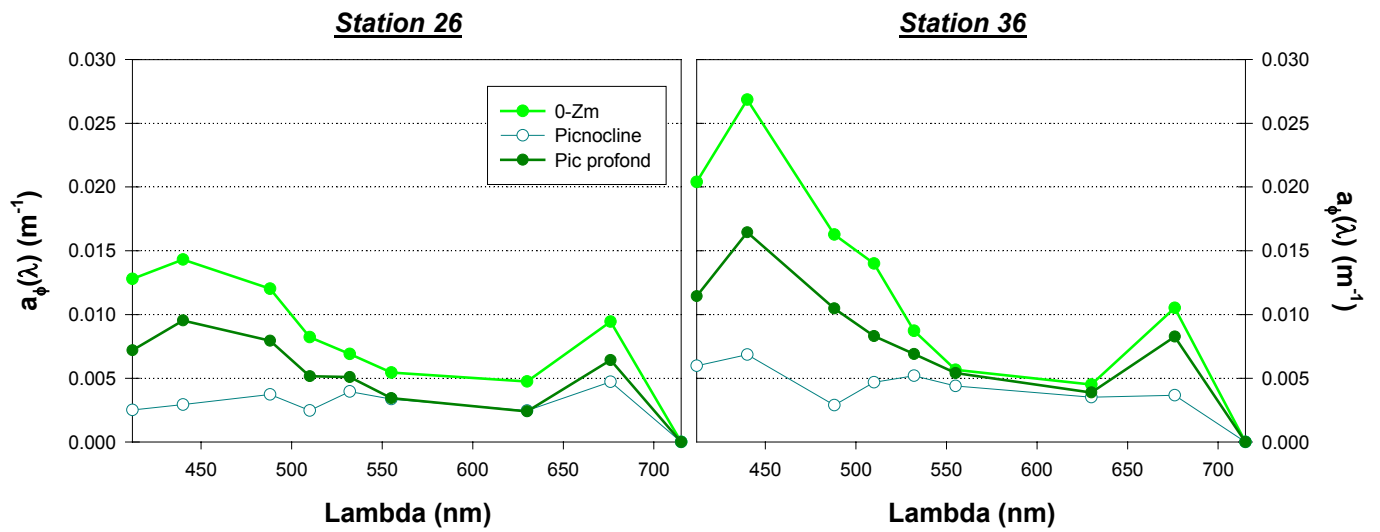


Figure 100. Spectres d'absorption phytoplanctonique à différentes profondeurs à la station 26 et 36 de POMME 1. Calculés par déconvolution numérique du spectre d'absorption totale.

être le résultat de processus de **subduction cross frontale** comme cela a été déjà décrit, par exemple en Méditerranée par Fielding *et al.* (2001). De plus les spectres obtenus sont similaires entre la couche superficielle et le pic mais différents d'une station à l'autre ; ils paraissent donc caractéristiques de la station considérée. Cette indication biogéochimique semble montrer que ces phénomènes de subduction sont des phénomènes relativement locaux.

Enfin, les profils de CDOM n'ont pas encore été influencés par la présence de la pycnocline saisonnière (i.e. la plus proche de la surface) : ils conservent la trace de la couche de mélange hivernale. Cela tend à prouver que la stratification de la colonne ne s'est instaurée que récemment, peut-être de la même façon qu'à la station 17. Aux stations 26 et 36, il semble donc que l'**exportation** de matériel en profondeur ainsi que la **stratification** soient deux **processus relativement récents** ; dans ces conditions on peut supposer qu'ils soient **en partie interdépendants**.

VI.3) Printemps : Etablissement de la stratification et développement phytoplanctonique préférentiel ; Diatomées vs Flagellés

En hiver (campagne POMME 1) nous avons observé que les forçages hydrodynamiques étaient responsables d'une importante variabilité de la répartition verticale du matériel particulaire. Cela pourrait créer des conditions de développement différentes pour le phytoplancton ; mais finalement ces forçages ne semblent pas influencer la composition du matériel autotrophe (évaluée par les marqueurs pigmentaires) qui présente une faible variabilité.

Le stock hivernal de phytoplancton est celui qui est susceptible « d'ensemencer » la floraison printanière. Celle-ci dépend de l'établissement de la stratification consécutive au réchauffement des eaux de surface et à la remontée de la pycnocline saisonnière ; la stratification de la colonne fixe de nouvelles conditions de développement pour la communauté autotrophe et la nature du matériel biogène évolue (cf. Section V). Or les tourbillons anticycloniques concentrent des eaux chaudes et légères alors que le phénomène inverse se manifeste au cœur des tourbillons cycloniques ; on peut alors légitimement se demander dans quelle mesure l'activité méso-échelle influence la formation d'une couche de surface en cours de stratification et donc influence la composition de la communauté

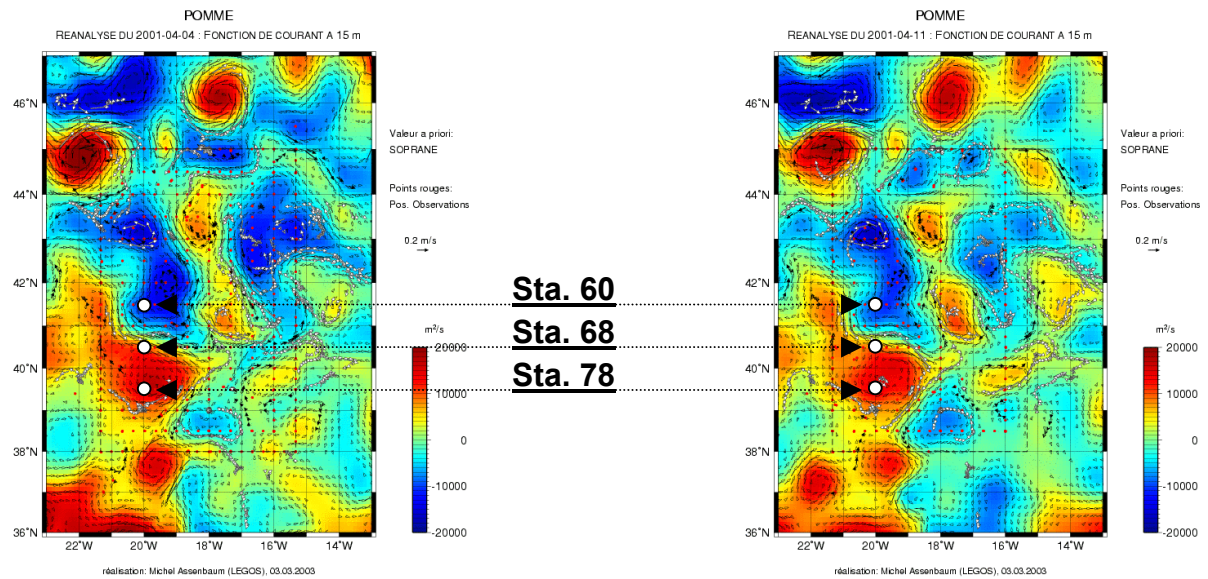


Figure 101. Les points blancs représentent les positions des stations 60 (7 avril 2001 - 41°30'N, 20°W), 68 (9 avril 2001 - 40°30'N, 20°W) et 78 (11 avril 2001 - 39°30'N, 20°W) ; ils sont superposés aux cartes de fonction de courant à 15 m, réanalyses du 04 (à gauche) et du 11 avril 2001 (à droite).

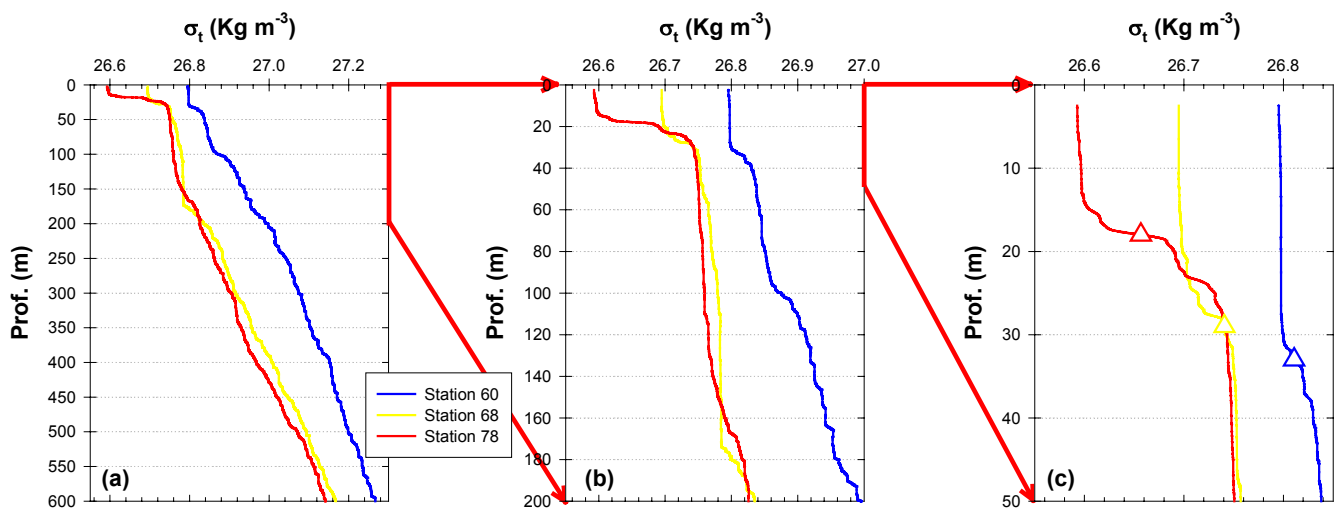


Figure 102. Excès de densité aux stations 60, 68 et 78 de POMME 2. (a) de 0 à 600 m, (b) de 0 à 200 m et (c) de 0 à 50 m. Les profondeurs de couche de mélange calculées (Z_m) sont portées sur les profils 0-50 m (triangles).

autotrophe qui commence à se développer. C'est l'objet de la présente section qui tentera d'analyser la variabilité qualitative de la biomasse autotrophe au moment du « bloom » et son éventuelle dépendance vis-à-vis du forçage à moyenne échelle.

Les critères présidant au choix de stations permettant cette analyse étaient les suivants : elles devaient être explorées dans des structures différentes mais dans une zone géographique restreinte afin que l'intervalle de temps entre la première et la dernière station soit minimal.

VI.3.1. Caractéristiques hydrologiques

Notre choix s'est donc porté sur les stations 60, 68, et 78 ; 4 jours (96 h) séparent la première de la dernière et elles appartiennent respectivement à une structure cyclonique, frontale et anticyclonique (Figure 101). La station 60 (cyclonique) se démarque nettement des deux autres stations par un profil de densité présentant des valeurs plus élevées qui traduisent la remontée d'eau profonde à l'intérieur de ce type de structure (McGilliguddy *et al.*, 1999). La station 68 est située dans une zone frontale mais étant plus proche de l'anticyclone que du cyclone, les valeurs de σ_t en profondeur sont similaires à celle de la station 78 (Figure 102).

Le profil de densité de chaque station peut être analysé selon trois parties distinctes. De 600 m à ~150 m, la décroissance de σ_t est monotone (Figure 102a). Entre 40 et 150-200 m, la trace de la couche de mélange hivernale (densité relativement homogène) est observée à chaque station (Figure 102b), les limites supérieures et inférieures de cette couche étant variables d'une station à l'autre. Enfin le profil de σ_t dans la couche superficielle témoigne de l'établissement d'un gradient de densité d'intensité variable selon la station considérée (Figure 102c).

Hormis l'excès de densité des masses d'eau composant la colonne, la principale **différence** entre ces **stations** réside donc dans **l'intensité de la pycnocline** ; nous verrons par la suite que ce gradient de densité ($\Delta\sigma_t$) semble jouer un rôle majeur dans l'établissement de populations phytoplanctoniques différentes.

VI.3.2. Répartition et nature des stocks biogéochimiques

A la station 60 (Figure 103), [Chl a] moyenne dans la couche mélangée est de 0.55 mgChl a m $^{-3}$ (\pm 0.03) et le carbone particulaire atteint une valeur de 138 mgC m $^{-3}$ (\pm 4) (Tableau 13). Le profil de l'atténuation par la matière organique dissoute colorée ne présente pas de variations au niveau de la pycnocline : $c_{CDOM(412)}$ est constant entre 0 et 90 m

Station 60

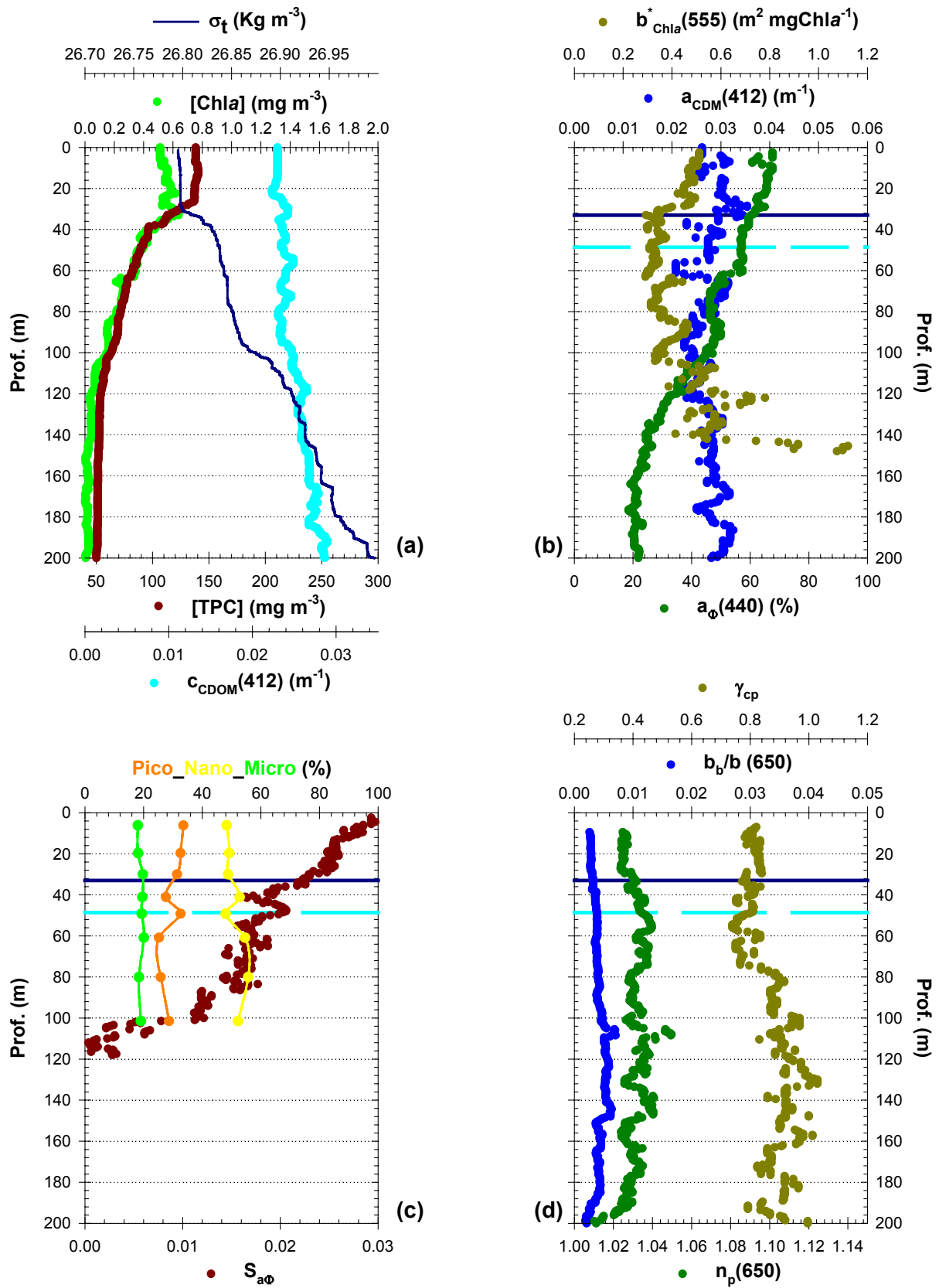


Figure 103. station 60. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Station 68

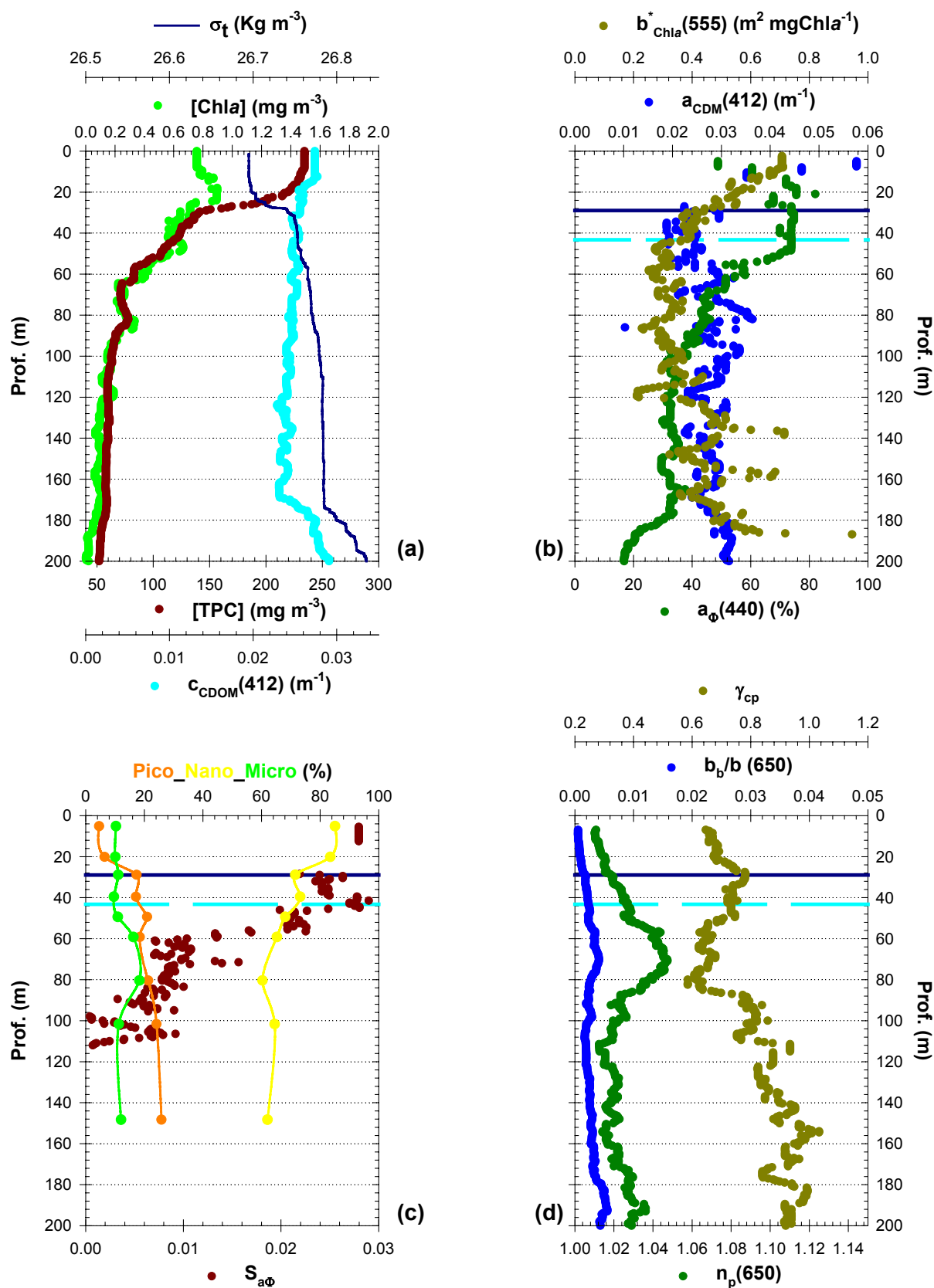


Figure 104. station 68. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Station 78

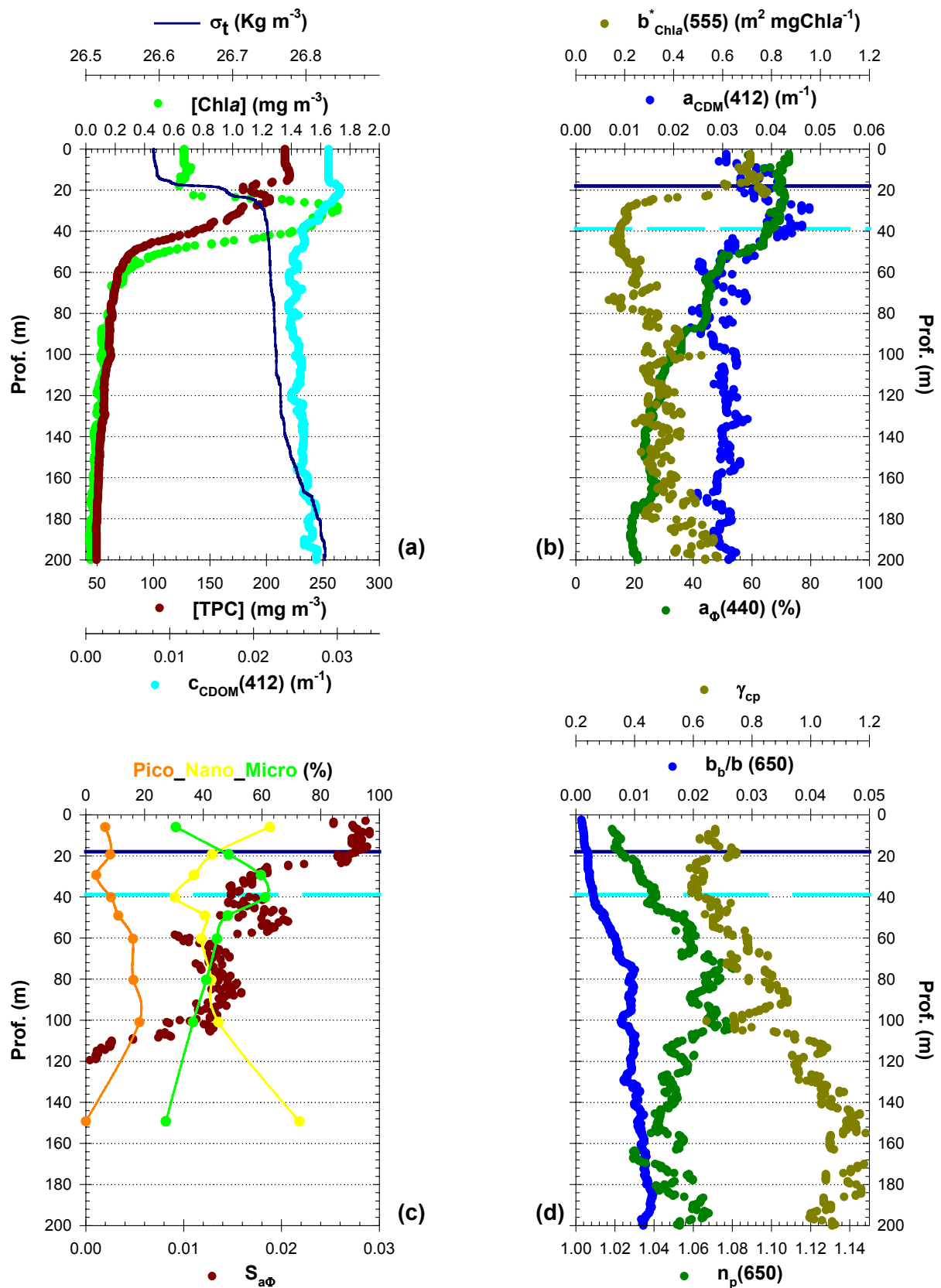


Figure 105. station 78. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Tableau 13. Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 60, 68 et 78 au printemps. Valeurs médianes, calculées dans la couche de mélange, des paramètres présentés figure 103, 104 et 105. La valeur calculée entre la profondeur de mélange et la profondeur euphotique a été ajoutée pour la station 78. L'écart à la médiane moyen est entre parenthèses. La valeur de l'indice de taille pigmentaire (ITP) ainsi que les concentrations médianes en nitrates dans la couche de mélange ont été ajoutées.

	Station 60 (Cyclone)	Station 68 (Front)	Station 78 (Anticyclone)	
	0-Z _m	0-Z _m	0-Z _m	Z _m -Z _e
[Chl _a] (mg m ⁻³)	0.55 (± 0.03)	0.79 (± 0.07)	0.67 (± 0.01)	1.54 (± 0.34)
[TPC] (mg m ⁻³)	138 (± 4)	230 (± 8)	216 (± 4)	179 (± 13)
c _{CDOM(412)} (m ⁻¹)	0.023 (± 0)	0.027 (± 0.001)	0.029 (± 0)	0.028 (± 0.001)
a _{CDM(412)} (m ⁻¹)	0.030 (± 0.002)	0.035 (± 0.016)	0.034 (± 0.008)	0.040 (± 0.003)
a _{φ(440)} (%)	65 (± 7)	68 (± 19)	70 (± 11)	70 (± 1)
b [*] _{Chl_a(555)} (m ² mgChl _a ⁻¹)	0.47 (± 0.07)	0.61 (± 0.12)	0.71 (± 0.11)	0.22 (± 0.16)
pico- (%)	33 (± 1)	6 (± 4)	7 (± 1)	6 (± 2)
nano- (%)	49 (± 0)	83 (± 4)	53 (± 10)	40 (± 13)
micro- (%)	18 (± 1)	10 (± 0)	40 (± 9)	54 (± 15)
S _{aφ} (nm ⁻¹)	0.026 (± 0.003)	0.028 (± 0.013)	0.028 (± 0)	0.018 (± 0.004)
b _b /b(650) (%)	0.3 (± 0.1)	0.1 (± 0)	0.1 (± 0)	0.2 (± 0)
γ _{cp}	0.81 (± 0.02)	0.68 (± 0.02)	0.67 (± 0.03)	0.62 (± 0.03)
ITP	5.48	5.71	8.72	10.16
n _p (650)	1.025 (± 0.002)	1.013 (± 0.002)	1.021 (± 0.001)	1.032 (± 0.003)
[NO ₃ ⁻] (μM)	4.18 (± 0.11)	0.41 (± 0.27)	0.47 (± 0)	0.70 (± 0.22)

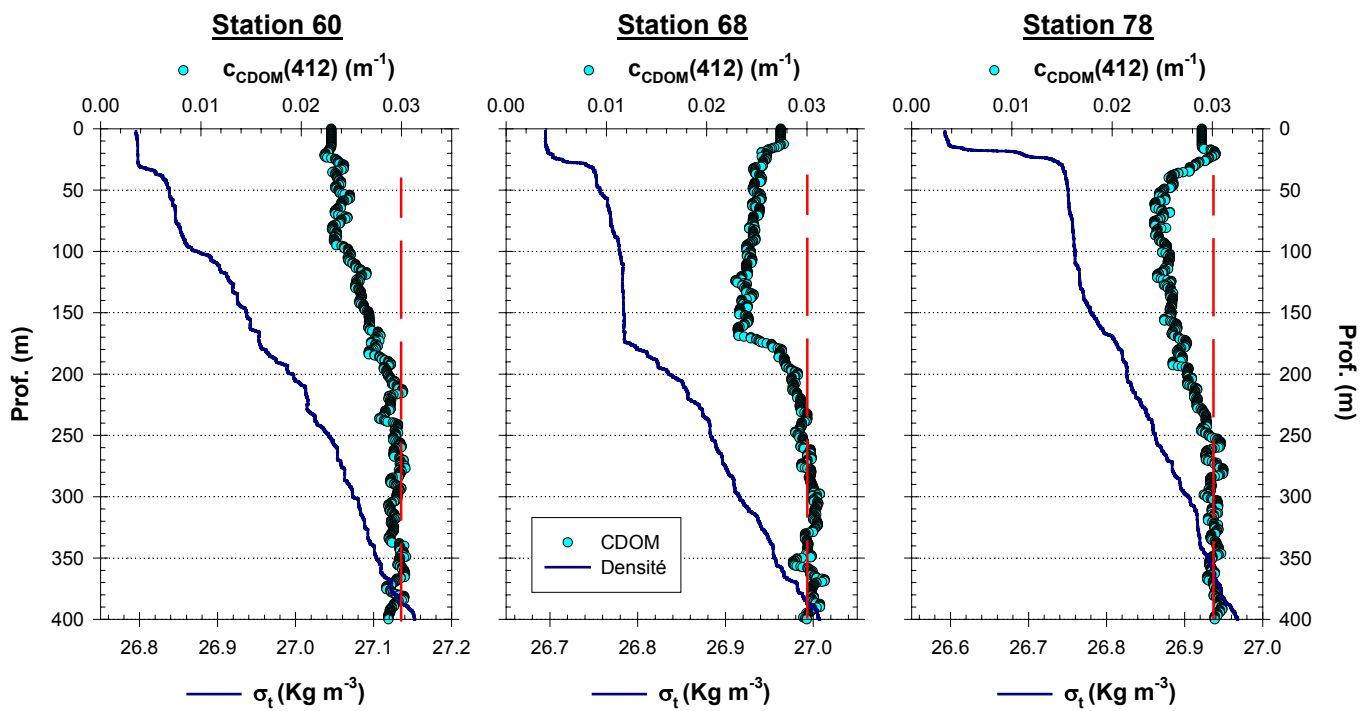


Figure 106. Profils de l'atténuation par le matériel organique dissous coloré à 412 nm ainsi que de l'excès de densité entre la surface et 400 m. Le trait vertical discontinue rouge correspond à la valeur profonde de $c_{\text{CDOM}}(412)$ ($\sim 0.030 \text{ m}^{-1}$ à 600 m).

($0.023 \text{ m}^{-1} \pm 0$) et augmente de façon monotone au dessous du deuxième gradient de densité observé à 100 m. La répartition verticale des stocks particuliers et dissous à cette station est globalement équivalente à celle observée pour la médiane des stations POMME 2 (printemps).

A la station 68 (Figure 104), entre la surface et Z_m , on observe en moyenne $0.79 \text{ mgChla m}^{-3}$ (± 0.07) et 239 mgC m^{-3} (± 8) ; [Chla] présente néanmoins un léger pic subsuperficiel au niveau de la pycnocline (de l'ordre de 0.9 mg m^{-3}) qui n'apparaît pas sur le profil de [TPC]. L'atténuation par le CDOM à 412 nm augmente légèrement au dessus du pic de chlorophylle mais la seule variation importante intervient au niveau du gradient de densité (170 m) où $c_{\text{CDOM}(412)}$ est équivalente à la valeur profonde ; entre Z_m et 170 m $c_{\text{CDOM}(412)}$ est peu variable ($0.024 \text{ m}^{-1} \pm 0.001$).

La station 78 se démarque nettement de la situation saisonnière moyenne par une valeur de [Chla] maximale sous le gradient de densité ($\sim 1.72 \text{ mgChla m}^{-3}$ à 28 m, Figure 105a) alors que [Chla] moyenne dans la couche mélangée est du même ordre de grandeur qu'aux autres stations ($0.67 \text{ mgChla m}^{-3} \pm 0.02$, Tableau 13). La répartition du carbone particulaire est plus classique avec un maximum de [TPC] enregistré dans la couche de mélange ($216 \text{ mgC m}^{-3} \pm 4$) ; cependant il existe aussi un maximum local sous Z_m et au-dessus du pic de chlorophylle (203 mgC m^{-3} à 25 m). Enfin, sous 50 m de profondeur et jusqu'à ~ 200 m, la valeur de $c_{\text{CDOM}(412)}$ est inférieure à la valeur profonde ($0.026 \text{ m}^{-1} \pm 0.001$) ; les organismes à l'origine des maxima locaux de [Chla] et [TPC] semblent être impliqués dans l'augmentation de $c_{\text{CDOM}(412)}$ jusqu'à la profondeur de la pycnocline.

A chacune des stations, les profils de $c_{\text{CDOM}(412)}$ montrent une décroissance à partir d'une profondeur variant entre 150 et 250 m (Figure 106) ; cette répartition du CDOM est caractéristique de cette saison (cf. Section V) et constitue vraisemblablement « l'enregistrement » de la couche de mélange hivernale. Le déficit de CDOM sous la profondeur de mélange n'a pas encore été comblé comme nous l'avons déjà observé aux stations 114 et 148 de POMME 1. Néanmoins, et contrairement à ces stations « hivernales » (114 et 148), on commence à observer une légère augmentation du signal à proximité de la pycnocline des stations 68 et 78.

La proportion d'absorption phytoplanctonique à 440 nm dans la zone euphotique est peu variable d'une station à l'autre (de 65 à 70 %, Figure 103b, 104b et 105b). De même, les valeurs de $\tilde{b}_b(650)$ (< 0.3 %) et $n_p(650)$ (1.013 à 1.032) sont relativement peu différentes entre ces stations et traduisent essentiellement la forte prédominance de matériel vivant, en particulier phytoplanctonique à cette saison. Notons que les valeurs de $\tilde{b}_b(650)$ et donc $n_p(650)$ sont assez faibles et peuvent être sujettes à caution ; cette gamme de variations de $n_p(650)$ correspond néanmoins à des valeurs déjà rapportées dans la littérature (Bricaud *et al.*, 1988 ; Aas, 1996) et les trois stations ont été prospectées en 4 jours. Ainsi, bien que les valeurs absolues puissent être discutables, nous estimons qu'elles sont comparables à l'échelle des stations 60, 68 et 78.

Les communautés autotrophes dans les couches mélangées des trois stations étudiées sont systématiquement dominées par le nanophytoplancton dont la plus importante proportion est observée au niveau de la structure frontale ($83 \% \pm 4$). Le picophytoplancton représente $33 \% (\pm 1)$ de la biomasse autotrophe à la station 60 (dans le tourbillon cyclonique) et moins de 7% aux autres stations (Tableau 13). La plus forte proportion de microphytoplancton est observée dans le tourbillon anticyclonique ($40 \% \pm 9$, Sta. 78) ; cette classe de taille devient majoritaire ($54 \% \pm 15$) sous la pycnocline, à la profondeur du pic de [Chla].

De la station 60 à la station 78, la valeur de γ_{cp} dans la couche mélangée diminue nettement (de 0.81 ± 0.02 à 0.67 ± 0.03) ; à l'inverse $b^*_{Chla}(555)$ augmente de $0.47 (\pm 0.07)$ à $0.71 (\pm 0.11) \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$. Dans le pic de [Chla] sous la pycnocline de la station 78, on observe les plus faibles valeurs de γ_{cp} (0.62 ± 0.03) et $b^*_{Chla}(555)$ ($0.22 \pm 0.16 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$).

VI.3.3. Synthèse : Discrimination biooptique des communautés phytoplanctoniques et influence des structures méso-échelles

Contrairement à ce que nous avons observé en hiver, les **structures méso-échelles** dans la zone POMME, au **printemps**, semblent responsables d'une **différenciation** au sein **des communautés phytoplanctoniques**. Ces modifications de la composition de la biomasse sont potentiellement responsables de modifications plus ou moins nettes de certaines grandeurs optiques qui peuvent alors être utilisées en retour pour les caractériser.

Comme nous l'avons constaté lors de l'analyse de la variabilité saisonnière (cf. Section V) la pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}) diminue lorsque l'indice de taille

augmente (Tableau 13). Cependant quand la proportion de picophytoplancton diminue d'un facteur 5 (de 33 à 6 %), γ_{cp} diminue de 17 % (de 0.81 à 0.68) ; mais quand la part du microphytoplancton augmente dans les mêmes proportions (de 10 à 54 %), γ_{cp} ne diminue que de 10 % (de 0.68 à 0.62). La pente du spectre d'atténuation particulière est donc effectivement **liée à la taille moyenne des particules** mais il semble qu'elle soit **plus sensible** à la **frontière des 2 μm de diamètre qu'à celle des 10 μm** . La discrimination entre nano- et microphytoplancton à partir de γ_{cp} seul est donc plus difficile.

$b^*_{Chla(555)}$ présente des valeurs supérieures à $0.5 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$ quand le nanophytoplancton est majoritaire ; et la plus faible valeur ($0.22 \pm 0.16 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$) est observé à une profondeur où le microphytoplancton prédomine la biomasse autotrophe. Ces observations dans l'Atlantique nord-est sont similaires à celles menées par Claustre *et al.* (2000) en Méditerranée dans des situations prédominées par des flagellés (nano-) ou des diatomées (micro-). Ainsi dans le cas d'une biomasse phytoplanctonique importante (forte proportion d'absorption par les pigments), si γ_{cp} montre une forte proportion de cellules de tailles supérieures à $2 \mu\text{m}$, $b^*_{Chla(555)}$ pourrait permettre de **différencier** cette population entre une prédominance par **les flagellés ou les diatomées**.

L'accroissement du CDOM à proximité de la pycnocline aux stations 68 et 78 constitue une relative surprise compte tenu des observations médianes à cette période (cf. Section V) ; cette augmentation paraît dépendre de l'intensité de la pycnocline. En effet, un maximum local de CDOM est observé uniquement à la station 78 qui est la seule présentant un pic de chlorophylle dominé par des diatomées sous la pycnocline. C'est aussi la station où le gradient de densité est le plus fort comparativement aux stations du cyclone et du front. Ces différences de stratification sont probablement dues à la nature même des structures : le **tourbillon cyclonique** est caractérisé par une remontée d'**eaux froides** venant du fond qui nécessitent alors un **forçage plus important pour être stratifiées** ; à l'inverse, un **tourbillon anticyclonique** a tendance à accumuler des masses d'**eau chaudes et légères** en son centre, ce qui peut donc contribuer à **accélérer la stratification** de la colonne.

Au fur et à mesure que la pycnocline se renforce, on observe une augmentation de la concentration en chlorophylle *a*, carbone particulaire et matière organique dissoute colorée, augmentation révélatrice d'un **développement phytoplanctonique qui s'accroît du cyclone à l'anticyclone**. Paradoxalement, il est généralement admis qu'un tourbillon

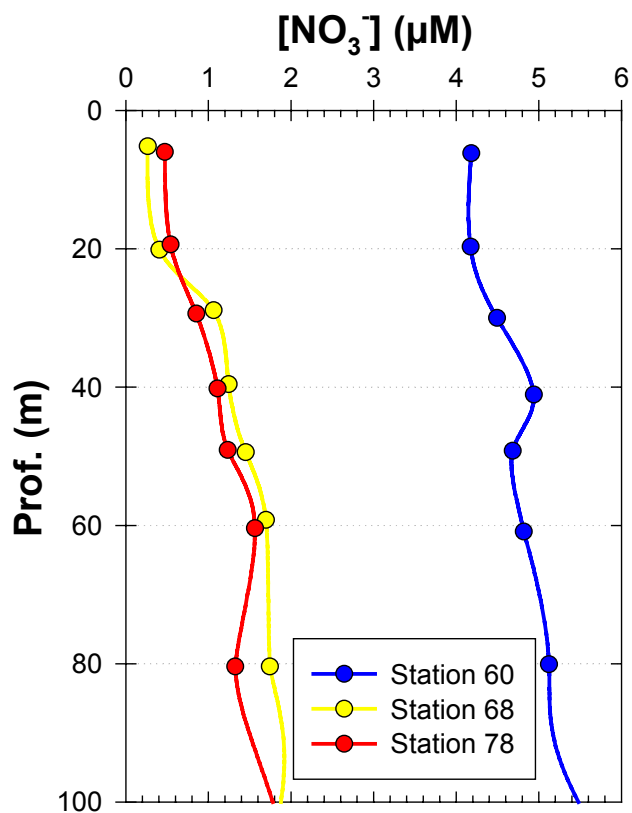


Figure 107. Profils de la concentration en nitrates aux stations 60, 68 et 78.

cyclonique permet une production plus importante au travers d'un apport de nutriments dans la zone euphotique (Allen, 1996 ; Bidigare *et al.*, 2003). La quantité de nitrates à la station 60 est effectivement plus élevée qu'aux deux autres stations (Figure 107).

De telles concentrations de sels nutritifs autorisent le développement d'une communauté basée sur une production nouvelle et le groupe des diatomées (microphytoplancton) est connu pour jouer un rôle important dans ce type d'environnement (Goldman, 1988 ; Goldman, 1993). Mais la faible stratification de la colonne d'eau à la station 60 traduit l'existence de phénomènes de convection plus forts qu'aux autres stations. Et l'étude en zone frontale de Claustre *et al.* (2000) a montré la prédominance de diatomées lorsque la vitesse horizontale diminuait ; ce groupe semble avoir une préférence envers les situations stables. Les conditions hydrologiques dans le **tourbillon cyclonique** ne sont donc pas encore favorables à l'établissement d'une population de diatomées et les stocks de nutriments ne sont pas épuisés ; il faudra certainement **attendre** que les **forçages météorologiques stabilisent la colonne d'eau** pour assister à une **véritable floraison** dans la couche superficielle au printemps.

A l'inverse la stratification de plus en plus intense dans l'**anticyclone** (station 78) contribue à diminuer les mouvements de convections au niveau du gradient de densité créant ainsi des **conditions plus favorables aux diatomées**. L'extension de la zone euphotique leur permet de se développer sous Z_m où la quantité de nitrates est plus élevée que dans la couche mélangée ; la PAR plus faible en profondeur n'est pas un problème car certaines espèces de diatomées sont adaptées aux faibles intensités lumineuses (Goldman et McGilliguddy, 2003). Notons que la présence de diatomées dans un pic sous Z_m peut aussi être due à une limitation en silice et fer dans la couche de mélange (Parslow *et al.*, 2001) ; ne disposant pas de telles mesures, cette possibilité ne peut être vérifiée.

Finalement, à l'époque de l'année où la stratification se met en place et conditionne le développement des communautés autotrophes, les **structures tourbillonnaires** paraissent avoir une **influence** non négligeable sur l'**établissement préférentiel** de certaines **populations phytoplanctoniques**. Alors qu'en période hivernale l'influence potentiellement "bénéfique" des **tourbillons cycloniques** n'était pas évidente, il semble qu'ils représentent un **frein au développement phytoplanctonique printanier** en "retardant" la mise en place de la stratification et donc de la floraison. De même l'observation d'un maximum de chlorophylle sous la pycnocline dans un tourbillon anticyclonique est contraire à ce qui est généralement

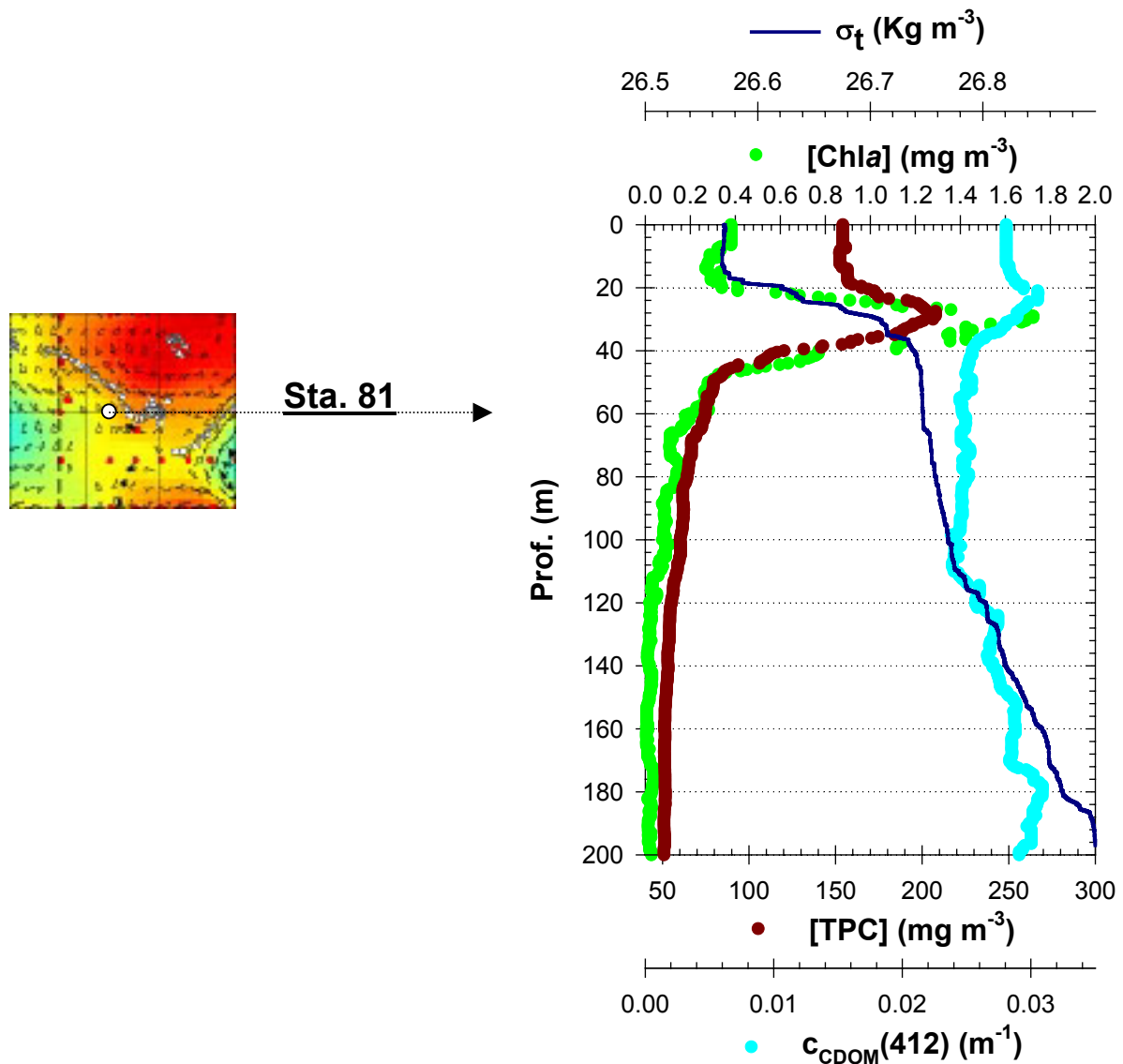


Figure 108. A gauche, position de la station 81. A droite, profils de la concentration en chlorophylle *a* ($[\text{Chla}]$), en carbone particulaire ($[\text{TPC}]$) et atténuation par la matière organique dissoute colorée à 412 nm $[c_{\text{CDOM}(412)}]$. Le profil d'excès de densité (σ_t) est tracé pour juger de l'intensité de la stratification.

rapporté ; habituellement un tel maximum sub-superficiel est observé dans les tourbillons cycloniques alors que les plus fortes concentrations de chlorophylle des tourbillons anticycloniques sont observées dans la couche de mélange (McGilliguddy et Robinson, 1997 ; Mizobata *et al.*, 2002). Il semble donc que nos observations aient été menées à des moments particulier de l'évolution de ces structures : la floraison a déjà eu lieu dans la couche superficielle de l'anticyclone alors qu'elle devrait se développer dans le cyclone quand les conditions seront favorables.

VI.3.4. Cas particulier : Station 81, mise en place du système stratifié estival

Les profils saisonniers nous avaient permis d'observer, qu'en moyenne, le maximum de CDOM était une particularité estivale ; la période printanière associée à la floraison (POMME 2) ne présentait pas de signature particulière en CDOM au niveau des tendances médianes. La stratification plus avancée dans le tourbillon anticyclonique induit une déviation par rapport à cette tendance saisonnière : la station 78 présente un maximum subsuperficiel de CDOM au dessus du maximum de chlorophylle.

Cet aspect se renforce encore un peu plus à la station 81, dernière station échantillonnée pendant POMME 2. Située au sud du tourbillon anticyclonique, elle est dans une zone où l'intensité des phénomènes méso-échelle est du même ordre de grandeur que celle constatée en été (Figure 108). La couche superficielle est dépourvue de nutriments ($[\text{NO}_3^-]=0.06 \mu\text{M}$) et c'est la première station de l'année où l'on peut observer une accumulation de matière essentiellement sous la pycnocline où $[\text{Chl}a]$, $[\text{TPC}]$ et $c_{\text{CDOM}}(412)$ covarient pour la première fois. D'après les analyses pigmentaires, ces maxima sont dus à un assemblage phytoplanctonique composé à 43 % de microphytoplancton, 36 % de nanophytoplancton et 21 % de picophytoplancton. Comparativement à la station 78, la **diminution** du **carbone particulaire** et du **CDOM en surface** ainsi que l'**augmentation** de la proportion du **picophytoplancton** dans le pic **préfigure la situation estivale**.

VI.4) Eté : Homogénéité hydrologique dans la zone POMME

La période estivale est caractérisée par une intensité des tourbillons de moyenne échelle plus faible qu'aux autres saisons (Figure 83). Les conditions météorologiques sont relativement stables depuis le début de l'été et les caractéristiques hydrologiques varient peu sur la zone d'étude ; concernant l'ensemble des stations du premier leg, la profondeur de mélange (Z_m) varie de 9 à 46 m (valeur médiane : $31 \text{ m} \pm 7$). Les stations 4 et 6 présentées

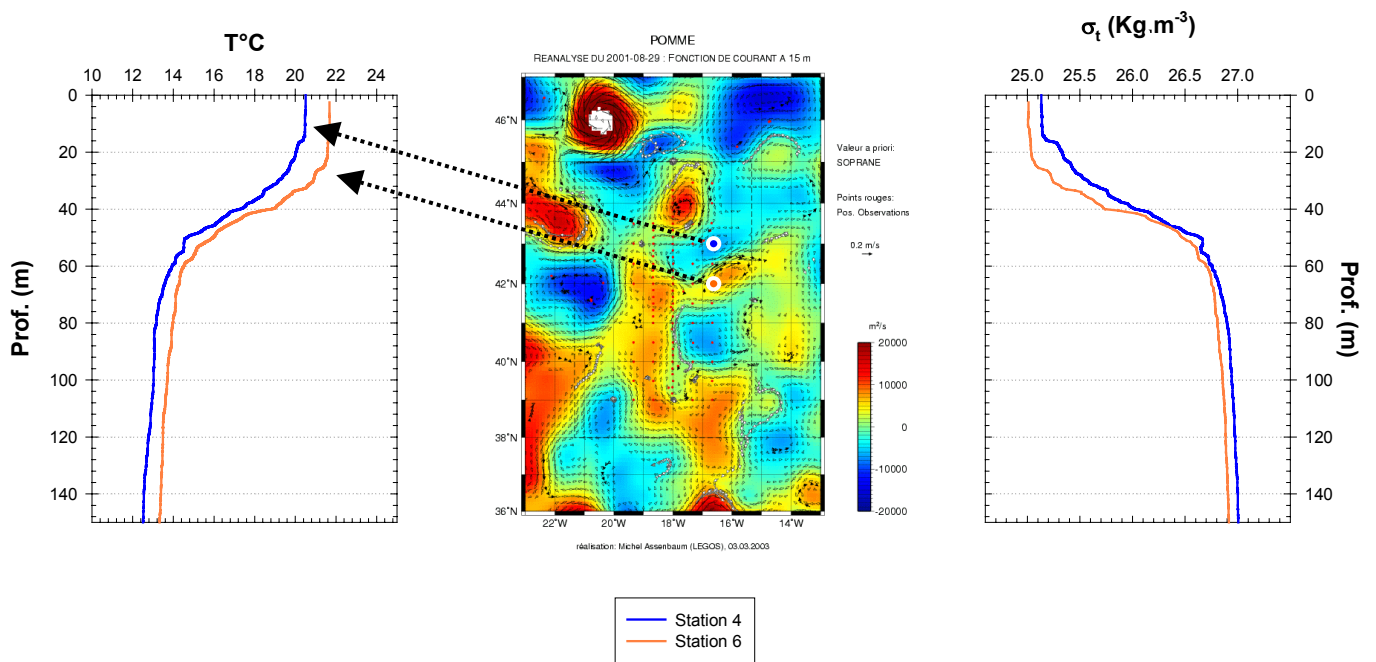


Figure 109. Profils de température (T, à gauche) et d'excès de densité (σ_t , à droite) aux stations 4 (26 août 2001, 20h30, trait bleu) et 6 (27 août 2001, 15h, trait orange). Les points blancs symbolisent les positions de ces stations sur la carte de réanalyse du 29 août 2001.

ci-dessous ont été prospectées sur le bord est du rectangle POMME, respectivement dans une structure cyclonique et anticyclonique afin de juger de l'influence de ces tourbillons à une saison où leur intensité est particulièrement faible.

VI.4.1. Caractéristiques hydrologiques

Les profils de température et excès de densité sont remarquablement similaires aux profils médians qui avaient été calculés section V ; la couche homogène en surface est séparée des eaux profondes par un gradient de densité localisé vers 30 m. Cette similarité est le résultat de la diminution des forçages météorologiques depuis plusieurs semaines ; la structure hydrologique de la colonne d'eau (profondeur de la pycnocline, gradient de densité, ...) est alors peu variable sur l'ensemble de la zone d'étude, et l'influence locale des tourbillons sur les caractéristiques hydrologiques apparaît clairement.

La masse d'eau présente dans la couche de mélange de la station 4 (cyclonique) est plus froide que celle de la station 6 (anticyclonique) avec respectivement 20.4 et 21.6 °C ; elle est aussi plus dense de 0.15 Kg m⁻³ (respectivement 25.15 et 25.00 Kg m⁻³, Figure 109). Ces caractéristiques sont typiques des tourbillons cycloniques (upwelling au centre) et le profil de σ_t met en évidence cette remontée d'eaux profondes qui influence la pycnocline. La densité est toujours plus élevée à la station 4 mais sous 40 m la différence entre les deux stations est relativement constante et n'excède jamais 0.1 Kg m⁻³. Au-dessus de cette profondeur le profil de σ_t à la station 6 décroît plus rapidement qu'à la station 4 et l'écart maximal (0.36 Kg m⁻³) est observé à 33 m. Le **gradient de densité** à la **station 4** est de **0.035 Kg m⁻⁴** (entre 14 et 60 m) alors qu'il est de **0.045 Kg m⁻⁴** (entre 24 et 60 m) à la **station 6** ; cette différence montre bien l'effet des tourbillons sur l'intensité de la stratification.

VI.4.2. Répartition et nature des stocks biogéochimiques

Une fois encore, les profils de [Chl*a*], [TPC] et $c_{CDOM}(412)$ sont remarquablement similaires aux profils médians saisonniers (Figure 110a et 111a) : les plus fortes concentrations sont observées dans un pic formé sous la profondeur de mélange. La principale différence entre les deux stations concerne l'évolution des valeurs médianes entre la couche de surface et le pic (Table 5). Au niveau du maximum profond, la station 4 présente des valeurs plus faibles qu'à la station 6 mais elles sont plus élevées dans la couche superficielle ; ainsi entre le pic et la surface, [TPC] diminue de 21 % dans le cyclone et de 32 % dans l'anticyclone. Cette modification de la répartition verticale n'influence pas les stocks entre 0 et 400 m qui sont équivalents entre les deux stations (Tableau 14).

Station 4

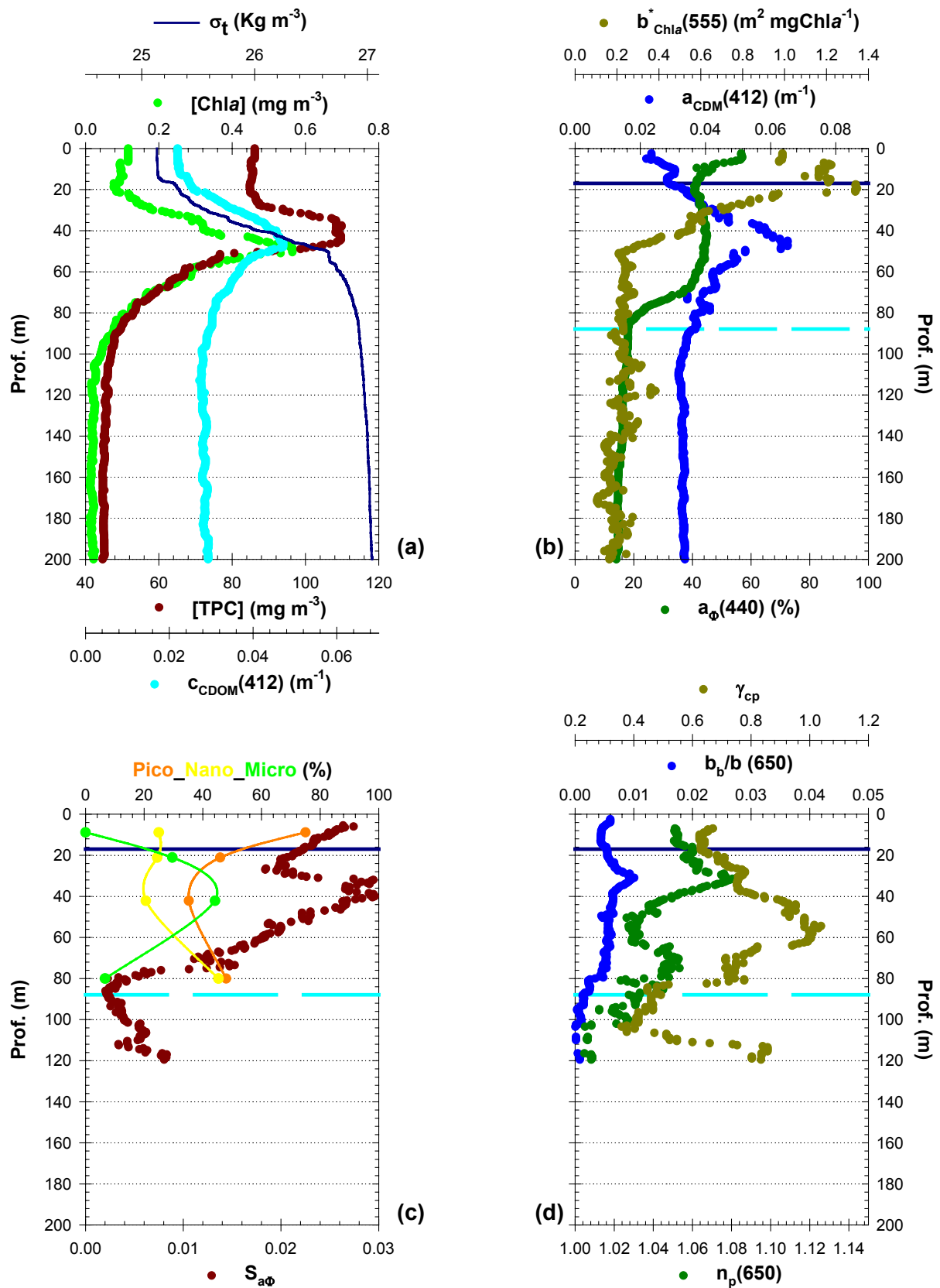


Figure 110. station 4. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Station 6

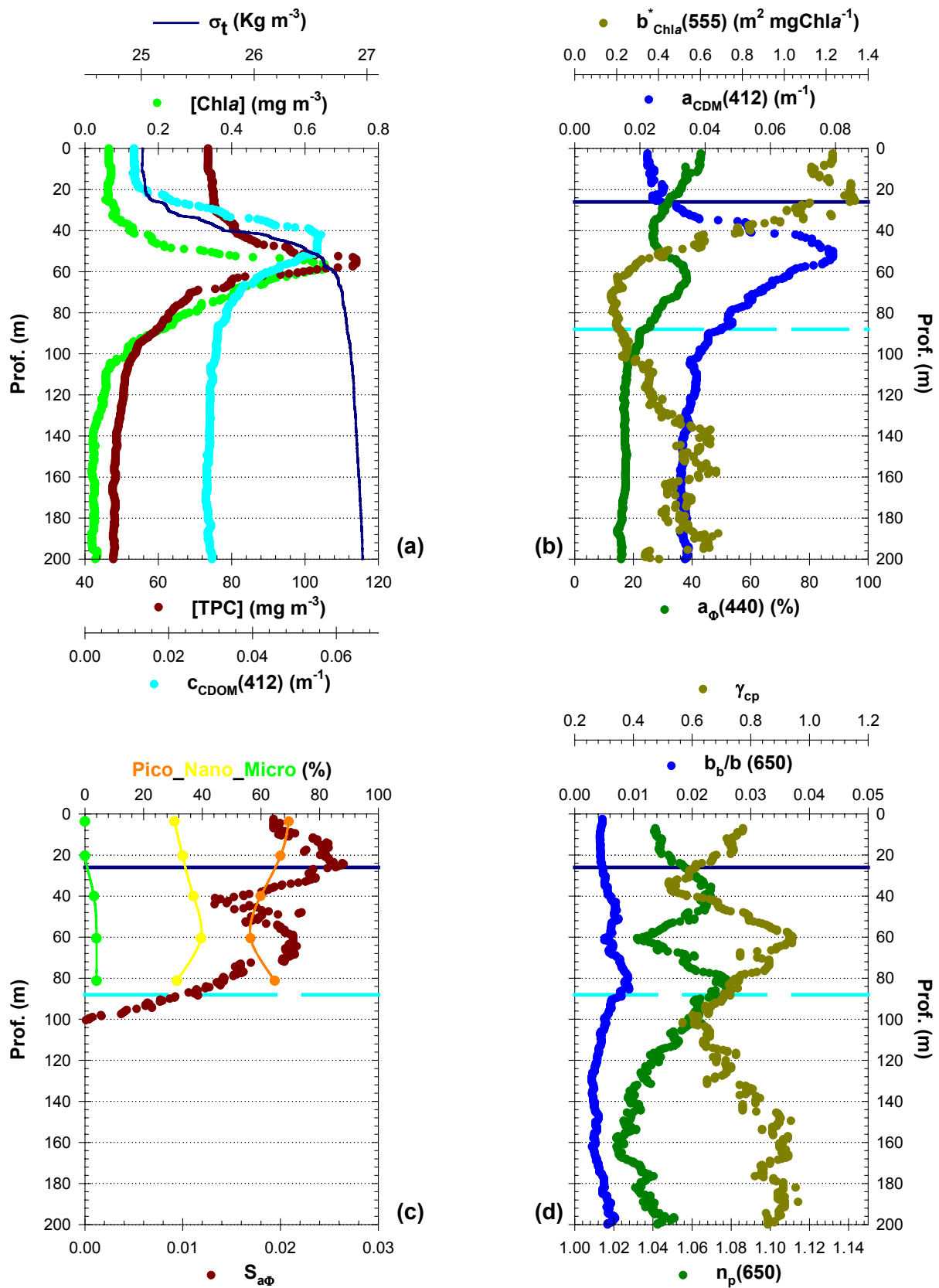


Figure 111. station 6. Présentation analogue à celle de la figure 87.

Tableau 14. Caractéristiques biooptiques et biogéochimiques des stations 4 et 6 en été. Valeurs médianes des paramètres présentés figure 110 et 111, calculées dans la couche de mélange (colonne de gauche) et à la profondeur des maxima de [Chl a] et [TPC] (colonne de droite). Les valeurs des stocks (Chl a , TPC et CDOM) intégrés entre la surface et 400 m (indice 0-400) sont également présentées. De même l'éclairement moyen dans la couche de mélange est donné à la dernière ligne.

	Station 4 (Cyclone)		Station 6 (Anticyclone)	
	0-Z $_m$	pic	0-Z $_m$	pic
[Chl a] (mg m $^{-3}$)	0.10 (\pm 0.01)	0.50 (\pm 0.06)	0.07 (\pm 0)	0.60 (\pm 0.05)
[TPC] (mg m $^{-3}$)	85 (\pm 0)	108 (\pm 9)	74 (\pm 1)	109 (\pm 6)
c $_{CDOM(412)}$ (m $^{-1}$)	0.022 (\pm 0.001)	0.046 (\pm 0.017)	0.012 (\pm 0.001)	0.055 (\pm 0.001)
[Chl a] $_{0-400}$ (mg m $^{-2}$)	25		28	
[TPC] $_{0-400}$ (g m $^{-2}$)	21		22	
$\tau_{CDOM(412)_{0-400}}$ (m)	12		12	
a $_{CDM(412)}$ (m $^{-1}$)	0.028 (\pm 0.003)	0.057 (\pm 0.006)	0.024 (\pm 0.001)	0.073 (\pm 0.006)
a $_{\Phi(440)}$ (%)	46 (\pm 11)	44 (\pm 0)	38 (\pm 6)	37 (\pm 3)
b $^*_{Chl a(555)}$ (m 2 mgChl a^{-1})	1.16 (\pm 0.24)	0.25 (\pm 0.04)	1.23 (\pm 0.18)	0.26 (\pm 0.03)
pico- (%)	75 (\pm 0)	35 (\pm 0)	68 (\pm 1)	56 (\pm 0)
nano- (%)	25 (\pm 0)	21 (\pm 0)	32 (\pm 1)	40 (\pm 0)
micro- (%)	0 (\pm 0)	44 (\pm 0)	0 (\pm 0)	4 (\pm 0)
S $_{a\Phi}$ (nm $^{-1}$)	0.024 (\pm 0.007)	0.027 (\pm 0.003)	0.024 (\pm 0.004)	0.020 (\pm 0.001)
b $_b/b(650)$ (%)	0.5 (\pm 0.1)	0.6 (\pm 0.1)	0.4 (\pm 0.1)	0.6 (\pm 0)
γ_{cp}	0.63 (\pm 0.01)	0.92 (\pm 0.08)	0.73 (\pm 0.03)	0.89 (\pm 0.05)
n $_p(650)$	1.052 (\pm 0.001)	1.042 (\pm 0.012)	1.044 (\pm 0.003)	1.044 (\pm 0.006)
PAR (μ MolQuanta m $^{-2}$ s $^{-1}$)	295	-	217	-

On constate peu de différences dans la nature des particules entre les deux stations, les valeurs de l'indice de réfraction [$n_p(650)$], γ_{cp} ou encore $b^*_{Chla}(555)$ sont équivalentes dans le maximum profond ; elles deviennent légèrement différentes dans la couche mélangée mais l'écart reste faible. La seule particularité est la présence d'une forte proportion de microphytoplancton (44 %) dans le pic de la station 4 (cyclonique) ; les analyses pigmentaires montrent que cette biomasse microphytoplanctonique est essentiellement composée de dinoflagellés (caractérisés par la péridinine) et non de diatomées, rares à cette époque.

VI.4.3. Synthèse : Diminution du gradient vertical dans la structure cyclonique

La station du tourbillon cyclonique est donc caractérisée par des concentrations de matériel particulaire et dissous dans la couche mélangée plus élevées que dans l'anticyclone ; la proportion de lumière absorbée à 440 nm par les pigments photosynthétiques [$a_\phi(440)$] est elle aussi plus élevée malgré une valeur de $c_{CDOM}(412)$ en augmentation. Cette valeur presque deux fois plus forte dans le cyclone que dans l'anticyclone est d'ailleurs étonnante puisque l'éclairement moyen entre la surface et Z_m est 25 % plus élevé à la station 4 qu'à la station 6. Une telle augmentation pourrait avoir deux origines : (1) une production (bactérienne) locale soutenue par une biomasse phytoplanctonique légèrement plus importante qui fournit le substrat (DOC), (2) des phénomènes de diffusion à travers la pycnocline facilités par la diminution du gradient de densité.

Le maximum de [$Chla$] à la station 6 est caractéristique de la situation estivale : picophytoplancton prédominant sous la pycnocline (Tableau 14), à une profondeur où la [NO_3^-] n'est pas limitante ($\sim 3.6 \mu M$, Figure 112). Celui de la station 4 (structure cyclonique) est nettement moins typique : le microphytoplancton est majoritaire à hauteur de 44 % alors que [NO_3^-] est relativement faible ($\sim 1 \mu M$). Cette situation pourrait témoigner d'un apport ponctuel de nutriments par la structure cyclonique ; mais la communauté microphytoplanctonique est constituée de dinoflagellés connus pour leur capacité de migration verticale qui leur permet d'aller « chercher » les nutriments au niveau de la nitracline (Kamykowski et Zentara, 1976 ; Eppley *et al.*, 1984 ; Cullen, 1985 ; Olsson et Graneli, 1991). La composition de la communauté autotrophe dans le maximum profond de la station 4 ne permet donc pas de mettre en évidence l'influence du tourbillon cyclonique sur la disponibilité en nutriments.

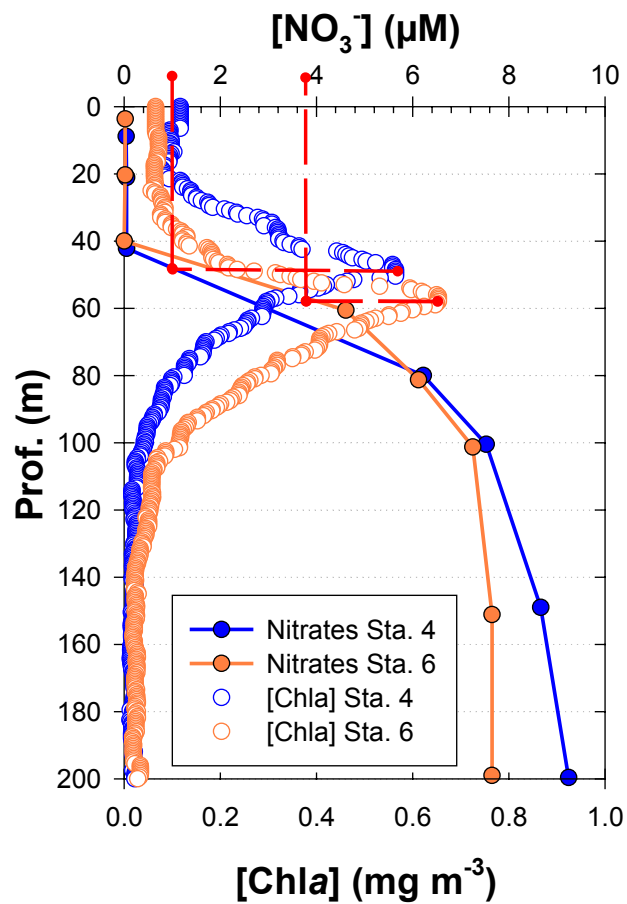


Figure 112. Profils de la concentration en nitrates ($[\text{NO}_3^-]$) aux stations 4 (bleu) et 6 (orange). Les profils de $[\text{Chla}]$ sont présentés pour repérer la position du maximum de chlorophylle.

En été, la présence d'un tourbillon cyclonique influence essentiellement la couche de mélange en diminuant le gradient de densité caractérisant la pycnocline. Les échanges, notamment de nutriments, entre la couche superficielle et les couches profondes sont alors facilités et la **signature phytoplanctonique** est un peu **plus forte** dans la **couche de mélange** du **tourbillon cyclonique** que de l'anticyclonique. Néanmoins les différences constatées entre les stations restent faibles et pourraient aussi bien traduire la concentration du matériel consécutive à la remontée de la pycnocline. La mise en évidence de l'influence des tourbillons uniquement en comparant deux stations semble donc difficile ; l'utilisation du Tow-Yo permettra d'observer l'évolution d'une structure à une autre et ainsi confirmer une éventuelle influence des structures de moyenne échelle.

VI.5) Résumé

L'étude de la variabilité saisonnière des systèmes biogéochimiques avait permis de mettre en évidence l'influence des forçages météorologiques sur les caractéristiques hydrologiques dans la colonne d'eau et donc sur les stocks particuliers et dissous (cf. Section V). Dans cette section, la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale des variables biogéochimiques à chaque saison montre clairement l'impact de la circulation à moyenne échelle sur ces mêmes stocks (à travers les conditions hydrologiques). De l'étude présentée ci-dessus, il ressort un certain nombre d'éléments importants que l'on peut résumer ci après :

- les forçages météorologiques hivernaux ne permettent pas l'établissement de conditions idéales pour le développement phytoplanctonique, car la couche de mélange reste trop étendue ; **la remontée de la pycnocline dans les tourbillons cycloniques contribue à améliorer ces conditions** (éclairage plus important) **et permet de soutenir une communauté de consommateurs secondaires.**
- en hiver, à l'intérieur d'une couche superficielle physiquement homogène (σ_t constant), la diminution ponctuelle des forçages météorologiques permet une évolution différente des stocks particuliers et dissous selon leur profondeur (couche de mélange non mélangée).

- en février, la présence d'une **zone frontale autour du 42^{ème} parallèle semble être à l'origine de phénomènes d'exportation de matériel particulaire** ; l'intensité des phénomènes de mélange dans la couche de surface pourrait jouer un rôle dans ces processus.

- lors de la mise en place de la stratification (printemps), les **tourbillons cycloniques retardent** l'instauration de **conditions favorables** à la croissance autotrophe alors que les **anticyclones l'accélèrent**.

- au printemps, la zone d'étude est essentiellement peuplée par du **nanophytoplancton** mais si les conditions le permettent (extension de la profondeur euphotique et diminution des phénomènes de convection), une communauté à majorité de **microphytoplancton** peut se développer sous la pycnocline ; **des indices biooptiques tels que γ_{cp} et $b^*_{Chla(555)}$ permettent de différencier ces populations**.

- l'**été** est la seule saison où **une influence bénéfique des tourbillons cycloniques** a été observée dans la couche de surface ; elle reste cependant faible à la fin du mois d'août.

Chapitre VII

VII / Variabilité sub-méso-échelle des propriétés biogéochimiques et biooptiques : premières analyses des radiales Tow-Yo

Dans les sections précédentes, nous avons constaté qu'il existait, dans la zone POMME, une grande variabilité de la répartition verticale des propriétés physiques et biogéochimiques (estimées par des mesures biooptiques). La confrontation d'observations menées au cœur des tourbillons cyclonique et anticyclonique a permis de montrer le rôle de ces structures dans la variabilité biogéochimique. Toutefois ces constatations résultent d'une prospection de la zone d'étude à partir d'une grille d'échantillonnage qui, tout en étant adaptée pour ne pas « rater » les structures à moyennes échelles n'en était pas moins trop lâche pour apprécier les gradients entre ces structures.

Cette section tire profit d'un système tracté (Tow-Yo) qui, contrairement à la Rosette, est déployé en continu selon une route directe (radiale) et permet des observations avec une résolution spatiale ~15 fois plus fine que celle de la grille initiale (2 milles soit environ 3.7 Km). Les gradients physiques et biogéochimiques associés à la circulation méso-échelle (tourbillons et fronts) vont donc pouvoir être analysés plus finement.

Nous présentons ici une première analyse de deux transects Tow-Yo réalisés au printemps et en été (le système n'était pas fonctionnel en hiver). L'objectif de cette analyse est tout d'abord de vérifier que les observations réalisées durant ces radiales "haute résolution" sont en accord avec les tendances saisonnières, telles qu'analysées au chapitre V. Ensuite il s'agit d'identifier des structures, éventuellement nouvelles, et de les interpréter, dans la mesure du possible, non plus selon le seul axe vertical mais en tenant compte de leur étendue horizontale.

VII.1) POMME 2 - Situation Printanière

VII.1.1. Description de la radiale

VII.1.1.a - Caractéristiques hydrologiques le long de la radiale

La radiale prospectée au printemps est globalement orientée de l'ouest vers l'est le long du 42^{ème} parallèle qu'elle traverse à mi-trajet autour de 18°30'N. Elle débute dans la

structure cyclonique principale correspondant au deux tourbillons C2 et C4, à l'ouest de la zone POMME ; la deuxième moitié de cette radiale échantillonne les masses d'eau associées à la structure frontale au nord de l'anticyclone A2 (Figure 113a).

Globalement, les différentes entités hydrologiques traversées sont bien identifiées par l'isopie 26.94 Kg m⁻³ (trait épais noir, Figure 113b). A l'intérieur de la structure cyclonique (début du trajet, 0 Km) elle est localisée à 150 m de profondeur puis elle plonge progressivement jusqu'à 250 m (au Km 150) ; cet enfoncement traduit l'éloignement de la zone d'influence du centre du tourbillon cyclonique (upwelling). Elle remonte à 200 m après le passage du 42^{ème} parallèle (Kms 160-180) ; cette isopie passe de 250 m à 100 m dans le front entre A4 et C5B (210 à 280 Km) ; notons que la zone 140-220 Km correspond au bord du tourbillon anticyclonique A4.

Les variations de la profondeur de l'isopie 26.94 Kg m⁻³ se traduisent par des modifications du gradient de densité au niveau de la **pycnocline** (entre 100 et 50 m). Ainsi l'enfoncement de cette isopie « profonde » (26.94 Kg m⁻³) est associée à un écartement des isopies 26.8 et 26.85 Kg m⁻³ de 0 à 150 Km ; et sa remontée provoque un resserrement de ces isopies. Entre 160 et 180 Km elles ne sont plus distantes que de 25 m traduisant ainsi l'intensification du gradient de densité. Le passage du front entre A4 et C5B (autour de 240 Km) est caractérisé par l'affleurement à la surface de l'isopie 26.8 Kg m⁻³. Nous verrons par la suite que ces variations du gradient de densité sont associées à une évolution de l'assemblage particulière comparativement au reste de la radiale.

VII.1.1.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques

Les stocks de carbone et chlorophylle a sont confinés dans la couche délimitée dans sa partie inférieure par l'isopie 26.8 Kg m⁻³ ; la seule exception étant, bien entendu entre les Kms 240 et 250 (affleurement superficiel de l'isopie, Figure 113 c et d). [Chl a] est généralement supérieure à 0.55 mg m⁻³, toutefois des valeurs inférieures sont observées dans la deuxième moitié de la radiale autour de 170 Km et dans le front entre A4 et C5B (remontée de l'isopie profonde et affleurement de $\sigma_t=26.8$ Kg m⁻³). Ces deux zones sont aussi celles où l'on a relevé les plus faibles concentrations en carbone particulaire ([TPC]<160 mg m⁻³). La répartition verticale de [TPC] est nettement plus homogène que celle de [Chl a] ; particulièrement sur le bord du tourbillon A4 (180 à 210 Km) où les valeurs de [Chl a] sont plus élevées en profondeur (40 à 60 m) qu'en surface. $a_{CDM}(412)$ est très variable sur l'ensemble de la radiale et sur la verticale ; on observe néanmoins des minima (~0.025 m⁻¹) autour de 170 et 250 Km ainsi qu'après 280 Km (Figure 113e).

$b^*_{\text{Chla}}(555)$ est globalement supérieur à $0.4 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$ dans la couche superficielle (Figure 114b) ; les maxima sont localisés à 220, 250 et après 280 Km ($> 0.65 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$). Les minima ($< 0.35 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$) sont observés sur le bord du tourbillon A4 (180 à 210 Km) à proximité de l'isopycne 26.8 Kg m^{-3} .

Les zones de la radiale correspondantes aux minima de [Chla] et [TPC] sont caractérisées par des valeurs extrêmes de γ_{cp} et $n_{\text{p}}(650)$ (Figure 114c et e). Entre 140 et 180 Km γ_{cp} est supérieur à 0.9 et on observe les minima de $n_{\text{p}}(650)$ (~ 1.06). Au niveau du front (230 à 260 Km) l'inverse est observé : γ_{cp} minimal (< 0.6) et $n_{\text{p}}(650)$ maximal (> 1.12). Notons que γ_{cp} est, en général, homogène dans la couche de mélange excepté dans la zone 180-210 Km (bord nord du tourbillon anticyclonique) où les valeurs sont plus élevées juste au-dessus de l'isopycne 26.8 Kg m^{-3} que sous la surface. Enfin les valeurs de $n_{\text{p}}(650)$ sont relativement élevées sur l'ensemble de la radiale.

VII.1.2. Bilan de la radiale Tow-Yo printanière

VII.1.2.a - Le transect dans le contexte de l'évolution saisonnière

La majorité des observations collectées au cours de cette radiale sont en accord avec la situation saisonnière médiane présentée section V. En effet, les concentrations en chlorophylle *a* et carbone particulaire sont généralement élevées et homogènes dans la couche de mélange. Cependant les valeurs observées dans le cyclone sont légèrement supérieures aux valeurs médianes et à celles observées à la station 60 quinze jours plus tôt ; **les conditions de développement phytoplanctonique** sont donc devenues **plus favorables** dans le **tourbillon cyclonique**. De même les valeurs de $b^*_{\text{Chla}}(555)$ proches de $0.5 \text{ m}^2 \text{ mgChla}^{-1}$ sont typiques de l'assemblage particulaire printanier. Néanmoins les valeurs de γ_{cp} et $n_{\text{p}}(650)$ s'écartent assez sensiblement des tendances saisonnières ; elles sont plus élevées et traduisent ainsi l'augmentation de la proportion des petites particules ainsi qu'une **signature détritique plus forte**.

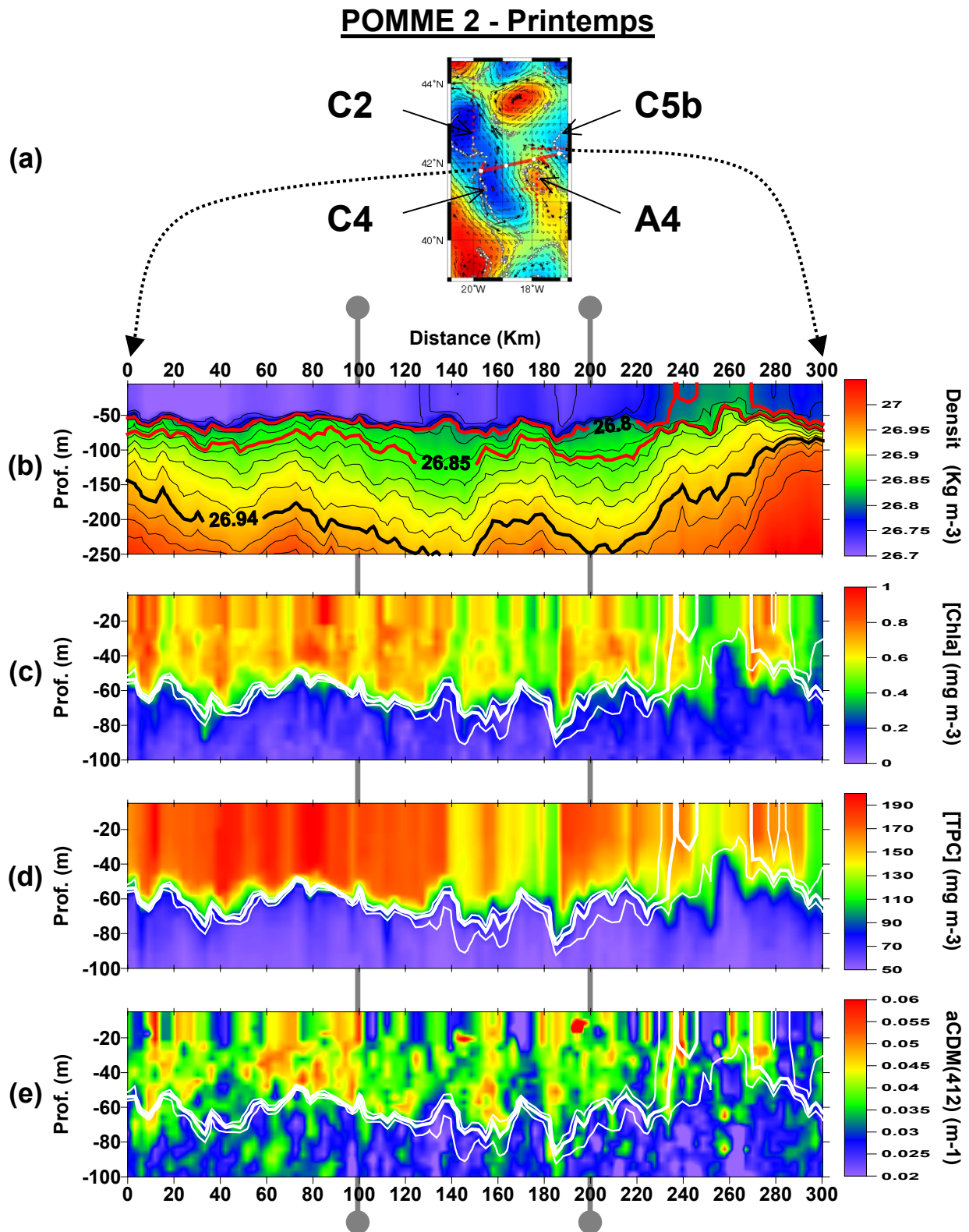


Figure 113. (a) Trajet de la radiale. (b) Excès de densité (σ_t). (c) Concentration en chlorophylle a ($[\text{Chl}a]$). (d) Concentration en carbone particulaire ($[\text{TPC}]$). (e) Absorption par le matériel détritique coloré à 412 nm ($a_{\text{CDM}(412)}$). Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.

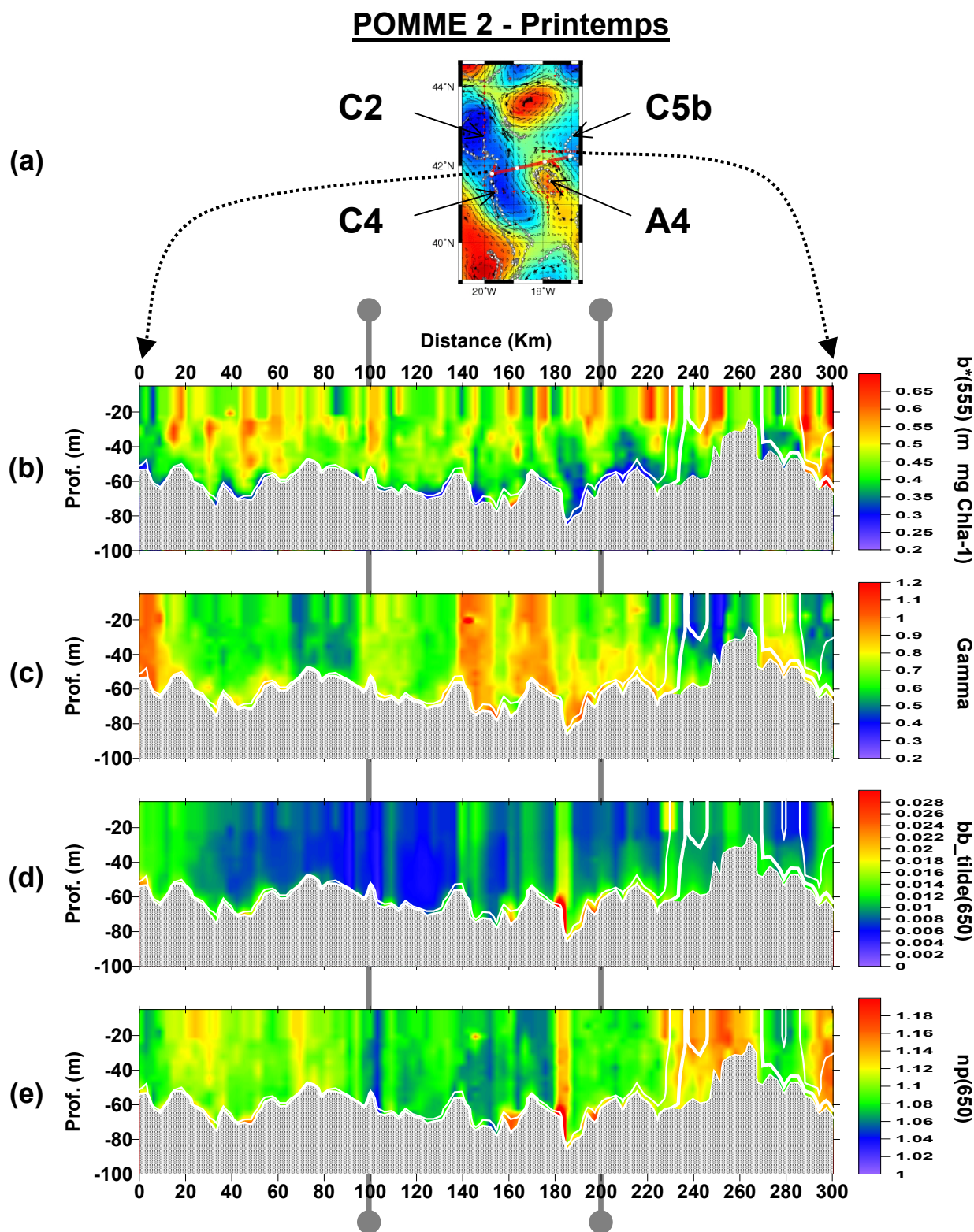


Figure 114. (a) Trajet de la radiale. (b) Coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a à 555 nm [$b_{Chla}^*(555)$]. (c) Pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}). (d) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$]. (e) Indice de réfraction de l'assemblage particulaire à 650 nm [$n_p(650)$]. Les valeurs non significatives sont masquées par la zone grisée. Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.

La situation médiane a été calculée à partir des données recueillies entre le 24 mars et le 12 avril 2001 alors que la radiale présentée ici a débutée le 24 avril, soit 20 jours plus tard que la médiane saisonnière. Les quantités de matières relevées dans les pièges mouillés dans la zone POMME montrent une forte exportation de matière particulaire au début du mois d'avril (C. Guieu, Communication Personnelle) ; celle-ci pourrait être le résultat d'une efflorescence phytoplanctonique à la fin du mois de Mars. Les valeurs de γ_{cp} et $n_p(650)$ seraient alors révélatrices de la dégradation de la biomasse algale développée un mois plus tôt.

VII.1.2.b - Analyse de situation ou de structures particulières

La radiale Tow-Yo analysée ici n'a pas prospecté le centre d'une structure anticyclonique ; la situation particulière observée à la station 78 (prédominance du microphytoplancton sous Z_m , cf. Section VI.3) n'a donc pas pu être confirmée. Cependant, les informations recueillies sur le bord de A4 (entre 180 et 210 Km) sont proches de ce que nous avons observé : $[Chla]$ plus élevée vers 50 m qu'en surface et faibles valeurs de $b^*_{Chla}(555)$; elles paraissent correspondre à une situation intermédiaire entre la station 68 (Front) et la station 78 (Anticyclone) de POMME 2 leg 1. Ainsi le trajet suivi lors de cette radiale n'a pas permis d'échantillonner des situations aussi extrêmes que celles observées aux stations 60, 68 et 78 présentées section VI.3 ; le rôle du gradient de densité dans l'établissement de populations différentes ne peut être précisé dans le cadre de la présente analyse.

Néanmoins, la haute résolution spatiale accessible avec le Tow-Yo permet de révéler d'autres structures à plus petite échelle spatiale (quelques dizaines de kilomètres) présentant des caractéristiques particulières. Celles-ci ont été observées pendant la deuxième moitié de la radiale (en dehors de la structure cyclonique) et correspondent à une évolution du gradient de densité consécutive à la remontée des isopignes profonds entre 140 et 180 Km et après 220 Km.

La première de ces structures (140 à 180 Km) est probablement le résultat de l'**influence du tourbillon anticyclonique**. En effet elle correspond à un « dôme » de l'isopigne 26.94 Kg m^{-3} qui remonte de plusieurs dizaines de mètres en seulement 20 Km. Des études menées dans différents environnements (Mer de Bering et Convergence subtropicale au sud de l'Afrique) ont mis en évidence des stocks de chlorophylle *a* plus importants sur les bords de structures anticycloniques ; ces stocks dériveraient d'un apport de nutriments lors de la remontée de masses d'eau profondes (Dower et Lucas, 1993 ; Mizobata

et al., 2002). N'ayant pas prospecté le cœur de l'anticyclone, il nous est impossible de savoir si les valeurs de [Chl a] sont effectivement plus fortes sur les bords comparativement au centre. Toutefois les stocks particuliers sont du même ordre de grandeur que la situation médiane et $n_p(650)$ traduit la plus forte signature de matériel vivant de toute la radiale (~ 1.06) ; la **communauté phytoplanctonique** présente dans cette zone semble donc **faiblement dégradée et particulièrement récente**.

La deuxième structure identifiée correspond à la partie de la radiale où l'isopie 26.8 Kg m $^{-3}$ affleure en surface, entre les **Kms 230 et 270** ; elle est donc associée à des **eaux plus denses**. Dans ce genre de situation (eaux plus denses au passage d'un front), la communauté autotrophe s'oriente vers une part plus importante de grosses cellules (Fiala *et al.*, 1998 ; Claustre *et al.*, 2000) ; c'est effectivement ce que l'on observe au travers de γ_{cp} . Mais les valeurs de $b_{Chla}^*(555)$ et $n_p(650)$ restent trop élevées pour traduire la présence de grosses cellules organiques vivantes. De telles valeurs pourraient être le résultat de la **dégradation d'une communauté microphytoplanctonique** (fragments de diatomées cassées). Une autre possibilité serait qu'elles témoignent de la **présence de coccolithophoridés** puisqu'elles sont associées à des valeurs de $\tilde{b}_b(650)$ de l'ordre de 1 %. Si cette hypothèse est intéressante, il n'en reste pas moins qu'il ne pourrait s'agir que de l'initiation d'une floraison de coccolithophoridés ; en effet les valeurs de [TPC] sont relativement faibles et ce type d'efflorescence est généralement observé plus tard dans l'année (Balch *et al.*, 1991 ; Fernandez *et al.*, 1993 ; Buitenhuis *et al.*, 1996).

VII.2) Situation Estivale : Cyclone vs Anticyclone

La radiale présentée ci-dessous est la seule qui échantillonne réellement un tourbillon cyclonique (C3) et un tourbillon anticyclonique (A4) (Figure 116a). Bien que cette saison soit caractérisée par une forte diminution de l'intensité des structures méso-échelles, une évolution fortes des variables biogéochimiques entre les deux tourbillons est clairement mise en évidence par l'étude haute résolution des propriétés biooptiques et biogéochimiques de la colonne d'eau.

VII.2.1. Description de la radiale

VII.2.1.a - Caractéristiques hydrologiques le long de la radiale

Cette radiale peut être divisé en trois parties facilement identifiables par la position de l'isopie 26.9 Kg m $^{-3}$ (Figure 116b). De 0 à 80 Km elle oscille entre 100 et 150 m ; c'est la

section du trajet pendant laquelle cette isopie est la plus proche de la surface, ce qui identifie la structure cyclonique. De 80 à 120 Km l'enfoncement régulier de 150 à 240 m caractérise l'influence de la zone frontale entre les deux tourbillons. Après 120 Km, la bordure de la structure anticyclonique se traduit par une brève remontée de cette isopie à 170 m (~150 Km).

Cette influence des tourbillons en profondeur ne paraît pas affecter la pycnocline, globalement représentée par l'isopie 26 Kg m^{-3} . Elle est située à une profondeur qui varie autour de 50 m ; on observe un enfoncement de 40 à 60 m dans le tourbillon cyclonique puis elle se stabilise vers 50 m sur le reste de la radiale (Figure 115). Entre la surface et cette isopie on remarque toutefois très clairement que la densité des masses d'eau en surface diminue du cyclone à l'anticyclone (de 25.6 à 25.45 Kg m^{-3}). Cette évolution traduit aussi la modification du gradient de densité entre les structures ; au niveau du cyclone l'affleurement superficiel de l'isopie 25.55 Kg m^{-3} identifie clairement la structure (entre 12 et 60 Km) alors que, à la fin de la radiale, elle est située vers ~40 m à ~5 m de l'isopie 26 Kg m^{-3} .

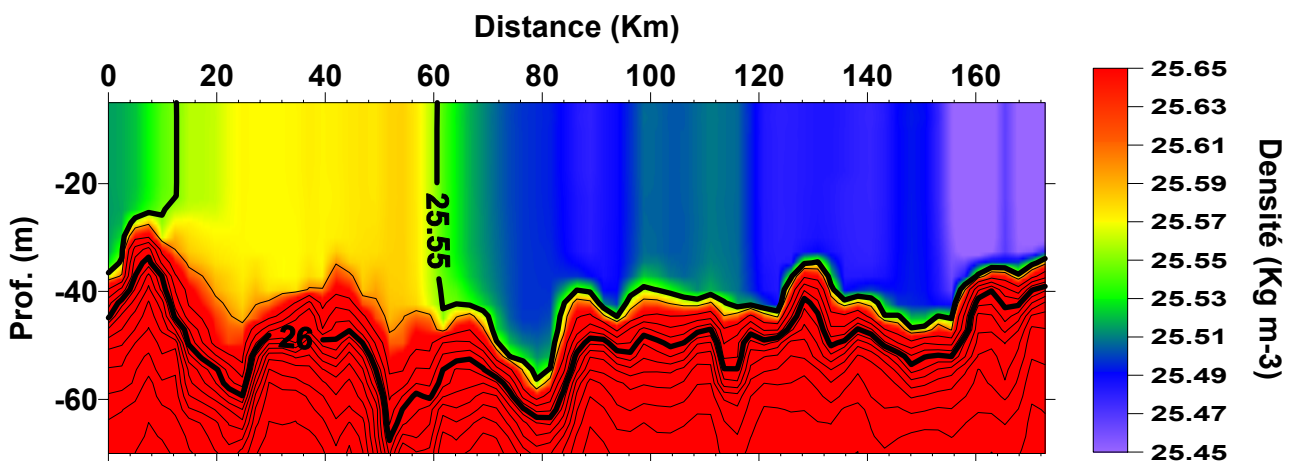


Figure 115. Agrandissement entre 0 et 70 m de la radiale de σ_t présentée Figure 116a. Les deux traits épais correspondent aux isopycnas 25.55 et 26 Kg m^{-3} .

VII.2.1.b - Répartition et nature des stocks biogéochimiques

La répartition de la chlorophylle a est typiquement estivale, les plus fortes concentrations, sont localisées sous l'isopie 26 Kg m^{-3} et sont comprises entre 0.2 et 0.45 mgChla m^{-3} (Figure 116c). Les valeurs dans la couche de surface sont inférieures à 0.15 mg m^{-3} excepté dans le tourbillon cyclonique où [Chla] est proche de 0.25 mg m^{-3} .

Le carbone particulaire (Figure 116d) présente globalement la même répartition que [Chla] avec un décalage de quelques mètres au niveau des maxima comme nous l'avons déjà observé sur les profils médians saisonniers. La masse d'eau particulière identifiée dans le

cyclone contient un stock important de carbone et contrairement à la chlorophylle *a*, les valeurs de [TPC] y sont au moins équivalentes à celles observées sous la **pycnocline** (~85 mgC m⁻³).

Le maximum d'absorption par le matériel détritique coloré à 412 nm occupe l'ensemble de la couche délimitée par les isopignes 26 et 26.8 Kg m⁻³ ; il est ainsi associé aux maxima de [Chl*a*] et [TPC] (Figure 116e). A cette saison et à cette profondeur, l'essentiel du signal correspond à l'absorption par le matériel organique dissous coloré (CDOM). Ce n'est plus le cas dans la couche de mélange où les phénomènes de photooxydation dégradent le CDOM ; on observe alors les plus faibles valeurs de $a_{\text{CDM}}(412)$ (~0.02 m⁻¹) dans la structure anticyclonique. L'augmentation constatée dans la couche de mélange du tourbillon cyclonique (~0.04 m⁻¹) traduit certainement un accroissement du matériel non algal (NAP).

L'isopigne 26 Kg m⁻³ joue le rôle de barrière entre deux assemblages particuliers caractérisés par des coefficients spécifiques de diffusion très différents (Figure 117b). Au dessus de cet isopigne $b^*_{\text{Chl}a}(555)$ est globalement supérieur à 0.35 m² mgChl*a*⁻¹, les plus fortes valeurs (> 0.75 m² mgChl*a*⁻¹) sont constatées dans le front et au début de la structure anticyclonique (après 80 Km) ; à la profondeur du maximum de chlorophylle, ce coefficient ne dépasse pas 0.3 m² mgChl*a*⁻¹.

Les valeurs de γ_{cp} sur l'ensemble de la radiale, généralement supérieures à 0.6 (Figure 117c), montrent la prédominance des petites particules dans la distribution de taille ; la représentativité des grosses particules augmentant en profondeur. Dans la couche de surface, les plus faibles valeurs de γ_{cp} sont observées dans le tourbillon cyclonique entre 20 et 60 Km ; notons que la plus forte proportion de petites particules ($\gamma_{\text{cp}} \sim 1$) est très clairement associée aux bordures de l'anticyclone délimitées par l'isopigne 25.55 Kg m⁻³.

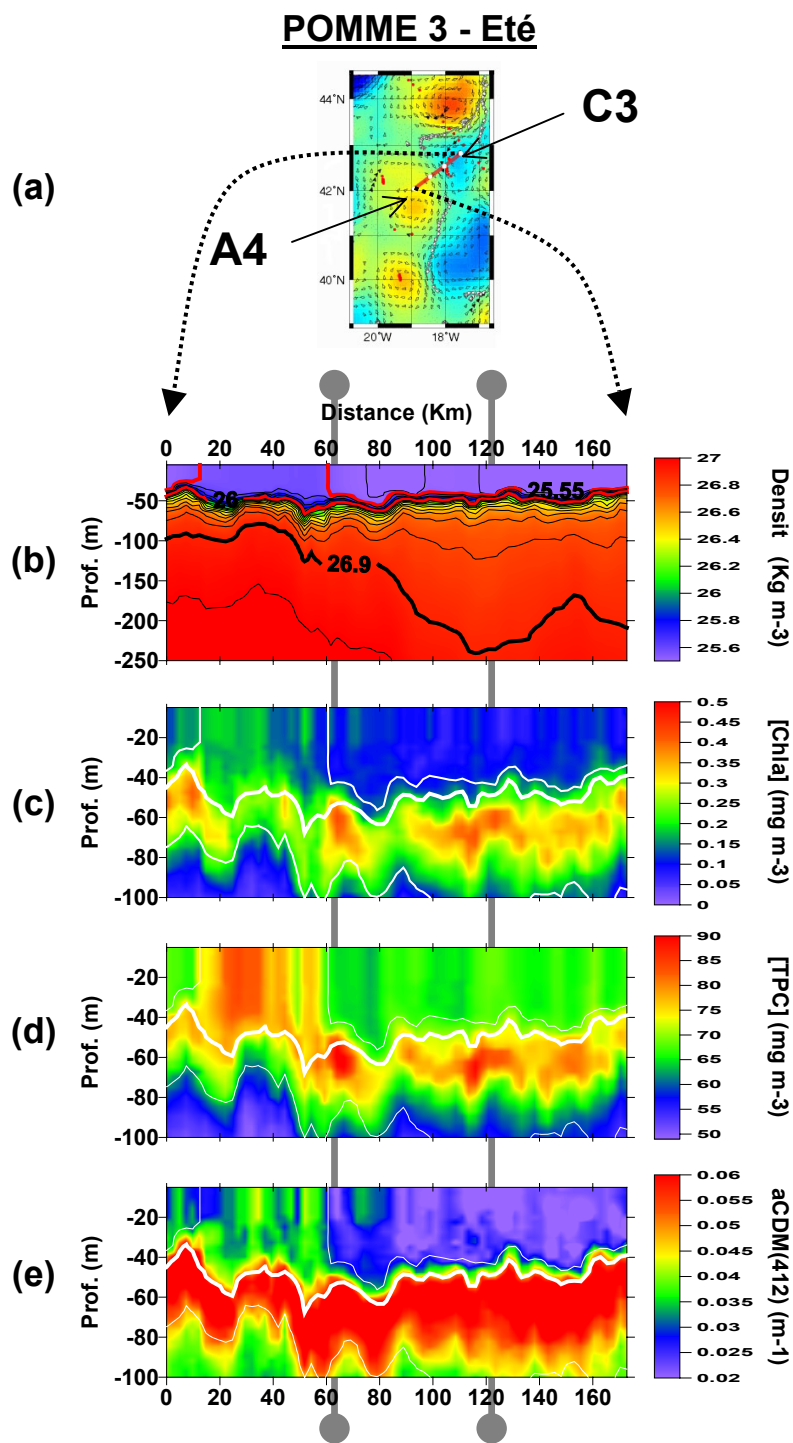


Figure 116. (a) Trajet de la radiale. (b) Excès de densité (σ_t). (c) Concentration en chlorophylle *a* ([Chl*a*]). (d) Concentration en carbone particulaire ([TPC]). (e) Absorption par le matériel détritique coloré à 412 nm [$a_{CDM(412)}$]. Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.

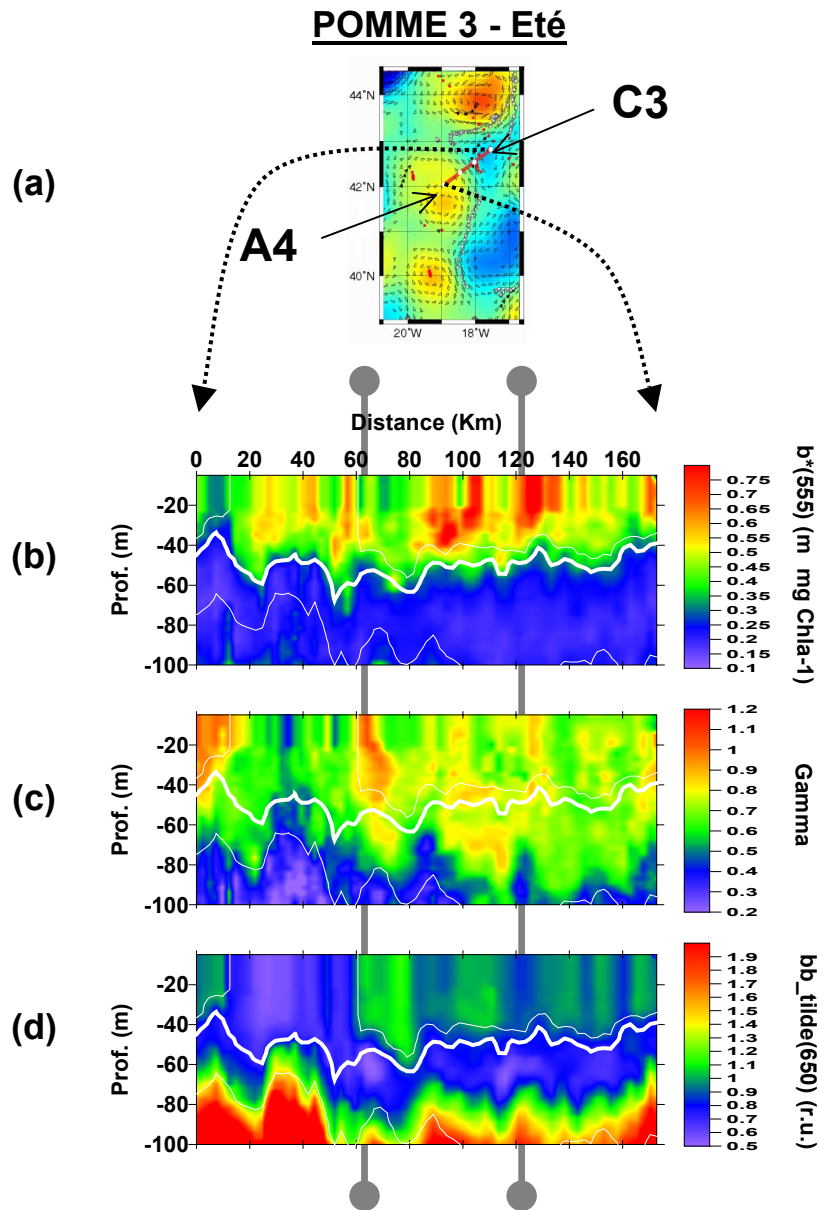


Figure 117. (a) Trajet de la radiale. (b) Coefficient de diffusion spécifique à la chlorophylle a à 555 nm [$b_{\text{Chl}a}^*(555)$]. (c) Pente du spectre d'atténuation particulaire (γ_{cp}). (d) Probabilité de rétrodiffusion à 650 nm [$\tilde{b}_b(650)$] présentée en unités relatives. Les traits gris en arrière plan correspondent aux points blancs sur le trajet de la radiale.

Un problème instrumental n'a pas permis de présenter des valeurs calibrées de $\tilde{b}_b(650)$ mais la continuité de la mesure le long de la radiale permet de comparer entre elles les valeurs obtenues ; elles sont donc présentées en unités relatives (r.u.). Les valeurs dans la couche de mélange sont de l'ordre de l'unité excepté dans la zone du tourbillon cyclonique marquée par l'absence de l'isopicne 25.55 Kg m^{-3} ; $\tilde{b}_b(650)$ y est deux fois plus faible (~ 0.5 r.u.) et équivalent aux valeurs constatées aux profondeurs des maxima de [Chla] et [TPC].

VII.2.2. Bilan de la radiale Tow-Yo estivale

VII.2.2.a - Concordance avec les tendances saisonnières

La répartition et la nature des stocks observée après 60 Km et jusqu'à la fin de cette radiale sont remarquablement similaires à la tendance saisonnière estimée par les profils médians. Les maxima de [Chla], [TPC] et $a_{\text{CDM}}(412)$ sont systématiquement localisés sous le gradient de densité entre 50 et 80 m. Les plus fortes valeurs de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ sont associées à l'assemblage particulière dans la couche mélangée alors que celui responsables des maxima de [Chla] et [TPC] est caractérisé par de faibles valeurs en accord avec des mesures effectuées sur le picophytoplancton (Morel *et al.*, 1993 ; Claustre *et al.*, 2002a). Les valeurs élevées de γ_{cp} traduisent la prédominance des petites particules caractéristique de cette saison.

A l'inverse, la première partie du trajet (0 à 60 Km, tourbillon cyclonique) échantillonne des masses d'eau dont les caractéristiques biogéochimiques s'éloignent de la tendance saisonnière. La principale différence apparaît au niveau de la répartition verticale des stocks de chlorophylle *a* et carbone particulaire ; on observe toujours de fortes concentrations sous le gradient de densité mais la couche de mélange contient aussi une part non négligeable de matériel particulaire. Dans cette masse d'eau, les valeurs de $b_{\text{Chla}}^*(555)$ et γ_{cp} restent représentatives de la saison mais elles sont néanmoins légèrement inférieures à la valeur saisonnière médiane.

Il semble donc que les **profils saisonniers médians soient essentiellement représentatifs des structures frontales et anticycloniques** ; ce constat n'est pas étonnant à la vue de la carte de fonction de courant établie autour du 5 septembre 2001 (Figure 83). En effet aucune structure cyclonique n'a pu être identifiée dans son intégralité dans la zone d'étude ; les données utilisées pour établir les profils médians proviennent donc majoritairement de zones frontales ou de tourbillons anticycloniques. Le fait de ne pas être représenté par les profils saisonniers ne signifie pas que les tourbillons cycloniques

n'influencent pas les stocks biogéochimiques ; au contraire, les données acquises pendant cette radiale tendent à prouver le contraire.

VII.2.2.b - Influence des structures tourbillonnaires en été

L'étude des stations 4 et 6 prospectées le 26 et 27 août (cf. Section VI.4) avait déjà permis de montrer une légère différence entre les variables biogéochimiques dans le tourbillon cyclonique et dans le tourbillon anticyclonique. Cette radiale réalisée 34 jours plus tard (30 septembre au 1 octobre) met clairement en évidence de fortes disparités entre les deux types de structures.

Les indices calculés dans la couche de mélange du **tourbillon cyclonique** montrent une proportion croissante de cellules autotrophes par rapport à la couche de mélange sur le reste de la radiale (Figure 117b). Cette répartition verticale est relativement inattendue à cette période de l'année dans la mesure où la couche superficielle est dépourvue de nutriments. Contrairement à l'étude de stations ponctuelles, la définition haute résolution permet de montrer que cette répartition est associée à une **remontée des isopignes** et une **diminution du gradient de densité**. Il semble alors évident que celle-ci correspond à un apport d'eau profonde qui approvisionne la couche de surface en nutriments et **permet un développement phytoplanctonique** ; ce mécanisme est généralement présenté comme responsable de la fertilisation des eaux de surface dans des conditions oligotrophiques (Allen, 1996 ; McGilliguddy et Robinson, 1997 ; McGilliguddy *et al.*, 1998 ; McGilliguddy *et al.*, 2003).

Les structures frontales et anticycloniques ne permettent pas de tels upwellings et les variables mesurées entre la surface et le gradient de densité [$b_{\text{Chla}(555)}^*$ et γ_{cp} élevés] sont caractéristiques d'assemblages particuliers contenant peu de chlorophylle (bactéries, hétérotrophes, etc.). Lors d'un transect au travers de structures cycloniques et anticycloniques quelques degrés au nord de la zone POMME en fin de printemps/début d'été, Karrasch *et al.* (1996) a d'ailleurs observé une proportion plus importante de bactéries et cyanobactéries dans la couche superficielle du tourbillon anticyclonique comparativement au tourbillon cyclonique. Néanmoins, il existe quand même une **communauté picophytoplanctonique** dans la **couche de mélange** ; mais elle est peu représentée à cause de l'absence de nutriments. On peut alors supposer que les fortes valeurs de γ_{cp} observées dans la couche de mélange le long de l'isopigne 25.55 Kg m^{-3} traduisent un **développement** de cette communauté qui profite de la **diffusion des sels nutritifs sur les bord de la structure cyclonique**.

VII.3) Résumé : Intérêt du Tow-Yo

L'utilisation du Tow-Yo a permis de montrer l'existence de zones particulières dont l'étendue spatiale est inférieure à la résolution du réseau de stations du premier leg. Les différents environnements prospectés lors de ces radiales ont plus ou moins été décrits dans les sections V et VI. Les explorations ponctuelles de la colonne d'eau (stations) lors du premier leg ont permis d'observer de façon simultanée une variabilité biogéochimique et hydrodynamique. Mais le lien de causalité entre la physique et la biogéochimie ne pouvait qu'être supposé après comparaison avec d'autres stations éloignées de 30 milles. L'acquisition continue (Tow-Yo) des caractéristiques hydrologiques et biooptiques de la colonne d'eau a permis, quant à elle, de mettre clairement en évidence la dépendance des paramètres biogéochimiques par rapport à une évolution des conditions hydrodynamiques (variations du gradient de densité, variations de la profondeur des isopiches, etc.) ; **la causalité précédemment supposée est maintenant précisée grâce au Tow-Yo.**

La radiale échantillonnée en été met clairement en évidence les différences entre chaque type de tourbillon ainsi que l'influence du tourbillon cyclonique. Celle-ci, pourtant prédite par les modèles et observée in situ, n'avait pas pu être vérifiée lors des prospections précédentes (profils ou radiales). L'**influence** de la **structure cyclonique** est donc plus **évidente** à une période de l'année où les **forçages météorologiques** sont particulièrement **faibles** et la **colonne d'eau** est **stabilisée depuis plusieurs semaines**. Au printemps, les conditions météorologiques induisent encore une forte variabilité des caractéristiques hydrologiques dans la zone d'étude ; la valeur médiane de Z_m est de 35 m mais l'écart moyen par rapport à cette valeur est de 62 m. L'influence du tourbillon cyclonique sur la profondeur de la pycnocline est donc masquée par cette variabilité. Et l'éventuel accroissement de la biomasse phytoplanctonique n'a pas pu être observé lors de notre passage puisque ces structures semblent retarder la floraison phytoplanctonique printanière. Il semble donc que la **structure cyclonique** soit particulièrement **bénéfique** dans les **situations extrêmes**.

Conclusion Générale

L'intérêt de ce travail repose sur l'utilisation systématique de profileurs optiques afin de réaliser le suivi de la variabilité biogéochimique d'une région de l'Atlantique Nord Est à trois périodes clés du cycle saisonnier : hiver (février-mars), printemps (mars-avril) et fin de l'été (septembre-octobre). La zone d'étude est caractérisée par une faible influence des grands courants océaniques et par la prédominance de la circulation à moyenne échelle ; elle est aussi le siège de phénomènes de subduction de l'eau modale Nord Atlantique. Les différentes structures rencontrées (tourbillon cyclonique ou anticyclonique, zone frontale) sont associées à une variabilité quantitative et qualitative des grands stocks biogéochimiques dans la région. La facilité de mise en œuvre des outils biooptiques a permis une caractérisation relativement précise de ces stocks sur l'ensemble de la colonne d'eau; nous avons ainsi pu aborder l'influence des structures de moyenne échelle sur leur répartition et leur nature.

L'essentiel du signal biogéochimique en océan ouvert est la conséquence du développement de cellules autotrophes dans la couche de surface (0-200 m). Cette épaisseur d'eau est influencée par les forçages météorologiques (vent, flux radiatif, etc.), eux-mêmes fortement variables d'une saison à l'autre. Afin de pouvoir estimer le rôle de la circulation méso-échelle, il nous fallait, dans un premier temps évaluer la variabilité saisonnière. Le calcul de profils saisonniers médians permet une vision d'ensemble de la zone d'étude pour chaque période ; les écarts par rapport à ces profils de références sont supposés révélateurs d'une influence de la circulation à moyenne échelle. Les contraintes du programme d'étude (étendue de la zone, initialisation des modèles, ...) ont obligé les organisateurs à définir un réseau de station sur la base d'une résolution de 30 milles. Si un tel écart entre les stations permet de ne pas « rater » de structure méso-échelle, la grille d'échantillonnage est cependant trop lâche pour apprécier les gradients éventuels. L'utilisation d'un système tracté (Tow-Yo) nous a permis de mieux caractériser la variabilité biogéochimique entre les structures (résolution de 2 milles).

Dans le cadre de cette étude, les instruments déployés sont avant tout des outils descriptifs ; ils permettent d'évaluer la quantité et la qualité du matériel présent sans pouvoir fournir l'information, généralement plus spécifique et détaillée, obtenue par l'analyse d'échantillons discrets . Cependant, le nombre important de profils acquis sur l'ensemble des campagnes (plus de 1200) a permis d'étudier en parallèle la variabilité des paramètres biogéochimiques et hydrologiques pour différentes situations ou saisons. Même, si l'outil

optique ne peut "démêler" la complexité des stocks et processus biogéochimiques, il en permet toutefois une première évaluation « globale ».

L'un des points clés de ce programme pluridisciplinaire était d'éclaircir le rôle de la circulation à moyenne échelle dans la compréhension de la variabilité biogéochimique. Il s'avère que l'influence des structures tourbillonnaires est variable selon la saison considérée. La qualité et la quantité des stocks biogéochimiques en hiver ne varient pas d'un type de structure à une autre (cyclonique, anticyclonique ou frontale). Les seules différences constatées sont essentiellement liées à la concentration du matériel dans une couche de mélange plus ou moins étendue en fonction des conditions hydrodynamiques. L'efflorescence phytoplanctonique caractéristique du printemps est rendue possible par la stratification de la couche superficielle. Nous avons pu montrer que les structures cycloniques contribuaient à retarder l'établissement d'une pycnocline forte. A l'inverse, les tourbillons anticycloniques facilitent sa mise en place et les nutriments n'étant pas encore limitants à cette saison, nous y avons observé les plus fortes concentrations de chlorophylle *a*. L'intensification du gradient de densité pendant tout l'été a contribué à rendre les sels nutritifs limitants dans la couche superficielle. L'influence des tourbillons sur la pycnocline est toujours la même mais les conséquences sont différentes : le cyclone permet un apport de nutriments dans la couche de surface qui autorise alors un développement significatif de la biomasse autotrophe.

L'influence « bénéfique » des structures cycloniques sur la biologie et la biogéochimie, rapportée dans de nombreuses études, n'a donc réellement été observée que pendant la saison estivale, lorsque la situation est proche de l'oligotrophie. Un grand nombre d'études montrant la fertilisation de la couche de surface résultant du forçage d'un tourbillon cyclonique ont d'ailleurs été menées dans la mer des Sargasses, globalement oligotrophe.

Une autre observation claire de notre étude est l'absence de floraison printanière intense pendant les campagnes POMME. En hiver, les floraisons « épisodiques » d'organismes principalement picophytoplanctoniques, entretiennent une communauté hétérotrophe. Celle-ci consomme le stock phytoplanctonique au fur et à mesure de son développement printanier ; seules les communautés microphytoplanctoniques (absentes en hiver) peuvent alors générer des biomasses conséquentes. Mais la circulation méso-échelle caractéristique de la zone d'étude ne semble pas favoriser la floraison de ces organismes. Toutefois, la forte variabilité des conditions hydrologiques à l'intérieur même de la zone POMME (présences de plusieurs structures méso-échelles) rend tout à fait possible le fait

qu'une efflorescence ait eu lieu dans une région de la zone que nous n'étions pas en train de prospector ; les pièges à particules ont d'ailleurs montré de fortes exportations vers la fin du mois de mars. De même, les structures cycloniques ne font que retarder la stratification de la couche superficielle et la floraison printanière qu'elle autorise ; il reste donc possible que des efflorescences aient eu lieu après la prospection intensive du premier LEG de POMME 2.

Le suivi de l'évolution temporelle de l'atténuation par le carbone organique dissous coloré (CDOM) a permis de mettre en évidence l'absence de corrélation directe entre ce stock et la biomasse chlorophyllienne. Lorsqu'elle est possible (en été, sous la pycnocline) l'accumulation de CDOM est associée à des assemblages particuliers présentant des distributions de taille différentes ainsi qu'à une production bactérienne conséquente. Un certain nombre d'éléments convergent pour montrer que la production de CDOM requiert la présence dans le milieu de plusieurs types d'organismes : autotrophes, hétérotrophes et bactéries.

La décorrélation entre biomasse chlorophyllienne et CDOM est une relative surprise si l'on considère que, longtemps, le CDOM a été considéré comme un sous produit de l'activité autotrophe. Nos observations ont des implications importantes pour la modélisation biooptique dans les eaux océaniques où la concentration de CDOM y est paramétrisée en fonction de la concentration en chlorophylle *a* ; elles suggèrent que ces paramétrisations devraient être désormais repensées. Un préalable à une nouvelle paramétrisation reste de documenter les relations entre les différents compartiments autotrophes, hétérotrophes et le CDOM dans différentes situations. La systématisation de mesures biooptiques in situ (par les ac-9) permettra de progresser dans cette direction.

Certaines observations ont mis en évidence le fort potentiel d'indices biooptiques tels que la pente du spectre d'atténuation particulière (γ_{cp}). Néanmoins, les liens de causalité entre la nature du matériel et ces indices restent à préciser. γ_{cp} traduit les évolutions de la pente de la distribution de taille des particules. Bien que cet indice résulte de la présence de tous les types de particules (autotrophes, hétérotrophes et détritiques), il s'avère qu'il est remarquablement bien corrélé aux proportions des différentes classes de tailles phytoplanctoniques dans la zone d'étude. Cette observation montre le rôle prépondérant des organismes autotrophes en tant qu'initiateurs des assemblages particuliers ; en d'autres termes, la distribution de taille de la communauté phytoplanctonique pourrait déterminer la distribution de taille de l'ensemble des

particules du milieu. Cette hypothèse mérite d'être testée dans divers environnements de l'océan ouvert. Si elle s'avère vérifiée, la possibilité d'établir une paramétrisation de la distribution de taille des communautés autotrophes par des mesures optiques est envisageable, ce qui constituerait une avancée significative dans la caractérisation de variables biogéochimiques essentielles.

La mesure systématique du coefficient de rétrodiffusion nous a conduit à présenter pour la première fois en océan ouvert une estimation de l'indice de réfraction particulaire (n_p) de façon continue. La valeur de cet indice dépend de l'importance du compartiment détritique dans l'assemblage particulaire. Cependant, le manque d'information actuel ne permet pas encore d'établir une relation entre n_p et la quantité de matériel détritique. En effet, il existe très peu d'études traitant de l'indice de réfraction des détritiques alors que de nombreux travaux ont été menés pour évaluer l'indice de réfraction du matériel vivant, qu'il soit autotrophe ou hétérotrophe. Les assemblages particuliers en océan ouvert sont composés de cellules vivantes et de leurs produits de dégradation. La possibilité de discriminer in situ les proportions de matériel vivant et détritique de tels assemblages met en exergue la nécessité de conduire des recherches plus approfondies sur l'indice de réfraction du matériel détritique. C'est une étape qui doit nécessairement repasser par l'expérimentation en laboratoire.

Ces études futures devraient être facilitées par les avancées technologiques en matière d'optique marine. On assiste désormais à la mise sur le marché d'instruments permettant de recueillir une information de plus en plus détaillée, notamment en terme de résolution spectrale. De nouveaux types d'absorptiomètre-atténuateur hyperspectraux opérant également dans l'ultraviolet sont actuellement en développement. Ils doivent permettre d'affiner le type de recherches entreprises dans le cadre de cette étude dans un certain nombre de directions nouvelles. Par exemple, étant donnée la dépendance spectrale de l'absorption par le CDOM, la mesure du coefficient d'absorption pourra être réalisée de manière plus précise et plus sensible aux courtes longueurs d'ondes. Cette mesure permettra également une estimation plus précise de la pente caractérisant la dépendance spectrale du coefficient d'absorption par le CDOM. Cette pente peut fournir une information sur l'origine et "l'histoire" du matériel organique dissous coloré mais actuellement, cette détermination doit encore être réalisée sur des échantillons discrets pour obtenir une valeur significative. Les mesures hyper spectrales peuvent également permettre d'envisager une approche plus spécifique (composition pigmentaire) de la structure des communautés autotrophes.

Ce travail a donc permis de montrer l'utilité de la biooptique dans le cadre d'une observation à haute résolution des paramètres biogéochimiques associés à la pompe biologique du carbone. Dans la mesure où les progrès rapides de la technologie permettent aux ingénieurs de proposer quasiment tous les ans de nouveaux instruments (plus fiables, plus rapides, accès à de nouvelles mesures, ...), la biooptique devient de plus en plus incontournable dans l'étude des océans. Elle a déjà permis de développer l'observation de la couche superficielle de l'océan par la voie satellitaire et il existe aujourd'hui des appareils capables d'emporter des instruments pour prospecter de façon autonome des régions de l'océan (Glider). On peut alors imaginer dans l'avenir des « flottes » de ces appareils en constante prospection dans l'océan mondial. Les informations ainsi récoltées (en temps réel) permettraient alors d'identifier des zones d'intérêt méritant des investigations plus spécifiques (campagne océanographique).

Enfin, les observations couplées de la "variabilité biogéochimique" et de la variabilité hydrodynamique aux mêmes échelles constitue une avancée significative pour l'initialisation et la validation des modèles couplés physique-biogéochimie. A priori, les mesures optiques n'étaient pas destinées à contraindre les modèles couplés développés dans le cadre du programme POMME. Toutefois, elles permettent déjà une intercomparaison à la même échelle entre les informations physiques et biogéochimiques dans la zone d'étude. Il ne devrait pas s'écouler beaucoup de temps avant que les modélisateurs n'intègrent ces nouveaux types de variables bio-optiques lors du développement de leurs modèles.

Références Bibliographiques

(1997). Protocole de Kyoto à la Convention-cadre des Nations Unies sur les changements climatiques. Kyoto, O.N.U.: 23.

Aas, E. (1996). "Refractive index of phytoplankton derived from its metabolite composition." Journal of Plankton Research **18**(12): 2223-2249.

Ahn, Y. -H. (1990). Propriétés optiques des particules biologiques et minérales présentes dans l'océan ; Application : inversion de la réflectance., Université Pierre et Marie Curie.

Ahn, Y. -H., Bricaud, A. et Morel, A. (1992). "Light backscattering efficiency and related properties of some phytoplankters." Deep-Sea Research **39**: 1835-1855.

Allali, K., Bricaud, A. et Claustre, H. (1997). "Spatial variations in the chlorophyll-specific absorption coefficients of phytoplankton and photosynthetically active pigments in the equatorial Pacific." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **102**(C6): 12,413-412,423.

Allredge, A. L. (2000). "Interstitial dissolved organic carbon (DOC) concentrations within sinking marine aggregates and their potential contribution to carbon flux." Limnology and Oceanography **45**(6): 1245-1253.

Allen, C.B. (1996). "New production and photosynthetic rates within and outside a cyclonic mesoscale eddy in the North Pacific subtropical gyre." Deep Sea Research **43**(6): 917-936.

Aluwihare, L. I. et Repeta, D. J. (1999). "A comparison of the chemical characteristics of oceanic DOM and extracellular DOM produced by marine algae." Marine ecology progress series. Oldendorf **186**: 105-117.

Aluwihare, L. I., Repeta, D. J. et Chen, R. F. (1997). "A major biopolymeric component to dissolved organic carbon in surface sea water." Nature **387**(6629): 166-169.

Andrews, S. S., Caron, S. et Zafiriou, O. C. (2000). "Photochemical oxygen consumption in marine waters : A major sink for colored dissolved organic matter ?" Limnology and Oceanography **45**: 267-277.

Anning, T., Nimer, N., Merrett, M. J. et Brownlee, C. (1996). "Costs and benefits of calcification in coccolithophorids." Journal of Marine Systems **9**(1-2): 45-56.

Archer, D. (1995). "Upper ocean physics as relevant to ecosystem dynamics: A tutorial." Ecological Applications **5**(3): 724-739.

Arhan, M., Colin de Verdière, A. et Mémery, L. (1994). "The Eastern boundary of the subtropical North Atlantic." Journal of Physical Oceanography **24**: 1295-1316.

Assenbaum, M., Gaillard, F. et Reverdin, G. (2001). Analyses of the upper ocean circulation during POMME. EGS XXVI General Assembly, Nice, France.

Babin, M., Morel, A., Claustre, H., Bricaud, A., Kolber, Z. et Falkowski, P. G. (1996). "Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems." Deep-Sea Research I **43**(8): 1241-1272.

Babin, M., Morel, A., Fournier-Sicre, V., Ferrari, G.M., Fell, F. et Stramski, D. (2003). "Light scattering properties of marine particles in coastal and oceanic waters as related to the particle mass concentration." Limnology and Oceanography **48**(2): 843-859.

Babin, M. et Stramski, D. (2002). "Light absorption by aquatic particles in the near-infrared spectral region." Limnology and Oceanography **47**(3): 911-915.

Bader, H. (1970). "The hyperbolic distribution of particle sizes." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **75**: 2822-2830.

Bahrel, P., Giraud, S., Dombrowsky, E. et Audoubert, J-M. (1998). Assimilation of Topex/Poseidon and ERS altimeter data from 1993 to 1998 in the North-East Atlantic. European Geophysical Society, XXIII Assembly, Nice.

Balch, W. M. (2000). "Light scattering by viral suspensions." Limnology and Oceanography **45**(2): 492-498.

Balch, William M., Fritz, Jennifer J. et Fernandez, Emilio (1996a). "Decoupling of calcification and photosynthesis in the coccolithophore *Emiliana huxleyi* under steady-state light-limited growth." Marine Ecology Progress Series **142**: 87-97.

Balch, William M., Holligan, Patrick M., Ackleson, Steven G. et Voss, Kenneth J. (1991). "Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine." Limnology and Oceanography **36**(4): 629-643.

Balch, William M., Kilpatrick, Katherine A., Holligan, Patrick M. et Cucci, Terry L. (1993). "Coccolith production and detachment by *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae)." Journal of Phycology **29**(5): 566-575.

Balch, William M., Kilpatrick, Katherine A., Holligan, Patrick M., Harbour, Derek et Fernandez, Emilio (1996b). "The 1991 coccolithophore bloom in the central North Atlantic. 2. Relating optics to coccolith concentration." Limnology and Oceanography **41**(8): 1684-1696.

Balch, William M., Kilpatrick, Katherine A. et Trees, Charles C. (1996c). "The 1991 coccolithophore bloom in the central North Atlantic. 1. Optical properties and factors affecting their distribution." Limnology and Oceanography **41**(8): 1669-1683.

Banse, K. et English, D.C. (1994). "Seasonality of coastal zone color scanner phytoplankton pigment in the offshore oceans." Journal of Geophysical Research **99**(C4): 7323-7345.

Barth, J. A. et Bogucki, D.J. (2000). "Spectral light absorption and attenuation measurements from a towed undulating vehicle." Deep-Sea Research **1**(47): 323-342.

Barth, J. A., Cowles, T. J. et Pierce, S. D. (2001). "Mesoscale physical and bio-optical structure of the Antarctic Polar Front near 170 degree W during austral spring." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **106**(C7): 879-813.

Bartz, R., Spinrad, R. W. et Kitchen, J. C. (1988). A low power, high resolution, in situ fluorometer for profiling and moored applications in water. Ocean Optics IX, Orlando, Florida, SPIE.

Beeler SooHoo, J., Kiefer, D. A., Collions, D. J. et McDermid, I. S. (1986). "In vivo fluorescence excitation and absorption spectra of marine phytoplankton: 1. Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation." Journal of Plankton Research **8**(1): 197-214.

Belzile, C., Vincent, W. F. et Kumagai, M. (2002). "Contribution of absorption and scattering to the attenuation of UV and photosynthetically available radiation in Lake Biwa." Limnology and Oceanography **47**(1): 95-107.

Bernard, O., Malara, G. et Sciandra, A. (1996). "The effects of a controlled fluctuating nutrient environment on continuous cultures of phytoplankton monitored by a computer." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **197**: 263-278.

Berner, T., Dubinsky, A., Wyman, K. et Falkowski, P. G. (1989). "Photoadaptation and the "package" effect in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae)." Journal of Phycology **25**(1): 70-78.

Bidigare, R. R., Benitez-Nelson, C., Leonard, C. L., Quaay, P.D., Parsons, M.L., Foley, D.G. et Seki, M.P. (2003). "Influence of a cyclonic eddy on microheterotroph biomass and carbon export in the lee of Hawaii." Geophysical Research Letter **30**(6): 1318-1321.

Bidigare, R. R., Marra, J., Dickey, T. D., Iturriaga, R., Baker, K. S., Smith, R. C. et Pak, H. (1990a). "Evidence for phytoplankton succession and chromatic adaptation in the Sargasso Sea during spring 1985." Marine Ecology Progress Series **60**(1-2): 113-122.

Bidigare, R. R., Ondrusek, M.E., Morrow, J.H. et Kiefer, D. A. (1990b). *In vivo* absorption properties of algal pigments. Ocean Optics X.

Boss, E., Pegau, W. S., Gardner, W. D., Zaneveld, J. R. V., Barnard, A. H., Twardowski, M. S., Chang, G.C. et Dickey, T. (2001). "Spectral particulate attenuation and particle size distribution in the bottom boundary layer of a continental shelf." Journal of Geophysical Research **106**(C5): 9509-9516.

Boss, E. et Twardowski, M. S. (2001). On the relationship of the particulate beam attenuation spectrum size distribution of oceanic particles. Ocean optics XV, Monaco.

Bricaud, A., Bédhomme, A-L. et Morel, A. (1988). "Optical properties of diverse phytoplanktonic species ; experimental results and theoretical interpretation." Journal of Plankton Research **10**(5): 851-873.

Bricaud, A. et Morel, A. (1986). "Light attenuation and scattering by phytoplanktonic cells : a theoretical modeling." Applied Optics **25**: 571-580.

Bricaud, A., Babin, M., Morel, A. et Claustre, H. (1995a). "Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton : Analysis and parameterization." Journal of Geophysical Research **100**(C7): 13,321-313,332.

Bricaud, A., Morel, A., Babin, M., Allali, K. et Claustre, H. (1998). "Variations of light absorption by suspended particles with chlorophyll a concentration in oceanic (case 1) waters : Analysis and implications for bio-optical models." Journal of Geophysical Research **103**(C13): 31,033-031,044.

Bricaud, A., Morel, A. et Prieur, L. (1981). "Absorption by dissolved organic matter of the sea (yellow substance) in the UV and visible domains." Limnology and Oceanography **26**(1): 43-53.

--- (1983). "Optical efficiency factors of some phytoplankters." Limnology and Oceanography **28**(5): 816-832.

Bricaud, A., Roesler, Collin et Zaneveld, J. R. V. (1995b). "In situ methods for measuring the inherent optical properties of ocean waters." Limnology and Oceanography **40**: 393-410.

Bricaud, A. et Stramski, D. (1990). "Spectral absorption coefficients of living phytoplankton and nonalgal biogenous matter : A comparison between the Peru upwelling area and the Sargasso Sea." Limnology and Oceanography **35**(3): 562-582.

Bricaud, A., Zaneveld, J. R. V. et Kitchen, J. C. (1992). Backscattering efficiency of coccolithophorids : use of three layered sphere model. OCEAN OPTICS XI, San Diego, California.

Brown, CW et Yoder, JA (1994). "Coccolithophorid blooms in the global ocean." Journal of Geophysical Research **99**(C4): 7467-7482.

Brügge, B. (1995). "Near-surface mean circulation and kinetic energy in the central North Atlantic from drifter data." Journal of Geophysical Research **100**(C10): 20543-20554.

Bruyant, F., Babin, M., Sciandra, A., Marie, D., Genty, B., Claustre, H., Blanchot, J., Bricaud, A., Rippka, R., Boulben, S., Louis, F. et Partensky, F. (2001). "An axenic cyclostat of *Prochlorococcus* PCC 9511 with a simulator of natural light regimes." Journal of Applied Phycology **13**: 135-142.

Buitenhuis, E., Bleijswijk, Jvan, Bakker, D. et Veldhuis, M. (1996). "Trends in inorganic and organic carbon in a bloom of *Emiliana huxleyi* in the North Sea." Marine Ecology Progress Series **143**: 1-3.

Buiteveld, H., Hakvoort, J. H. M. et Donze, M. (1994). The optical properties of pure water. Ocean Optics XII, Bergen, Norway.

Bury, S.J., Boyd, P. W., Preston, T., Savidge, G. et Owens, N.J.P. (2001). "Size-fractionated primary production and nitrogen uptake during a North Atlantic phytoplankton bloom : implications for carbon export estimates." Deep Sea Research **48**: 698-720.

- Bustillos-Guzman, J., Claustre, H. et Marty, J. C.** (1995). "Specific phytoplankton signatures and their relationship to hydrographic conditions in the coastal northwestern Mediterranean Sea." Marine Ecology Progress Series **124**(1-3): 247-258.
- Butler, W.L.** (1962). "Absorption of light by turbid materials." Journal of Opt. Soc. Am. **52**: 292-299.
- Carder, K. L., Hawes, S. K., Baker, K. A., Smith, R. C., Steward, R. G. et Mitchell, B. G.** (1991). "Reflectance model for quantifying chlorophyll a in the presence of productivity degradation products." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **96**(C11): 20,599-611.
- Carder, K. L., Steward, G., Betzer, R.G., Johnson, D.L. et Prospero, J.M.** (1986). "Dynamics and composition of particles from an aeolian input event to the sargasso sea." Journal of Geophysical Research **91**(D1): 1055-1066.
- Carder, K. L., Steward, R. G., Harvey, G. R. et Ortner, P. B.** (1989). "Marine humic and fulvic acids: Their effects on remote sensing of ocean chlorophyll." Limnology and Oceanography **34**(1): 68-81.
- Chang, G.C. et Dickey, T.** (1999). "Partitioning in situ total spectral absorption by use of moored spectral absorption-attenuation meters." Applied Optics **38**(18): 3876-3887.
- Chen, R.F. et Bada, J.L.** (1992). "The fluorescence of dissolved organic matter in seawater." Marine Chemistry **37**(191-221).
- Chen, W. et Wangersky, P. J.** (1996). "Production of dissolved organic carbon in phytoplankton cultures as measured by high-temperature catalytic oxidation and ultraviolet photo-oxidation methods." Journal of Plankton Research **18**(7): 1201-1211.
- Chung, S.P., Gardner, W. D., Landry, M. R., Richardson, M. J. et Walsh, I. D.** (1998). "Beam attenuation by microorganisms and detrital particles in the equatorial Pacific." Journal of Geophysical Research **103**(C6): 12669-12681.
- Ciotti, A. M., Cullen, J. J. et Lewis, M. R.** (1999). "A semi-analytical model of the influence of phytoplankton community structure on the relationship between light attenuation and ocean color." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **104**(C1): 1559-1578.
- Claustre, H.** (1994). "The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures." Limnology and Oceanography **39**(5): 1206-1210.
- Claustre, H., Bricaud, A., Babin, M., Bruyant, F., Guillou, L. et Partensky, F.** (2002a). "Diel Variations in *Prochlorococcus* optical properties." Limnology and Oceanography **47**(6).
- Claustre, H., Fell, F., Oubelkheir, K., Prieur, L., Sciandra, A., Gentili, B. et Babin, M.** (2000). "Continuous monitoring of surface optical properties across a geostrophic front : biogeochemical inferences." Limnology and Oceanography **45**(2): 309-321.
- Claustre, H. et Gostan, J.** (1987). "Adaptation of biochemical composition and cell size to irradiance in two microalgae: Possible ecological implications." Marine Ecology Progress Series **40**(1-2): 167-174.

- Claustre, H., Kerherve, P., Marty, J. C. et Prieur, L.** (1994a). "Phytoplankton photoadaptation related to some frontal physical processes." Journal of Marine Systems **5**(3-5): 251-265.
- Claustre, H., Kerherve, P., Marty, J. C., Prieur, L., Videau, C. et Hecq, J. H.** (1994b). "Phytoplankton dynamics associated with a geostrophic front: Ecological and biogeochemical implications." Journal of Marine Research **52**(4): 711-742.
- Claustre, H. et Marty, J. C.** (1995). "Specific phytoplankton biomasses and their relation to primary production in the Tropical North Atlantic." Deep Sea Research I **42**(8): 1475-1493.
- Claustre, H., Morel, A., Babin, M., Cailliau, C., Marie, D., Marty, J. C., Tailliez, D. et Vault, D.** (1999). "Variability in particle attenuation and chlorophyll fluorescence in the tropical Pacific : Scales, patterns, and biogeochemical implications." Journal of Geophysical Research **104**(C2): 3401-3422.
- Claustre, H., Morel, A., Hooker, S., Babin, M., Antoine, D., Oubelkheir, K., Bricaud, A., Leblanc, K., Quéguiner, B. et Maritorena, S.** (2002b). "Is desert dust making oligotrophic waters greener ?" Geophysical Research Letter **29**(10).
- Copin-Montegut, G. et Avril, B.** (1993). "Vertical distribution and temporal variation of dissolved organic carbon in the north-western Mediterranean Sea." Deep-Sea Research I **40**(10): 1963-1972.
- Cullen, J. J.** (1985). Diel vertical migration by dinoflagellates: Roles of carbohydrate metabolism and behavioral flexibility.
- Cullen, J. J., Lewis, M. R., Davis, C. O. et Barber, R. T.** (1992). "Photosynthetic characteristics and estimated growth rates indicate grazing is the proximate control of primary production in the Equatorial Pacific." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **97**(C1): 639-654.
- Cullen, J. J., Yentsch, C. M., Cucci, T. L. et MacIntyre, H. L.** (1988). Autofluorescence and other optical properties as tools in biological oceanography. Ocean Optics IX, Blizard, M. A.
- Dauta, A.** (1982). "Condition for phytoplankton development, a comparative study of the behaviour of eight species in culture. 1. Determination of growth parameters in relation to light and temperature." Ann. Limnol. **18**(3): 217-262.
- De Haan, H.** (1993). "Solar UV-light penetration and photodegradation of humic substances in peaty lake water." Limnology and Oceanography **38**: 1072-1076.
- Dickey, T. D., Siegel, D. A., Bratkovich, A. et Washburn, L.** (1986). Optical features associated with thermohaline structures. Ocean Optics VII, Orlando, Florida.
- Diehl, P. et Haardt, H.** (1980). "Measurement of the spectral attenuation to support biological research in a "plankton tube" experiment." Oceanologica Acta **3**(1): 89-96.

- Doney, S. C., Glover, D. M. et Najjar, R. G.** (1996). "A new coupled, one-dimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site." Deep-Sea Research II **43**(2-3): 591-624.
- Dong, L. F., Merrett, M. J. et Wu, C.-Y** (1999). "Comparative studies of inorganic carbon utilization in *Emiliana huxleyi* and some non-calcifying marine microalgae." Chinese Journal of Oceanology and Limnology **17**(3): 219-232.
- Dong, L. F., Nimer, N. A., Okus, E. et Merrett, M. J.** (1993). "Dissolved inorganic carbon utilization in relation to calcite production in *Emiliana huxleyi* (Lohmann) Kamptner." New Phytologist **123**(4): 679-684.
- Dower, K.M. et Lucas, M.I.** (1993). "Photosynthesis-irradiance relationships and production associated with a warm-core ring shed from the Agulhas Retroflection south of Africa." Marine Ecology Progress Series **95**: 141-154.
- Duarte, C.M., Maso, M. et Merino, M.** (1992). "The relationship between mesoscale phytoplankton heterogeneity and hydrographic variability." Deep Sea Research **39**(1): 45-54.
- Duce, R. A. et Tindale, N. W.** (1991). "Atmospheric transport of iron and its deposition in the ocean." Limnology and Oceanography **36**(8): 1715-1726.
- Durand, M. D., Green, R.E., Sosik, H. M. et Olson, R.J.** (2002). "Diel variations in optical properties of *Micromonas Pusilla* (Prasinophyceae)." Journal of Phycology **38**: 1132-1142.
- Durand, M. D. et Olson, R. J.** (1996). "Contributions of phytoplankton light scattering and cell concentration changes to diel variations in beam attenuation in the Equatorial Pacific from flow cytometric measurements of pico-, ultra- and nanoplankton." Deep-Sea Research II **43**(4-6): 891-906.
- (1998). "Diel patterns in optical properties of the chlorophyte *Nannochloris* sp.: Relating individual-cell to bulk measurements." Limnology and Oceanography **43**(6): 1107-1118.
- Duysens, L. M. N.** (1956). "The flattening effect of the absorption spectra of suspensions as compared to that of solutions." Biochemical Biophysical Acta **19**: 1-12.
- Eisner, L. B., Twardowski, M. S., Cowles, T. J. et Perry, M.J.** (2003). "Resolving phytoplankton photoprotective;photosynthetic carotenoid ratios on fine scales using in situ spectral absorption measurements." Limnology and Oceanography **48**(2): 632-646.
- Eppley, R.W., Reid, F.M.H., Cullen, J.J., Winant, C.D et Stewart, E.** (1984). "Subsurface patch of a dinoflagellate (*Ceratium tripos*) off Southern California: patch length, growth rate, associated vertically migrating species." Marine Biology **80**: 207-214.
- Falkowski, P. G., Dubinsky, Z. et Wyman, K.** (1985). "Growth-irradiance relationships in phytoplankton." Limnology and Oceanography **30**(2): 311-321.
- Falkowski, P. G. et LaRoche, J.** (1991). "Acclimation to spectral irradiance in algae." Journal of Phycology **27**(1): 8-14.

- Falkowski, P. G. et Owens, T.G.** (1980). "Light-shade adaptation. Two strategies in marine phytoplankton." Plant Physiology **66**: 592-595.
- Fernandez, E., Balch, W. M., Maranon, E. et Holligan, P. M.** (1994). "High rates of lipid biosynthesis in cultured, mesocosm and coastal populations of the coccolithophore *Emiliana huxleyi*." Marine Ecology Progress Series **114**(1-2): 13-22.
- Fernandez, E., Boyd, P., Holligan, P.M. et Harbour, D.S.** (1993). "Production of organic and inorganic carbon within a large-scale coccolithophore bloom in the northeast Atlantic Ocean." Marine Ecology Progress Series **97**: 271-285.
- Fernandez, E., Fritz, J. J. et Balch, W. M.** (1996). "Chemical composition of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* under light-limited steady state growth." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **207**(1-2): 149-160.
- Fiala, M., Semeneh, M. et Oriol, L.** (1998). "Size-fractionated phytoplankton biomass and species composition in the Indian sector of the Southern Ocean during austral summer." Journal of Marine Systems **17**: 1-4.
- Fielding, S., Crisp, N., Allen, J. T., Hartman, M. C., Rabe, B. et Roe, H. S. J.** (2001). "Mesoscale subduction at the Almeria-Oran front Part 2. Biophysical interactions." Journal of Marine Systems **30**: 3-4.
- Fritz, J.J et Balch, W. M.** (1996). "A light-limited continuous culture study of *Emiliana huxleyi* : determination of coccolith detachment and its relevance to cell sinking." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **207**: 127-147.
- Fujiki, T. et Taguchi, S.** (2002). "Variability in chlorophyll a specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance." Journal of Plankton Research **24**(9): 859-874.
- Gallagher, J.C. et Alberte, R.S.** (1985). "Photosynthetic and cellular photoadaptive characteristics of three ecotypes of the marine diatom *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **94**: 233-250.
- Garçon, V. C., Oschlies, A., Doney, S. C., McGilliguddy, D. et Waniek, J.** (2001). "The role of mesoscale variability on plankton dynamics in the North Atlantic." Deep Sea Research **48**(10): 2199-2226.
- Gardner, W. D., Walsh, I. D. et Richardson, M. J.** (1993). "Biophysical forcing of particle production and distribution during a spring bloom in the North Atlantic." Deep Sea Research **40**: 171-195.
- Gattuso, J. P., Allemand, D. et Frankignoulle, M.** (1999). "Photosynthesis and Calcification at Cellular, Organismal and Community Levels in Coral Reefs: A Review on Interactions and Control by Carbonate Chemistry." American Zoologist **39**(1): 160-183.
- Geider, R. J.** (1987). "Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton." New Phytologist **106**(1): 1-34.

Goericke, R. (1998). "Response of phytoplankton community structure and taxon-specific growth rates to seasonally varying physical forcing in the Sargasso Sea off Bermuda." Limnology and Oceanography **43**(5): 921-935.

Goldman, J. C. (1988). Spatial and temporal discontinuities of biological processes in pelagic surface waters. Towards a theory on biological and physical processes in the world ocean. R. B.J. Dordrecht, Kluwer Academic: 273-296.

--- (1993). "Potential role of large oceanic diatoms in new primary production." Deep Sea Research **40**(1): 159-168.

Goldman, J. C. et McGilliguddy, D. (2003). "Effect of large marine diatoms growing at low light on episodic new production." Limnology and Oceanography **48**(3): 1176-1182.

Gordon, H. R., Smith, R. C. et Zaneveld, J. R. V. (1984). Introduction to ocean optics. Ocean Optics VII, Monterey, California.

Green, S. A. et Blough, N. V. (1994). "Optical absorption and fluorescence properties of chromophoric dissolved organic matter in natural waters." Limnology and Oceanography **39**(8): 1903-1916.

Herbland, A. et Le Bouteiller, A. (1983). "Dynamique du phytoplancton et matière organique particulaire dans la zone euphotique de l'Atlantique Equatorial." Marine Biology **72**: 265-278.

Hoepffner, N. et Sathyendranath, S. (1991). "Effect of pigment composition on absorption properties of phytoplankton." Marine Ecology Progress Series **73**: 11-23.

Holligan, P., Fernandez, E., Aiken, J., Balch, W. M., Boyd, P., Burkill, P. H., Finch, M., Groom, S. B., Malin, G., Muller, K., Purdie, D.A., Robinson, C., Trees, C. C., Turner, S.M. et Van der Wal, P. (1993). "A biogeochemical study of the coccolithophore, *Emiliania Huxleyi*, in the north atlantic." Global Biogeochemical Cycles **7**(4): 879-900.

Holligan, P., Viollier, M., Harbour, D.S., Camus, P. et Champagne-Philippe, M. (1983). "Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge." Nature **304**: 339-342.

Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M.P., Van Der Linden, J. et Xiaosu, D. (2001). IPCC Third Assessment Report. Climate Change 2001 : The Scientific Basis., Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC): 944.

Houghton, J.T., Meira Filho, L/G/, Callander, B.A., Harris, N., Kattenger, A. et Maskell, K. (1996). Climate change 1995. The science of climate change. Cambridge.

Iglesias-Rodriguez, M.D., Brown, C. W., Doney, S. C., Kleypas, J. A., Kolber, D., Kolber, Z., Hayes, P.K. et Falkowski, P. G. (2002). "Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models : Coccolithophorids." Global Biogeochemical Cycles **16**(4): 1100.

- Jeffrey, S. W., Mantoura, R. F. C. et Wright, S. W.** (1997). Phytoplankton pigments in oceanography. Paris, UNESCO.
- Jerlov, N. G.** (1968). Optical oceanography, Elsevier.
- Jickells, T. D., Newton, P. P., King, P., Lampitt, R. S. et Boutle, C.** (1996). "A comparison of sediment trap records of particle fluxes from 19 to 48 degree N in the Northeast Atlantic and their relation to surface water productivity." Deep-Sea Research I **43**(7): 971-986.
- Johnsen, G., Samset, O., Granskog, L. et Sakshaug, E.** (1994). "In vivo absorption characteristics in 10 classes of bloom-forming phytoplankton: Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation by means of discriminant and HPLC analysis." Marine Ecology Progress Series **105**(1-2): 149-157.
- Jonasz, M.** (1983). "Particle size distributions in the Baltic." Tellus **35B**: 346-358.
- Kamykowski, D. et Zentara, S.** (1976). "The diurnal vertical migration of motile phytoplankton through temperature gradients." Limnology and Oceanography **22**: 148-151.
- Karrasch, B., Hoppe, H.G., Ullrich, S. et Podewski, S.** (1996). "The role of mesoscale hydrography on microbial dynamics in the northeast Atlantic : Results of a spring bloom experiment." Journal of Marine Research **54**: 99-122.
- Kiefer, D. A. et Mitchell, B. G.** (1983). "A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency." Limnology and Oceanography **28**(770-776).
- Kirk, J.T.O.** (1994). Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge.
- Kirkpatrick, G. J., Millie, D. F., Moline, M. A. et Schofield, O.** (2000). "Optical discrimination of a phytoplankton species in natural mixed populations." Limnology and Oceanography **45**: 467-471.
- Kishino, M., Booth, C. R. et Okami, N.** (1986). "Light utilization efficiency and quantum yield of phytoplankton in a thermally stratified sea." Limnology and Oceanography **31**: 557-566.
- Kishino, M., Takahashi, M., Okami, N. et Ichimura, S.** (1985). "Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea." Bull. Mar. Sci. **37**: 634-642.
- Kitchen, J. C. et Zaneveld, J. R. V.** (1990). "On the noncorrelation of the vertical structure of light scattering and chlorophyll a in case I waters." Journal of Geophysical Research **95**(C11): 20237-20246.
- Kitchen, J. C., Zaneveld, J. Ronal V. et Pak, H.** (1982). "Effect of particle size distribution and chlorophyll content on beam attenuation spectra." Applied Optics **21**(21): 3913-3918.
- Koike, I., Hara, S., Terauchi, K. et Kogure, K.** (1990). "Role of sub-micrometer particles in the ocean." Nature **345**: 242-244.

- Le Floc'h, E.** (2002). Etude expérimentale des limitations simultanées de l'azote et de la lumière sur la croissance de *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae), Université de la méditerranée (Aix-Marseille II) Observatoire des sciences de l'univers: 318.
- Linschooten, C., van Bleijswijk, J.D.L., van Emburg, P.R., de Vrind, J.P.M., Kempers, E. S., Westbroek, P. et de Vrind-de Jong, E.W.** (1991). "Role of the light-dark cycle and medium composition on the production of coccoliths by *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae)." Journal of Phycology **27**(1): 82-86.
- Loisel, H. et Morel, A.** (1998). "Light scattering and chlorophyll concentration in case 1 waters : a reexamination." Limnology and Oceanography **43**(5): 847-858.
- Lutz, V. A., Sathyendranath, S. et Head, E. J. H.** (1996). "Absorption coefficient of phytoplankton : regional variations in the North Atlantic." Marine Ecology Progress Series **135**: 197-213.
- Maske, H. et Haardt, H.** (1987). "Quantitative in-vivo absorption spectra of phytoplankton : Detrital absorption and comparison with fluorescence excitation spectra." Limnology and Oceanography **32**: 620-630.
- Mc Cartney, M. S.** (1982). "The subtropical recirculation of mode waters." Journal of Marine Research **40**(Suppl.): 427-464.
- Mc Cartney, M. S. et Talley, L. D.** (1982). "The subpolar Mode Water of the North Atlantic ocean." Journal of Physical Oceanography **12**: 1169-1188.
- McConnaughey, A.** (1994). Calcification, photosynthesis, and global carbon cycles. Monaco (Monaco), Musée Océanographique.
- McGilliguddy, D., Anderson, L.A., Doney, S. C. et Maltrud, M.E.** (2003). "Eddy-driven sources and sinks of nutrients in the upper ocean : Results from a 0.1° resolution model of the North Atlantic." Global Biogeochemical Cycles **17**(2): 1035-1055.
- McGilliguddy, D. J., Jr., Johnson, R., Siegel, D. A., Michaels, A. F., Bates, N. R. et Knap, A. H.** (1999). "Mesoscale variations of biogeochemical properties in the Sargasso Sea." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **104**(C6): 13381-13394.
- McGilliguddy, D. J., Jr., Robinson, A. R., Siegel, D. A., Jannasch, H. W., Johnson, R., Dickey, T. D., McNeil, J., Michaels, A. F. et Knap, A. H.** (1998). "Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea." Nature **394**(6690): 263-266.
- McGilliguddy, D. et Robinson, A. R.** (1997). "Eddy-induced nutrient supply and new production in the Sargasso Sea." Deep Sea Research **44**(8): 1424-1450.
- McManus, G. B. et Dawson, R.** (1994). "Phytoplankton pigments in the deep chlorophyll maximum of the Caribbean Sea and the western Tropical Atlantic Ocean." Marine Ecology Progress Series **113**(1-2): 199-206.
- Merrett, M. J., Dong, L. F. et Nimer, N. A.** (1993). "Nitrate availability and calcite production in *Emiliana huxleyi* Lohmann." European Journal of Phycology **28**(4): 243-246.

Miller, W. L. et Zepp, R. G. (1995). "Photochemical production of dissolved inorganic carbon from terrestrial organic matter : Significance to the oceanic organic carbon cycle." Geophysical Research Letter **22**: 417-420.

Mitchell, B. G. et Kiefer, D. A. (1988a). "Chlorophyll a specific absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton." Deep-Sea Research I **35**: 639-663.

--- (1988b). "Variability in pigment specific particulate fluorescence and absorption spectra in the northeastern Pacific Ocean." Deep-Sea Research I **35**(5): 665-689.

Mizobata, K., Saitoh, S. I., Shiimoto, A., Miyamura, T., Shiga, N., Imai, K., Toratani, M., Kajiwara, Y. et Sasaoka, K. (2002). "Bering Sea cyclonic and anticyclonic eddies observed during summer 2000 and 2001." Progress in Oceanography **55**: 65-75.

Moline, M. A. (1998). "Photoadaptive response during the development of a coastal Antarctic diatom bloom and relationship to water column stability." Limnology and Oceanography **43**(1): 146-153.

Moore, C. (1994). "In-situ, biochemical, oceanic, optical meters." Sea Technology **35**(2): 10-16.

Moore, C. C., Twardowski, M. S. et Zaneveld, J. R. V. (2000). The ECO-VSF - A sensor for determination of the volume scattering function in the backward direction. Ocean Optics XV, Monaco, France.

Moore, C., Zaneveld, J. R. V. et Kitchen, J. C. (1992). Preliminary results from an in situ spectral absorption meter. Ocean Optics XI, San Diego, California.

Moran, M. A., Sheldon, W. M., Jr. et Zepp, R. G. (2000). "Carbon loss and optical property changes during long-term photochemical and biological degradation of estuarine dissolved organic matter." Limnology and Oceanography **45**(6): 1254-1264.

Morel, A. (1973). Diffusion de la lumière par les eaux de mer ; résultats expérimentaux et approche théorique. AGARD Lect. Ser. **63**: 3.1.1-3.1.76.

--- (1974). Optical properties of pure water and pure sea water. Jerlov and Steeman-Nielsen. Optical aspects of Oceanography. A. Press.

--- (1989). "Light and marine photosynthesis : A model with geochemical and climatological implications." Progress in Oceanography **23**.

Morel, A. et Ahn, Y. -H. (1990). "Optical efficiency factors of free-living marine-bacteria : Influence of bacterioplankton upon the optical properties and particulate organic carbon in oceanic waters." Journal of Marine Research **48**: 145-175.

Morel, A. et Ahn, Y.-H. (1991). "Optics of heterotrophic nanoflagellates and ciliates: A tentative assessment of their scattering role in oceanic waters compared to those of bacterial and algal cells." Journal of Marine Research **49**(1): 177-202.

Morel, A., Ahn, Y.-H., Partensky, F., Vaultot, D. et Claustre, H. (1993). "Prochlorococcus and Synechococcus: A comparative study of their optical properties in relation to their size and pigmentation." Journal of Marine Research **51**(3): 617-649.

Morel, A. et Bricaud, A. (1981). "Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton." Deep-Sea Research **28A**(11): 1375-1393.

Morel, A. et Maritorena, S. (2001). "Bio-optical properties of oceanic waters : a reappraisal." Journal of Geophysical Research **106**(C4): 7163-7180.

Morel, A. et Prieur, L. (1977). "Analysis of variations in ocean color." Limnol. Oceanogr. **22**: 709-722.

Morel, André (1987). "Chlorophyll-specific scattering coefficient of phytoplankton. A simplified theoretical approach." Deep-Sea Research **34**: 1093-1105.

--- (1991). Optics of marine particles and marine optics. NATO ASI Series. S. Demers. **G 27**: 141-188.

Morel, André et Bricaud, Annick (1986). "Inherent Optical Properties of Algal Cells Including Picoplankton : Theoretical and Experimental Results." Photosynthetic picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.: 521-555.

Morrison, J.R. et Sosik, H. M. (2002). Inherent optical properties in New England coastal waters : Decomposition into contributions from optically important constituents. Ocean Optics XVI, Sante Fe.

Nanninga, H. J. et Tyrrell, T. (1996). "Importance of light for the formation of algal blooms by *Emiliana huxleyi*." Marine Ecology Progress Series **136**(1-3): 195-203.

Nelson, J. R. et Guarda, S. (1995). "Particulate and dissolved spectral absorption on the continental shelf of the southeastern United States." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **100**(C5): 8715-8732.

Nelson, N.B., Siegel, D.A. et Michaels, A.F. (1998). "Seasonal dynamics of colored dissolved material in the Sargasso Sea." Deep-Sea Research **45**: 931-957.

Nimer, N. A. et Merrett, M. J. (1992). "Calcification and utilization of inorganic carbon by the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* Lohmann." New Phytologist **121**(2): 173-177.

--- (1993). "Calcification rate in *Emiliana huxleyi* Lohmann in response to light, nitrate and availability of inorganic carbon." New Phytologist **123**(4): 673-677.

--- (1995). Calcification rate in relation to carbon dioxide release, photosynthetic carbon fixation and oxygen evolution in *Emiliana huxleyi*. Monaco (Monaco), Musee Oceanographique.

--- (1996). "The development of a CO₂-concentrating mechanism in *Emiliana huxleyi*." New Phytologist **133**(3): 383-389.

Olsson, P. et Graneli, E. (1991). "Observations on diurnal vertical migration and phased cell division for three coexisting marine dinoflagellates." Journal of Plankton Research **13**(6): 1313-1324.

Oubelkheir, K. (2001). Caractérisation biogéochimique de provinces océaniques à l'aide d'indicateurs bio-optiques, à diverses échelles spatio-temporelles. Marseille, Université de la Méditerranée: 118.

Paasche, E. (1964). "A tracer study of the inorganic carbon uptake during coccolith formation and photosynthesis in the coccolithophorid *Coccolithus huxleyi*." Physiologica Plantarum Supplementum **3**: 1-82.

Paillet, J. et Arhan, M. (1996a). "Oceanic ventilation in the eastern North Atlantic." Journal of Physical Oceanography **26**: 2036-2052.

--- (1996b). "Shallow pycnoclines and mode water subduction in the Eastern North Atlantic." Journal of Physical Oceanography **26**: 96-114.

Parslow, J.S., Boyd, P.W., Rintoul, S.R. et Griffiths, F.B. (2001). "A persistent subsurface chlorophyll maximum in the Interpolar Frontal Zone south of Australia : Seasonal progression and implications for phytoplankton-light-nutrient interactions." Journal of Geophysical Research **106**(C12): 31543-31557.

Pegau, W. S., Gray, D. et Zaneveld, J. R. V. (1997). "Absorption and attenuation of visible and near-infrared light in water : dependence on temperature and salinity." Applied Optics **36**(24): 6035-6046.

Pegau, W. S., Zaneveld, J. R. V. et Voss, K. J. (1995). "Toward closure of the inherent optical properties of natural waters." Journal of Geophysical Research **100**(C7): 13193-13199.

Penduff, T., de Verdiere, A. C. et Barnier, B. (2001). "General circulation and intergyre dynamics in the eastern North Atlantic from a regional primitive equation model." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **106**(C10): 313-322.

Petzold, T.J. (1972). Volume scattering functions for selected natural waters. San Diego, California, Visibility Laboratory: 71-78.

Pollard, R.T., Griffiths, M.J., Cunningham, S.A., Read, J.F., Pérez, F.F. et Rios, A.F. (1996). "Valdi 1991 - A study of the formation, circulation and ventilation of Eastern North Atlantic Central Water." Progress in Oceanography **37**: 167-192.

Pollard, R.T. et Regier, L.A. (1992). "Vorticity and vertical circulation at an ocean front." Journal of Physical Oceanography **22**: 609-625.

Pope, Robin M. et Fry, Edward S. (1997). "Absorption spectrum (380-700 nm) of pure water. II. Integrating cavity measurements." Applied Optics **36**(33): 8710-8723.

Preisendorfer, R. W. (1961). "Application of radiative transfer theory to light measurements in the sea."

- Prézelin, B. B. et Alberte, R.S.** (1978). "Photosynthetic characteristics and organization of chlorophyll in marine dinoflagellates." Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **75**: 1801-1804.
- Prieur, L. et Sathyendranath, S.** (1981). "An Optical Classification of Coastal and Oceanic Waters Based on the Specific Spectral Absorption Curves of Phytoplankton Pigments, Dissolved Organic Matter, and Other Particulate Materials." Limnology and Oceanography **26**(4): 671-689.
- Reynolds, R. A., Stramski, D. et Kiefer, D. A.** (1997). "The effect of nitrogen limitation on the absorption and scattering properties of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*." Limnology and Oceanography **42**(5): 881-892.
- Ridal, J. J. et Moore, R. M.** (1993). "Resistance to UV and persulphate oxidation of dissolved organic carbon produced by selected marine phytoplankton." Marine Chemistry **42**(3-4): 167-188.
- Riebesell, U., Revill, A. T., Holdsworth, D. G. et Volkman, J. K.** (2000a). "The effects of varying CO₂ concentration on lipid composition and carbon isotope fractionation in *Emiliana huxleyi*." Geochimica et Cosmochimica Acta **64**(24): 4179-4192.
- Riebesell, U., Zondervan, I., Rost, B., Tortell, P. D., Zeebe, R. E. et Morel, F. M. M.** (2000b). "Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂." Nature **407**(6802): 364-367.
- Robertson, J.E., Robinson, C., Turner, D.R., Holligan, Patrick M., Watson, A.J., Boyd, P., Fernandez, Emilio et Finch, M.** (1994). "The impact of a coccolithophore bloom on oceanic carbon uptake in the northeast Atlantic during summer 1991." Deep-Sea Research **41**(2): 297-314.
- Rochelle-Newall, E. J. et Fisher, T. R.** (2002). "Production of chromophoric dissolved organic matter fluorescence in marine and estuarine environments: an investigation into the role of phytoplankton." Marine Chemistry **77**(1): 7-21.
- Roesler, Collin, Perry, Mary Jane et Carder, K. L.** (1989). "Modeling in situ phytoplankton absorption from total absorption spectra in productive inland marine waters." Limnology and Oceanography **34**(8): 1510-1523.
- Romero, O. E., Lange, C. B., Swap, R. et Wefer, G.** (1999). "Eolian-transported freshwater diatoms and phytoliths across the equatorial Atlantic record: Temporal changes in Saharan dust transport patterns." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **104**(C2): 3211-3222.
- Sarmiento, J.L., Murname, R. et Le Quéré, C.** (1995). "Air-Sea CO₂ transfer and the carbon budget of the North Atlantic." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B(348): 211-219.
- Sathyendranath, S., Lazzara, L. et Prieur, L.** (1987). "Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton." Limnology and Oceanography **32**(2): 403-415.
- Schlesinger, W.H.** (1997). *Biogeochemistry : an analysis of Global Change*. San Diego.

Sciandra, A., Jérôme, H., Lefèvre, D., Lemée, R., Rimmelin, P., Denis, M. et Gattuso, J.P. (2003). "Response of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* to elevated pCO₂ under nitrogen limitation." soumis.

Siegel, D. A., Dickey, T. D., Washburn, L., Hamilton, M. K. et Mitchell, B. G. (1989). "Optical determination of particulate abundance and production variations in the oligotrophic ocean." Deep-Sea Research **36**(2A): 211-222.

Siegel, D. A., Doney, S. C. et Yoder, J. A. (2002). "The North Atlantic Spring Phytoplankton Bloom and Sverdrup's Critical Depth Hypothesis." Science **296**(5568): 730-733.

Siegel, D. A. et Michaels, A. F. (1996). "Quantification of non-algal attenuation in the Sargasso Sea: Implications for biogeochemistry and remote sensing." Deep-Sea Research II **43**(2-3): 321-345.

Siegel, D.A., Maritorena, S., Nelson, N.B., Hansell, D.A. et Lorenzi-Kayser, M. (2002). "Global distribution and dynamics of colored dissolved and detrital organic materials." Journal of Geophysical Research **107**(C12): 3228-3242.

Sikes, C.S., Roer, R.D. et Wilbur, K.M. (1980). "Photosynthesis and coccolith formation : Inorganic carbon sources and net inorganic reaction of deposition." Limnology and Oceanography **25**: 248-261.

Smith, C.L., Richards, K.J. et Fasham, M.J.R. (1996). "The impact of mesoscale eddies on plankton dynamics in the upper ocean." Deep Sea Research **43**(11-12): 1807-1832.

Smith, H.L. et Waltman, P. (1995). The theory of the chemostat. Dynamics of microbial competition.

Smith, R. C. et Baker, K. S. (1981). "Optical properties of the clearest natural waters (200-800 nm)." Applied Optics **20**: 177-184.

Smith, R. C., Baker, K. S. et Vernet, M. (1998). "Seasonal and interannual variability of phytoplankton biomass West of the Antarctic Peninsula." Journal of Marine Systems **17**: 1-4.

Sogandares, F.M. et Fry, E. S. (1997). "Absorption spectrum (340-640 nm) of pure water. I. Photothermal measurements." Applied Optics **36**(33): 8699-8709.

Sosik, H. M. et Mitchell, B. G. (1994). "Effects of temperature on growth, light absorption, and quantum yield in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae)." Journal of Phycology **30**(5): 833-840.

--- (1995). "Light absorption by phytoplankton, photosynthetic pigments and detritus in the California Current System." Deep-Sea Research I **42**(10): 1717-1748.

Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P. et Michaels, A. F. (2000). "Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea." Deep Sea Research **47**(1): 137-158.

Stramska, M., Dickey, T. D., Plueddemann, A., Weller, R., Langdon, C. et Marra, J. (1995). "Bio-optical variability associated with phytoplankton dynamics in the North Atlantic Ocean during spring and summer of 1991." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **100**(C4): 6621-6632.

Stramski, D. (1999). "Refractive index of planktonic cells as a measure of cellular carbon and chlorophyll a content." Deep-Sea Research I **46**(2): 335-351.

Stramski, D., Bricaud, A. et Morel, A. (2001). "Modeling the inherent optical properties of the ocean based on the detailed composition of planktonic community." Applied Optics **40**: 392-403.

Stramski, D. et Kiefer, D. A. (1991). "Light scattering by microorganisms in the open ocean." Progress in Oceanography **28**: 343-383.

Stramski, D. et Mobley, C. D. (1997). "Effects of microbial particles on oceanic optics: A database of single-particle optical properties." Limnology and Oceanography **42**(3): 538-549.

Stramski, D., Morel, A. et Bricaud, A. (1988). "Modeling the light attenuation and scattering by spherical phytoplanktonic cells : a retrieval of the bulk refractive index." Applied Optics **27**(19): 3954-3956.

Stramski, D., Rassoulzadegan, F. et Kiefer, D. A. (1992). "Changes in the optical properties of a particle suspension caused by protist grazing." Journal of Plankton Research **14**: 961-977.

Stramski, D. et Reynolds, R. A. (1993). "Diel variations in the optical properties of a marine diatom." Limnology and Oceanography **38**(7): 1347-1364.

Strom, S. L., Benner, R., Ziegler, S. et Dagg, M. J. (1997). "Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon." Limnology and Oceanography **42**(6): 1364-1374.

Stuart, V., Sathyendranath, S., Platt, T., Maass, H. et Irwin, B. D. (1998). "Pigments and species composition of natural phytoplankton populations : effect on the absorption spectra." Journal of Plankton Research **20**(2): 187-217.

Sverdrup, H.U. (1953). "On conditions for the vernal blooming of phytoplankton." J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer **18**(287-295).

Sy, A., Schauer, U. et Meincke, J. (1992). "The North Atlantic Current and its associated hydrographic structure above and eastward of the mid-Atlantic Ridge." Deep Sea Research **39**(Part A): 825-853.

Teira, E., Pazo, M. J., Serret, P. et Fernandez, E. (2001). "Dissolved organic carbon production by microbial populations in the Atlantic Ocean." Limnology and Oceanography **46**(6): 1370-1377.

Townsend, D.W., Cammen, L.M., Holligan, P., Campbell, D.E. et Pettigrew, N.R. (1994). "Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton growth." Deep Sea Research **41**: 747-765.

Twardowski, M. S., Boss, E., Macdonald, J. B., Pegau, W. S., Barnard, A. H. et Zaneveld, J. R. V. (2001). "A model for estimating bulk refractive index from the optical backscattering ratio and the implications for understanding particle composition in case I and case II waters." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **106**(C7): 14129-14142.

Twardowski, M. S. et Donaghay, P. L. (2001). "Separating in situ and terrigenous sources of absorption by dissolved materials in coastal waters." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **106**(C2): 2545-2560.

--- (2002). "Photobleaching of aquatic dissolved materials : absorption removal, spectral alteration, and their interrelationship." Journal of Geophysical Research **107**(C8).

Twardowski, M. S., Sullivan, J.M., Donaghay, P. L. et Zaneveld, J. R. V. (1999). "Microscale quantification of the absorption by dissolved and particulate material in coastal waters with an ac-9." Journal of atmospheric and oceanic technology **16**: 691-707.

Tyrell, T., Holligan, P.M. et Mobley, C.D. (1999). "Optical impact of oceanic coccolithophore bloom." Journal of Geophysical Research **104**(C2): 3223-3241.

Van de Hulst, H. C. (1957). Light scattering by small particles. New York, Wiley.

Van der Wal, P., Kempers, E. S. et Veldhuis, M. J. W. (1995). "Production and downward flux of organic matter and calcite in a North Sea bloom of the coccolithophore *Emiliana Huxleyi*." Marine Ecology Progress Series **126**: 247-265.

Vidussi, F., Claustre, H., Bustillos-Guzman, J., Cailliau, C. et Marty, J. C. (1996). "Determination of chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton : Separation of chlorophyll *a* from divinyl-chlorophyll *a* and zeaxanthin from lutein." Journal of Plankton Research **18**: 2377-2382.

Vidussi, F., Claustre, H., Manca, B. B., Luchetta, A. et Marty, J. C. (2001). "Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **106**(C9): 939-919.

Vidussi, F., Marty, J. C. et Chiaverini, J. (2000). "Phytoplankton pigment variations during the transition from spring bloom to oligotrophy in the northwestern Mediterranean Sea." Deep-Sea Research I **47**(3): 423-445.

Vodacek, A., Blough, N. V., DeGrandpre, M. D., Peltzer, E. T. et Nelson, R. K. (1997). "Seasonal variation of CDOM and DOC in the Middle Atlantic Bight: Terrestrial inputs and photooxidation." Limnology and Oceanography **42**(4): 674-686.

Vodacek, A., Hoge, F. E., Swift, R. N., Yungel, J. K., Peltzer, E. T. et Blough, N. V. (1995). "The use of in situ and airborne fluorescence measurements to determine UV absorption coefficients and DOC concentrations in surface waters." Limnology and Oceanography **40**(2): 411-415.

Volk, T. et Hoffer, M.I. (1985). "Ocean carbon pumps : analysis of relative strengths and efficiencies in ocean driven atmospheric CO₂ trends." **32**: 99-100.

Voss, K. J., Balch, W. M. et Kilpatrick, K.A. (1998). "Scattering and attenuation properties of *Emiliana huxleyi* cells and their detached coccoliths." *Limnology and Oceanography* **43**(5): 870-876.

Waggener, W. C., Weinberger, A. J. et Stoughton, R. W. (1964). The absorption spectrum of H₂O and D₂O in the near infrared region as a function of temperature from -20° to 250°C. Washington, D. C., Atomic Energy Commission.

Walsh, I. D., Chung, Sung Pyo, Richardson, M. J. et Gardner, W. D. (1995). "The diel cycle in the integrated particle load in the Equatorial Pacific: A comparison with primary production." *Deep-Sea Research II* **42**(2-3): 465-477.

Walsh, J. J., Carder, K. L. et Mueller-Karger, F. E. (1992). "Meridional fluxes of dissolved organic matter in the North Atlantic Ocean." *Journal of Geophysical Research. C. Oceans* **97**(C10): 15625-15637.

Westbroek, P., Young, J. R. et Linshooten, K. (1989). "Coccolith Production (Biom mineralization) in the Marine Alga *Emiliana huxleyi*." *Journal of Protozoology* **36**(4): 368-373.

Whitehead, R. F., de Mora, S., Demers, S., Gosselin, M., Monfort, P. et Mostajir, B. (2000). "Interactions of ultraviolet-B radiation, mixing, and biological activity on photobleaching of natural chromophoric dissolved organic matter: A mesocosm study." *Limnology and Oceanography* **45**(2): 278-291.

Windom, H.L. (1969). "Atmospheric dust records in permanent snowfields : Implications to marine sedimentation." *Geol. Soc. Am. Bull.* **80**: 761-782.

Wolf-Gladrow, D. A., Riebesell, U., Burkhardt, S. et Bijma, J. (1999). "Direct effects of CO₂ concentration on growth and isotopic composition of marine plankton." *Tellus* **51B**: 461-476.

Woods, J.D. et Barkmann, W. (1986). "A Lagrangian mixed layer model of Atlantic 18C water formation." *Nature* **319**: 574-576.

Zafiriou, O. C., Andrews, S. S. et Wang, W. (2003). "Concordant estimates of oceanic carbon monoxide source and sink processes in the Pacific yield a balance global "blue-water" CO budget." *Global Biogeochemical Cycles* **17**(1): 1015.

Zaneveld, J. R. V., Kitchen, J. C., Bricaud, A. et Moore, C. (1992). Analysis of in situ spectral absorption meter data. Ocean Optics XI, San Diego, California.

Zaneveld, J. R. V., Kitchen, J. C. et Moore, C. (1994). The scattering error correction of reflecting-tube absorption meters. Ocean Optics XII, Bergen, Norway.

Zondervan, I., Rost, B. et Riebesell, U. (2002). "Effect of CO₂ concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliana huxleyi* grown under light-limiting conditions and different daylengths." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **272**: 55-70.

Annexes

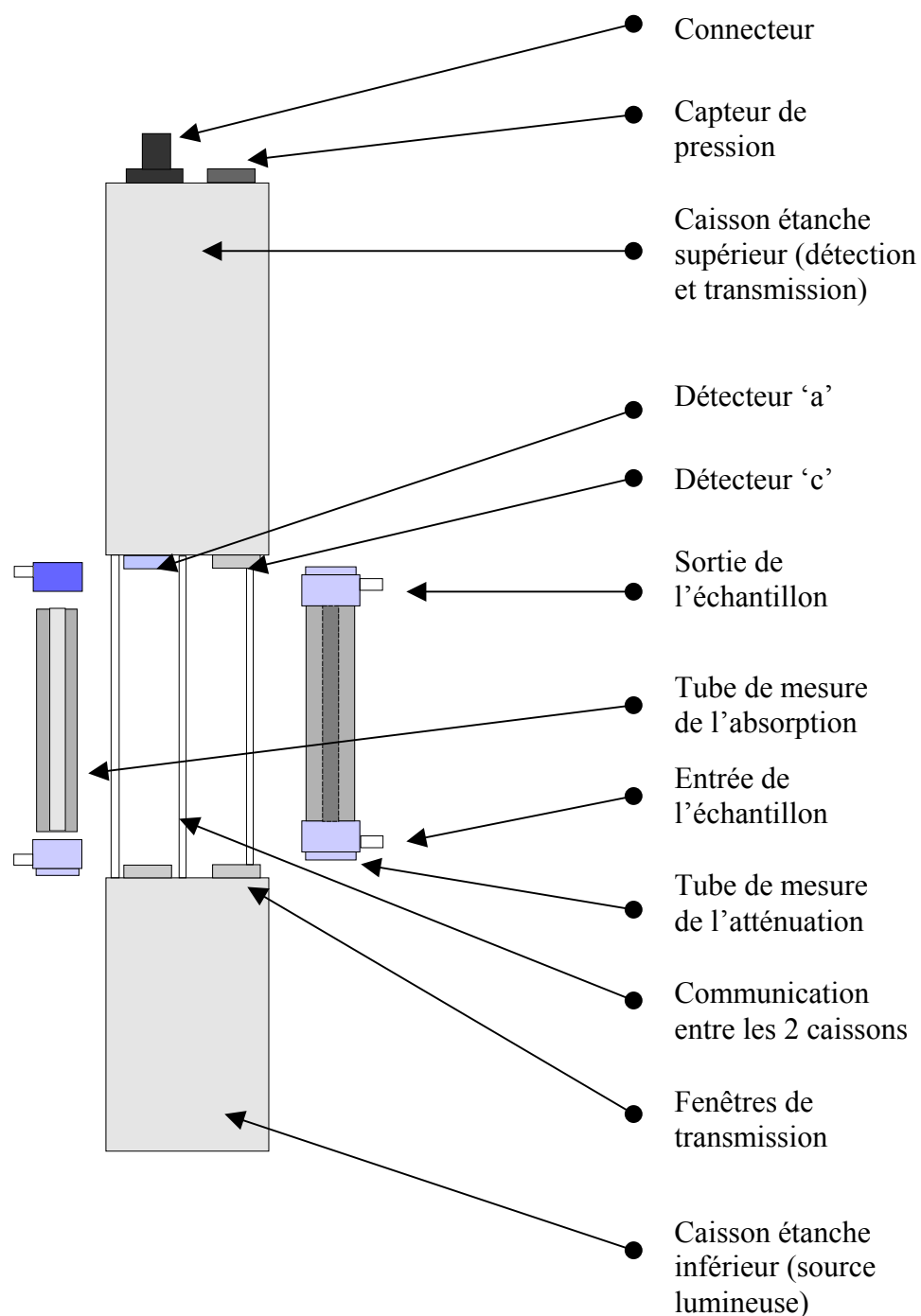


Figure 118. Coupe générale d'un ac-9. (ac-9 Protocol Document.)

Annexe I / Description des Instruments

L'ensemble des propriétés optiques in situ présentées dans le cadre de ce travail ont été acquises par l'intermédiaire des instruments suivants :

- deux ac-9 [absorption (a), atténuation (c) à 9 longueurs d'ondes]
- un ECO-VSF (ECO-Volume Scattering Function)
- un LSS (Light backScattering Sensor)

Ils ont été développés et commercialisés par la société américaine WETLabs® (Western Environmental Technology Laboratories Inc.) située en Oregon.

I.1) Spectrophotomètre (ac-9)

Les coefficients d'absorption (a) et d'atténuation (c) à neuf longueurs d'onde sont mesurés par un ac-9. Cet absorptiomètre-atténuancemètre¹ in situ a été mis sur le marché en 1993 à la suite d'un contrat entre WETLabs® et les laboratoires de la recherche navale américaine. Moore, 1994, Moore *et al.*, 1992 et Zaneveld *et al.*, 1992 ont été les premiers à décrire l'utilisation de cet instrument pour l'acquisition de données optiques en milieu marin.

I.2) Caractéristiques techniques

Le ac-9 se présente sous la forme d'un cylindre de 68 cm de haut et 10.25 cm de diamètre. Il est lui-même formé de deux caissons séparés par deux tubes (Figure 118). La partie inférieure contient la source lumineuse du spectrophotomètre, les deux tubes constituent les cuves de mesures [l'une pour l'absorption (a) et l'autre pour l'atténuation (c)]. Le caisson supérieur reçoit les détecteurs ainsi que les différents circuits électroniques permettant la conversion des signaux analogiques bruts en données digitales ayant une signification physique. Ces données sont ensuite transmises via le connecteur situé au sommet de l'instrument vers l'unité de stockage. Les deux ac-9 que nous utilisons étaient munis d'un capteur de pression (optionnel), situé à côté de ce connecteur.

¹ Nous utiliserons désormais le terme spectrophotomètre pour désigner cet instrument bien que la résolution spectrale (9 longueurs d'ondes entre 412 et 715 nm) ne soit pas celle caractérisant les spectrophotomètres classiques de laboratoire.

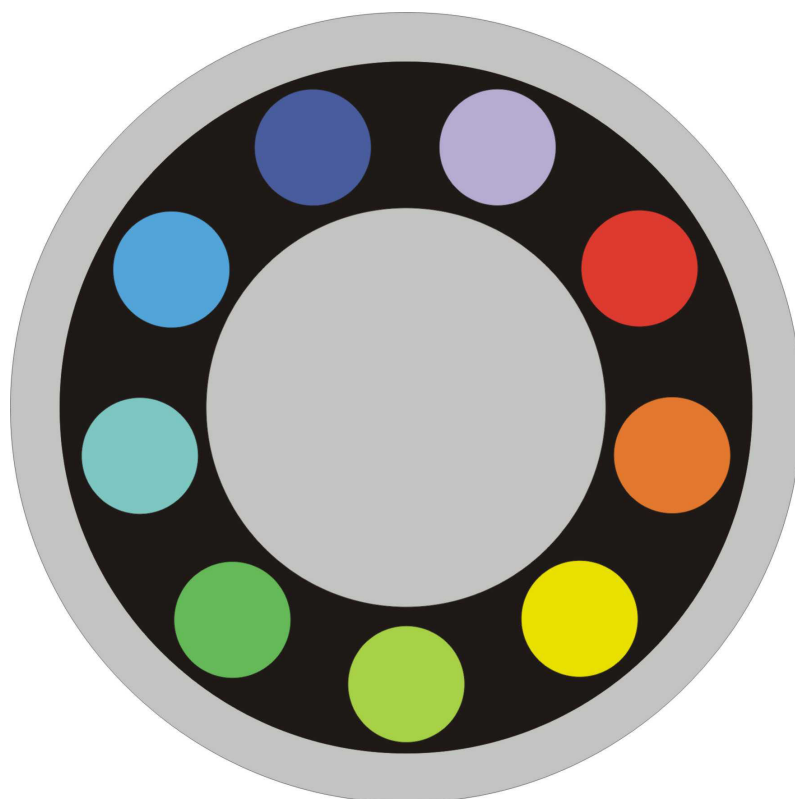


Figure 119. Schéma représentatif de la roue porte filtre équipant le ac-9. Chaque filtre est séparé du suivant par une portion noire qui permet de réaliser la mesure « au noir ».

I.3) Principe de fonctionnement

Chaque cellule de mesure (a ou c) possède sa propre source lumineuse à incandescence. La longueur d'onde utilisée est déterminée par passage du flux lumineux au travers d'un des neuf filtres fixés sur une roue actionnée par un moteur dont la vitesse de rotation est contrôlée électroniquement afin d'être en phase avec la fréquence d'échantillonnage. La roue porte filtre ainsi que le moteur sont communs aux deux systèmes de mesures ; ainsi, à un instant t, la longueur d'onde de mesure dans chaque tube est différente. Les filtres sont séparés afin de bloquer la lumière pour obtenir une mesure du flux lumineux lorsque la source est obstruée (mesure dite « au noir », figure 119). Après avoir été transformé en flux monochromatique, celui-ci passe au travers d'un miroir semi réfléchissant qui permet d'en renvoyer une partie vers le détecteur de référence avant qu'il ne soit modifié dans le tube de mesure par les constituants présents. Le flux lumineux traverse ensuite le tube où circule l'eau échantillonnée avant d'atteindre la partie supérieure de l'instrument et le récepteur.

A ce stade, chaque récepteur (mesure et référence) a enregistré une valeur en présence de lumière et une autre au noir. Elles permettent d'obtenir un signal avant et après perturbation du flux lumineux par l'échantillon. Ces mesures sont transformées en intensité de flux lumineux puis stockées sous forme digitale. Quand un cycle de roue est terminé (i.e. 9 longueurs d'ondes échantillonnées) un « paquet » (lot) de données est envoyé à l'unité de stockage. Tous les 10 paquets, une mesure de la pression environnante et de la température interne de l'instrument est ajoutée à celles de a et c.

Au niveau du fonctionnement de l'instrument et du traitement du signal il n'y a donc pas de différence entre une mesure d'absorption et une d'atténuation. La différenciation entre a et c se fait en jouant sur la configuration optique entre l'entrée des photons dans le tube de mesure et leur réception par le détecteur.

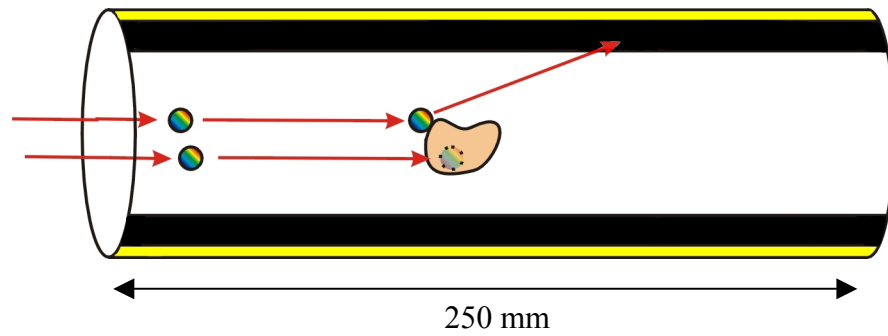
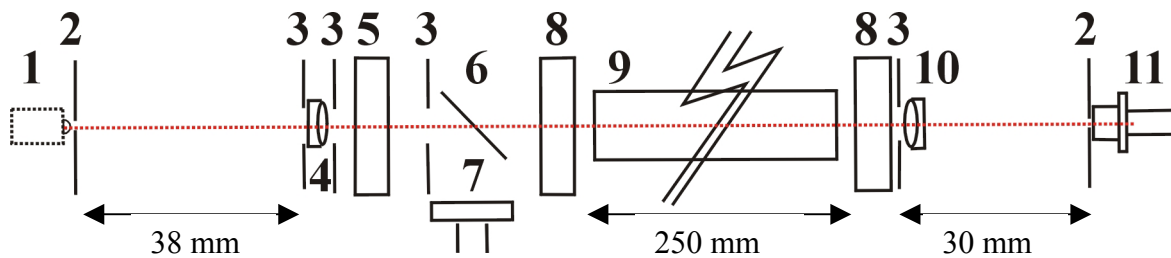


Figure 120. Schéma de principe du tube de mesure de l'atténuation. En noir, le tube absorbant et en jaune, l'épaisseur d'huile dans laquelle il est placé.



- | | |
|--------------------------------|---------------------------------|
| 1) Lampe | 7) Détecteur de la référence |
| 2) Fente 1 mm | 8) Fenêtre quartz de 6 mm |
| 3) Fente 6 mm | 9) Cellule d'échantillonnage |
| 4) Lentille achromatique 38 mm | 10) Lentille achromatique 30 mm |
| 5) Filtre | 11) Détecteur du signal |
| 6) Miroir semi réfléchissant | |

Figure 121. Schéma optique du dispositif de mesure de l'atténuation

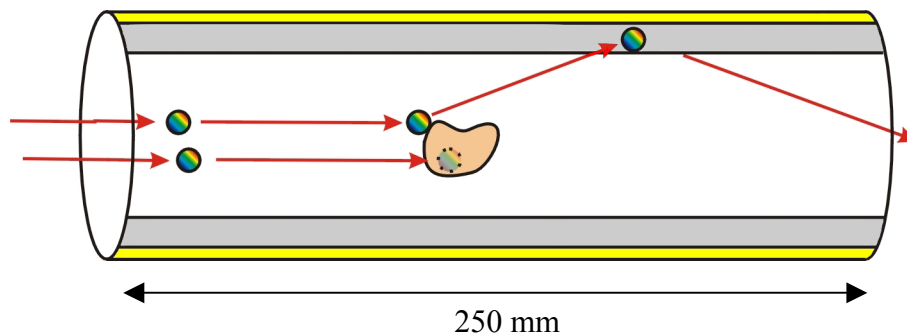


Figure 122. Schéma de principe du tube de mesure de l'absorption. En gris, le tube argenté et en jaune, l'épaisseur d'huile dans laquelle il est placé.

I.3.1. Atténuation (c)

Le principe de détermination de l'atténuation réside sur la définition même de ce paramètre ; à savoir qu'elle est la somme des photons perdus par absorption ou bien déviés de la direction initiale par les phénomènes de diffusion. Il s'agit donc de ne pas « récupérer » ces photons dans le détecteur. Le flux absorbé n'est pas un problème puisqu'il est définitivement perdu par le système ; par contre le flux diffusé, notamment vers l'avant, peut fausser la mesure s'il atteint le détecteur. Il est donc éliminé en utilisant une paroi noire dans le tube « c » permettant ainsi d'absorber définitivement les photons diffusés qui l'atteignent (Figure 120). Ceux dont l'angle de diffusion ne leur permet pas d'atteindre la paroi sont éliminés en utilisant un détecteur avec un faible angle d'acceptance (0.75°) situé derrière une fente de 1 mm, elle-même placée 30 mm après une lentille achromatique de focale 30 mm (Figure 121).

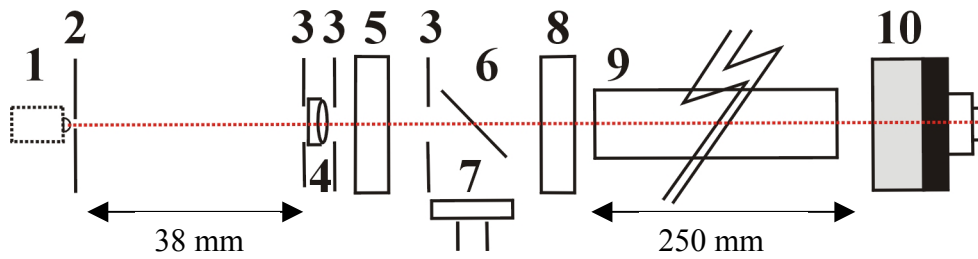
I.3.2. Absorption (a)

Le problème inverse se pose pour la mesure de l'absorption : la plus grande partie de la lumière diffusée doit être récupérée. Dans la version courante du ac-9 (limitée à 500 m) le tube de mesure de l'absorption est en quartz et est pris dans un volume d'air lui-même inclus dans un tube dont les parois sont recouvertes d'argent (Figure 122).

La différence entre les indices de réfraction du quartz dans l'eau et celui de l'air permet, selon la théorie de Fresnel, de renvoyer vers l'intérieur du tube, et ce avec une efficacité de 100%, les photons dont l'angle d'incidence est inférieur à 41.7° . Pour les angles supérieurs, les photons passent dans l'air puis sont réfléchis par l'argent et reviennent vers le quartz ; en fonction de leur angle il rentreront à nouveau dans le tube de mesure ou bien seront rejetés. Dans la version que nous utilisons (limitée à 5000 m) le recours à l'air n'est plus possible car il conduirait à l'implosion du tube. Le quartz est donc recouvert sur sa face extérieure par une couche d'aluminium et l'air est remplacé par de l'huile. La réflexion est alors exclusivement déterminée par les propriétés réfléchissantes de l'aluminium. Celles-ci ne permettent pas une efficacité de 100 % (Tableau 15).

Tableau 15. Indices de réflexion de l'Aluminium à différentes longueurs d'ondes.

Lambda (nm)	400	450	500	550	600	650	700	750
Indice de réflexion de Al (%)	92.4	92.2	91.8	91.5	91.1	90.3	89.9	88



- 7) Lampe
- 7) Détecteur de la référence
- 8) Fente 1 mm
- 8) Fenêtrure quartz de 6 mm
- 9) Fente 6 mm
- 9) Cellule d'échantillonnage
- 10) Lentille achromatique 38 mm
- 10) Diffuseur/Détecteur du signal
- 11) Filtre
- 12) Miroir semi réfléchissant

Figure 123. Schéma optique du dispositif de mesure de l'absorption

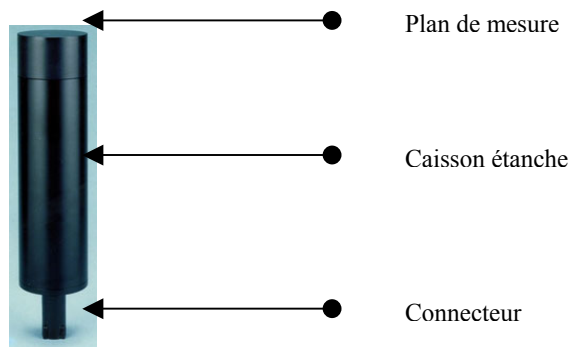


Figure 124. Vue générale d'un rétrodiffusiomètre. (Site Web WETLabs® Inc.)

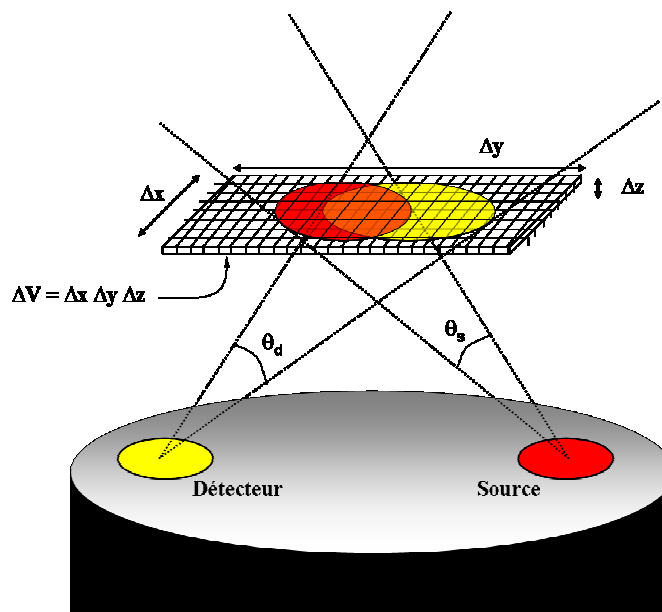


Figure 125. Définition du volume de rétrodiffusion. Seuls les photons sortant du volume orange correspondent à la mesure de rétrodiffusion. Les photons provenant du volume jaune doivent être éliminés de la mesure.

Par contre, tous les photons sont renvoyés dans le tube quel que soit leur angle d'incidence. L'efficacité est donc supérieure aux angles supérieurs à 41.7° . Le système est finalisé par l'utilisation d'un diffuseur/détecteur possédant un angle d'acceptance élevé (Figure 123).

Rq: Notons que cette méthode ne permet pas de récupérer la totalité des photons diffusés, notamment ceux qui ont été rétrodiffusés.

I.4) Rétrodiffusiomètres

Le principe de la mesure reste le même pour les deux instruments utilisés : la source lumineuse ainsi que le détecteur sont situés sur la même face de l'instrument et orientés les uns par rapport aux autres selon un angle déterminé (Figures 124).

Il n'y a donc pas de cellule de mesure ; elle est remplacée par le volume situé à l'intersection des deux angles solides déterminés par la source et le détecteur (Figure 125).

La lumière rétrodiffusée par les particules présentes dans ce volume est récupérée par le détecteur. Celui-ci travaille de façon synchronisée avec la source afin d'éliminer tout signal continu tel que la lumière ambiante (ECO-VSF User's Guide). En plus de ce principe de base, chacun des instruments présente quelques particularités qui lui sont propres.

I.4.1. ECO-VSF

Cet instrument dispose de trois diodes électroluminescentes (LED) émettant à 650 nm. Chacune d'elles est disposée avec un angle de 80° , 55° et 30° par rapport au détecteur. Celui-ci mesure donc l'intensité de la lumière rétrodiffusée respectivement à 100° , 125° et 150° par rapport à la direction initiale du flux lumineux (Figure 126).

L'énergie rétrodiffusée dépend de la forme de l'indicatrice de diffusion $[\beta(\theta)]$ du milieu (section II). Cet instrument étant limité à 500 m, il ne pouvait pas équiper la rosette. Il fut uniquement utilisé sur la grappe optique.

I.4.2. LSS

Le LSS supporte une profondeur de 6000 m et mesure l'intensité de la lumière rétrodiffusée à 800 nm. Contrairement aux ECO-VSF, la conception du LSS ne permet pas d'affecter la mesure à un angle particulier et le flux lumineux mesuré par cet instrument correspond à l'ensemble de la lumière rétrodiffusée entre $\pi/2$ et π par les constituants du volume échantillonné (Figure 127).

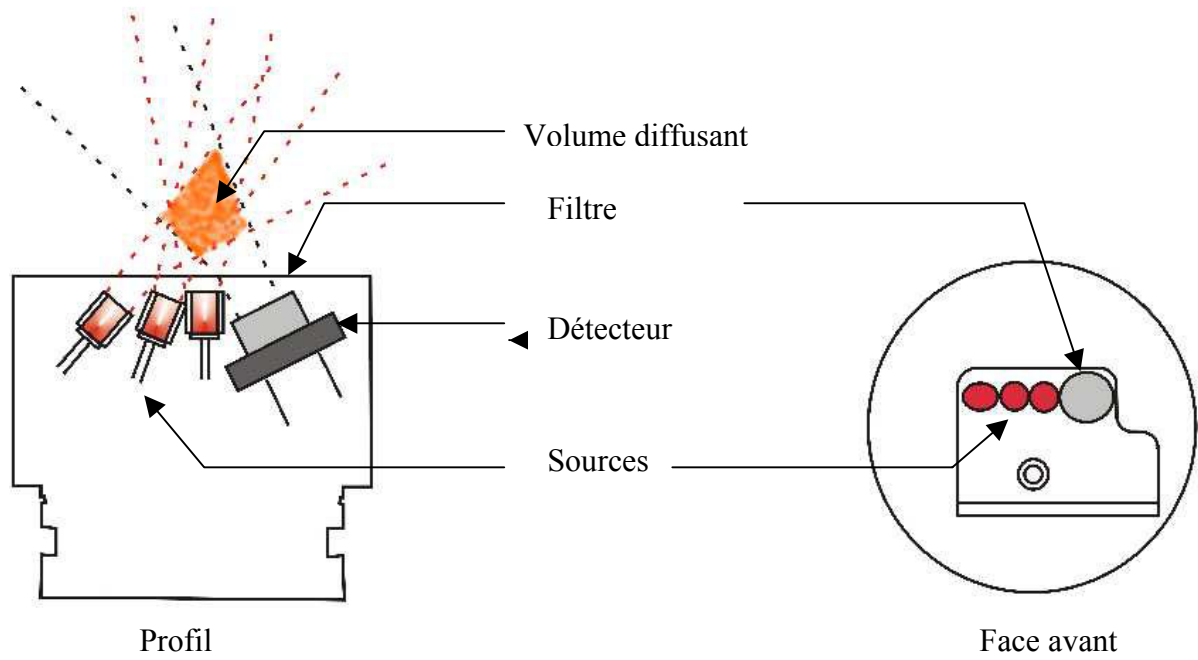


Figure 126. Configuration optique d'un ECO-VSF

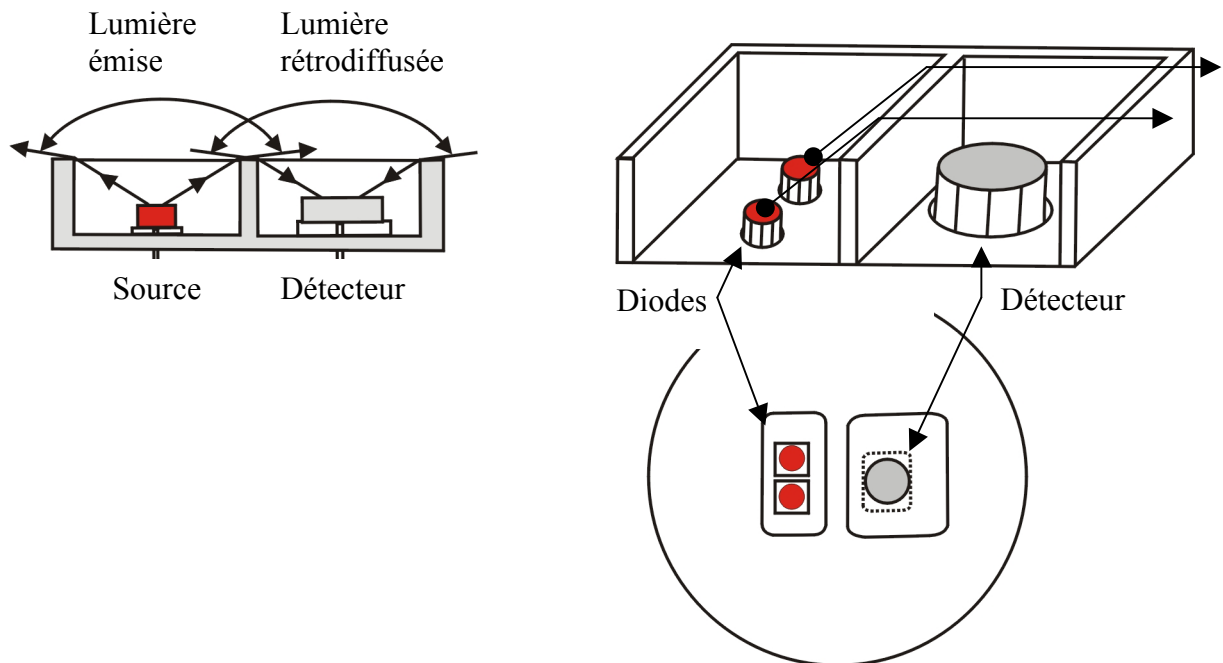


Figure 127. Configuration optique du LSS

I.5) Batteries

L'utilisation d'instruments pouvant supporter des pressions de l'ordre de 500 Bars (5000 m) a posé un problème d'alimentation. En effet, les batteries standards dont nous disposons (fournies par WetLabs[®]) ne supportaient que 50 Bars (500 m) et leurs caractéristiques (12 modules acide-plomb, 10 A, 12 V) ne leur permettaient pas de stocker suffisamment d'énergie pour alimenter 2 ac-9 pendant toute la durée du profil (environ 1h30).

Nous avons donc été amené à développer de nouveaux accumulateurs pouvant satisfaire les besoins énergétiques des instruments pendant suffisamment de temps. L'augmentation du nombre de modules acide-plomb (28 au total) a permis d'augmenter l'ampérage à 20 A et la tension à 14 V. En plus des contraintes de pression, le volume et la masse emportée (11 Kg) ont nécessité une révision des dimensions du caisson.

La réalisation de ces caissons a été confiée au C.R.E.D.A.M² puis ils ont été testés dans les locaux de l'I.F.R.E.M.E.R³ afin de s'assurer de leur bonne résistance à la pression. Cette nouvelle batterie équipait la Rosette (ac-9 et LSS) alors que l'ECO-VSF de la grappe optique était alimenté par la batterie classique.

I.6) CTD et autres capteurs

L'acquisition des caractéristiques physico-chimiques de la colonne d'eau ainsi que l'échantillonnage discret sont réalisés en utilisant une rosette comportant 24 bouteilles NISKIN dans sa partie supérieure et plusieurs capteurs dans sa partie basse (Figure 128). Ces capteurs sont une CTD SBE911+ (SeaBird[®]) qui permet d'obtenir les profils de température, salinité et densité. Nous disposons aussi d'un atténuancemètre C-Star (WETLabs[®]) qui mesure l'atténuation d'un flux lumineux à 660 nm, d'un fluorimètre (Sea-Tech[®]) qui estime la fluorescence de la chlorophylle a à 676 nm et d'un capteur d'oxygène. Ces instruments sont couplés et entièrement gérés (alimentation et acquisition des données) par la CTD.

² C.R.E.D.A.M, Lot 211 Av. Bruxelles, 83 500 La Seyne-sur-mer

³ IFREMER, Centre de Toulon, La Seyne, Service S.T.C., Zone portuaire de Brégailhon, B.P. 330, 83507 La Seyne-sur-mer Cedex

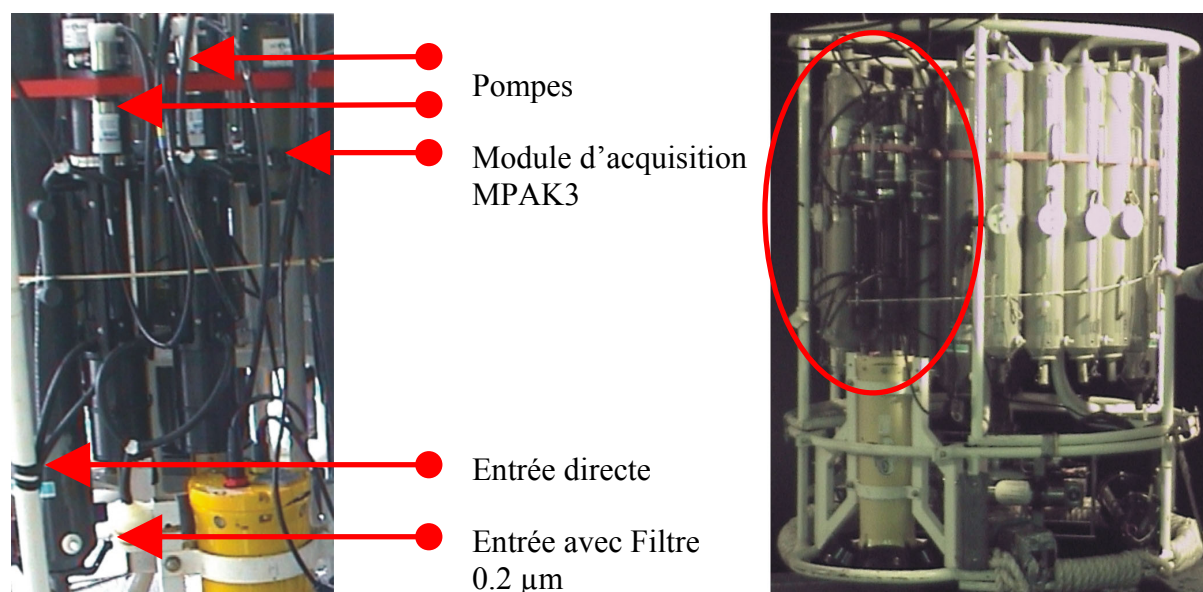


Figure 128. Assemblage des ac-9 sur la rosette.

Tableau 16. Profondeurs maximales d'utilisation des différents instruments utilisés

Instrument	ac-9	LSS	ECO-VSF (digital)
Profondeur maximale d'utilisation (m)	5000	6000	500

Tableau 17. Mode de déploiement de chaque instrument

	ROSETTE	GRAPPE	Tow-Yo
Fréquence d'échantillonnage	Chaque station	Une station sur deux	Quatre radiales par leg2
Profondeur typique (m)	2000	400	700
Variables acquises dans le cadre de ce travail	a_t , c_t , c_{DOM} ($<0.2\mu m$) LSS	b_b650	a_t , c_t , LSS

Annexe II / Mise en oeuvre

II.1) Répartition des instruments

Afin d'obtenir une définition maximale des paramètres bio-optiques dans la zone POMME, la majorité de nos instruments équipe la rosette afin d'acquérir les profils à chaque station. Etant donné les profondeurs maximales d'utilisation de chacun (Tableau 16), certains ne pouvaient pas être utilisés systématiquement sur la rosette.

Ainsi seuls les deux ac-9 et le LSS sont définitivement à poste sur la rosette. Nous obtenons à chaque station les coefficients d'absorption et d'atténuation à neuf longueurs d'ondes et une estimation de la rétrodiffusion ; mais le LSS, à lui seul, ne permet pas de déterminer un coefficient de rétrodiffusion à 800 nm. Seul l'ECO-VSF digital (version commerciale) fournit b_b à 650 nm mais il ne supporte que 50 Bars de pression. Il est donc assemblé avec d'autres instruments sur la « grappe optique ». Celle-ci est mise à l'eau avant ou après la rosette pour obtenir un profil jusqu'à 400 m. Le temps d'occupation d'une station étant limité, la grappe n'est utilisée qu'une fois sur deux.

Lors des deuxièmes legs de chaque mission nous utilisons le Tow-Yo (système tracté) pour obtenir une définition haute résolution (un profils tous les 2 milles) de la colonne d'eau entre les sites. L'encombrement réduit de cet outil permet d'utiliser seulement un ac-9 et le LSS.

II.2) Montage expérimental

La configuration des tubes de mesure ne permet pas une circulation de l'échantillon par le simple déplacement vertical de la rosette. Celle-ci est forcée par l'utilisation, sur chaque ac-9, d'une pompe SeaBird® 5T 3.0K en aval des deux cellules de mesure. Le diamètre et la longueur des deux tubes étant similaires nous supposons le débit constant et égal dans l'ensemble du circuit (Figure 128).

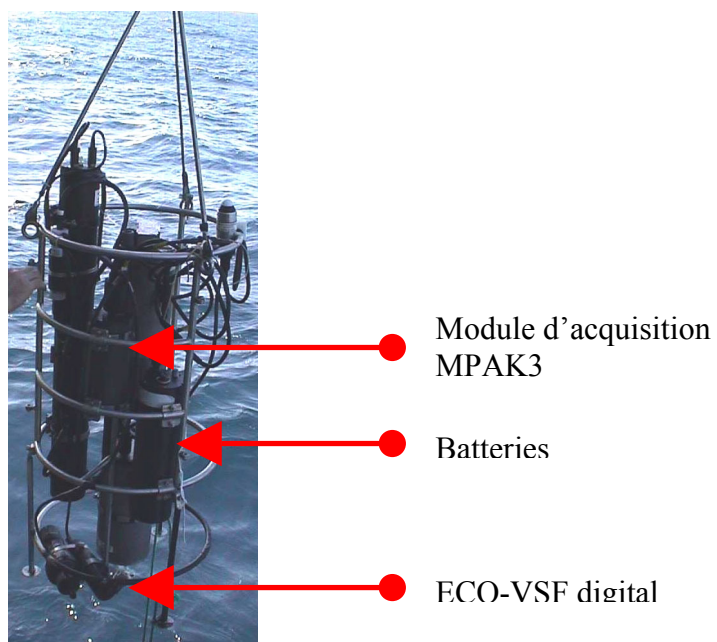


Figure 129. ECO-VSF sur la grappe optique.



Figure 130. Tow-Yo avant la mise à l'eau.

Chacun des ac-9 est dédié à l'analyse d'un compartiment spécifique. Le premier mesure les propriétés optiques de l'ensemble des constituants de la colonne d'eau (a_t et c_t) en aspirant directement l'eau dans les tubes. Le second est équipé d'un filtre 0.2 μm (Gelman Laboratory[®], SUPORCAP) à l'entrée des tubes de mesure. Celui-ci permet de filtrer le matériel particulaire et on obtient ainsi les spectres d'absorption et d'atténuation du matériel dissous (a_g et c_g). La diffusion par le matériel dissous étant négligeable (Section II), a_{CDOM} et c_{CDOM} sont égaux. Le dispositif de mesure de l'atténuation étant le plus stable nous ne présenterons, par la suite, que les mesures de $c_{\text{CDOM}}(\lambda)$.

Chaque ac-9 occupe la place d'une bouteille NISKIN[®]; l'entrée des tuyaux de prélèvement est placée vers l'extérieur de la rosette. La fréquence d'acquisition est de 6 Hz pour une vitesse de descente de 1 m s^{-1} . Un troisième emplacement de bouteille NISKIN[®] est utilisé pour fixer le module de contrôle des ac-9 (MPAK3, WETLabs[®]). La batterie qui alimente ces instruments est placée à côté de la CTD, sur le bas du cadre de la rosette. Les rétrodiffusiomètres, échantillonnant directement le volume d'eau qu'ils traversent, étaient placés dans la partie inférieure de la rosette et pointés vers le fond ou vers l'extérieur de la structure dans le cas de la grappe optique (Figure 128); ceci afin d'éviter qu'ils ne soient directement en face d'une source lumineuse (flux solaire descendant, atténuancemètre, fluorimètre) ou d'une partie métallique pouvant refléter un flux lumineux (structure de la rosette).

II.2.1. Déploiement

Les ac-9 fonctionnaient de façon autonome par l'intermédiaire du MPAK3. Celui-ci est programmé avant le début du profil (fréquence d'échantillonnage, temps de préchauffage des instruments, début et fin de l'acquisition, etc). Pendant toute la durée du profil, le MPAK3 transmet le courant provenant de la batterie aux deux ac-9 et aux deux pompes (rosette) ou à l'ECO-VSF (grappe optique) et stocke les données que ceux-ci lui envoient. Au retour des instruments sur le pont, la mémoire du MPAK3 est lue pour récupérer et enregistrer les données brutes sur l'ordinateur. Elles seront ultérieurement converties en valeurs optiquement significatives (coefficient d'atténuation, d'absorption ou de rétrodiffusion).

Le nombre d'instruments déployés sur la rosette étant supérieur aux capacités de gestion du MPAK3, le LSS est géré (alimentation et récupération des données) par la CTD. De même, le faible encombrement du Tow-Yo ne permet pas d'insérer un module d'acquisition et une batterie nécessaire au fonctionnement du ac-9 (Figure 130). La CTD a

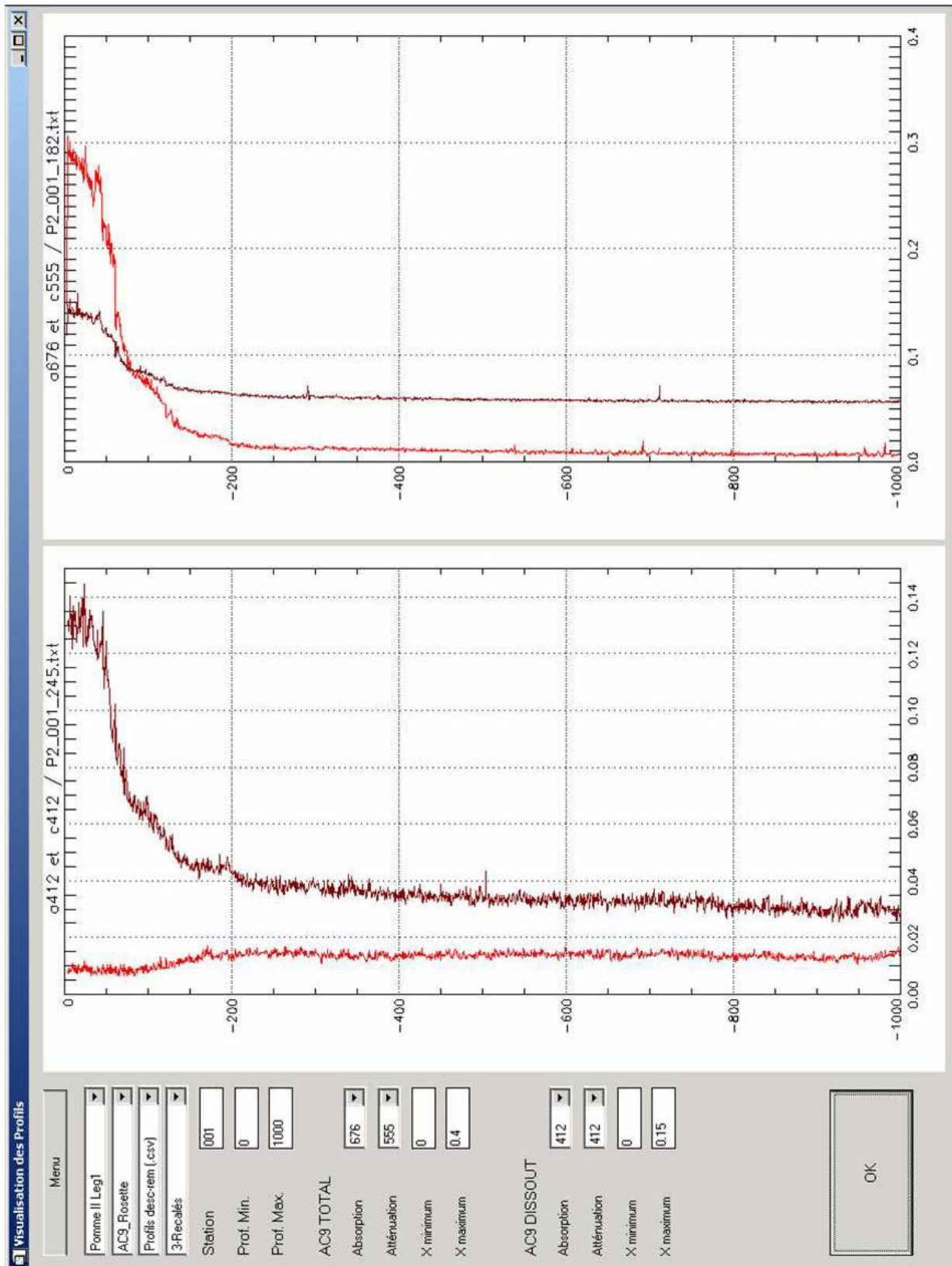


Figure 131. Interface graphique permettant la visualisation en temps « quasi » réel des profils.

dons été modifiée pour pouvoir gérer un ac-9 (communication via un modem). Le LSS utilise une autre voix de la CTD, comme pour la configuration « Rosette ».

II.3) Première visualisation des données

Afin de pouvoir juger rapidement du bon fonctionnement des instruments lors de l'acquisition du profil, nous avons développé un programme générant une interface graphique de visualisation des données (Figure 131). Le code a été écrit et fonctionne avec IDL Version 5.4 de la société R.S.I[®].

Les profils, aux 9 longueurs d'ondes, peuvent être affichés tel qu'ils sont enregistrés (profils « bruts ») ou bien après différents traitements : corrections de l'effet de la température et de la salinité, élimination des données aberrantes, recalage en profondeur, etc. Dans cette première version, les différents traitements sont approximatifs et les fichiers doivent être retraités lorsque l'on dispose de l'ensemble des données de la campagne POMME, notamment les fichiers CTD définitifs. Si la méthode de recalibration est définie a priori (i.e. avant la campagne) et les données CTD disponibles en temps réel, le traitement des profils pourrait être quasi définitif dès le retour des instruments à bord.

Annexe III / Feuilles de calibration

Ci-dessous les feuilles de calibrations d'un ac-9 et de l'ECO-VSF sont présentées à titre informatif. Elles sont nécessaires pour interpréter la mesure de l'instrument en valeur optiquement significative : intensité d'absorption, d'atténuation ou de diffusion à un angle.

III.1) ac-9

WET Labs, Inc. Philomath, OR 97370 (541) 929-5650

CALIBRATION RESULTS

Job #:	9612001
Serial #:	AC90182

Date:	02/22/02
Cal:	009
Work #:	010

DIGITAL CALIBRATION

Chan.	Air Val.	Prec.	Water Off.
a630	-0.2887	0.0002	7.6688
a676	-0.3971	0.0002	7.7241
a715	-0.9379	0.0002	7.2907
c510	0.4274	0.0002	7.7631
c532	0.4424	0.0002	7.7940
c555	0.4507	0.0002	7.8590
a412	-0.0613	0.0005	7.6861
a440	-0.0604	0.0004	7.4926
a488	-0.0494	0.0003	7.4635
c630	0.1213	0.0002	7.6388
c676	-0.0286	0.0002	7.6439
c715	-0.5880	0.0002	7.1400
a510	-0.0591	0.0003	7.5015
a532	-0.0630	0.0004	7.5428
a555	-0.0706	0.0003	7.6217
c412	0.6838	0.0003	7.0847
c440	0.5825	0.0003	7.3166
c488	0.5385	0.0002	7.6761

Tcal:	16.1	degrees Celsius	
-------	------	-----------------	--

Ical:	27.0	degrees Celsius	
-------	------	-----------------	--

Temperature Range:		10.0	to	35.0	degrees Celsius	
--------------------	--	------	----	------	-----------------	--

Air Value:	Air reading, in inverse meters, once the temperature corrections are applied.
Precision:	The standard deviation in air, measured in inverse meters, at a six scan integration.
Water Offset:	The measured value of pure water, in inverse meters, with temperature corrections applied.
Tcal:	Water temperature in flow tubes at time of water calibration.
Ical:	Internal instrument temperature at time of water calibration.
Temperature Range:	Internal instrument temperature range, for which instrument use is recommended.

Flow rate of 1.5 liters per minute.

III.2) ECO-VSF

Volume Scattering Function

Date: 07/01/2000
Serial # VSF010R
Tester Christian

Test Description

1. We numerically determine the VSF for 2 micron spherical scatterers using Mie theory
2. We analytically determine the angle region of intersection for the three VSF sensor angles
3. We numerically integrate over the angular regions to determine blambdas as a percentage of total b (bt)
4. We measure a dilution of 2 micron beads with known total b

	R100	R125	R150
AIR OFFSET DEV	0	0.325813	0.508391
AIR OFFSET	136	136.9231	152.5385
CLEAN WATER OFFSET	145.1538	144.7308	166.5
DILUTION 1 AVG	446.0769	448.1538	543.1154
DILUTION 2	764.6154	768.2692	945.4615
DILUTION 3	1123.731	1125.192	1392.038
DILUTION 4	1753.692	1748.115	2179.462

OFFSET CORRECTED	c650	R100	R125	R150
CLEAN WATER	0.018	0	0	0
DILUTION 1	1.426	301	303	377
DILUTION 2	2.928	619	624	779
DILUTION 3	4.594	979	980	1226
DILUTION 4	7.556	1609	1603	2013

Angles of intersection

I1	100.00
I2	125.00
I3	150.00

5 micron Fraction of total b (Mie theory)	(use corrected values)		
	440	530	650
B1	0.00760	0.05400	0.00300
B2	0.01150	0.00600	0.00280
B3	0.00950	0.00400	0.00170

CAL RESULTS

	Measured counts(C)	blue b	1/mC	noise (C)	Sensitivity b total (1/m)	RANGE b total (1/m)
RED						
I1	1608.54	7.556	0.000014	0.00000	0.00000	18.78973
I2	1603.38	7.556	0.000013	0.32581	0.00154	18.85012
I3	2012.96	7.556	0.000006	0.50839	0.00191	15.01469