



HAL
open science

Modélisation des écosystèmes planctoniques pélagiques en Méditerranée nord-occidentale : Impact des eaux du Rhône à l'échelle du plateau du golfe du Lion et variabilité interannuelle à décennale au large

Pierre-Amaël Auger

► **To cite this version:**

Pierre-Amaël Auger. Modélisation des écosystèmes planctoniques pélagiques en Méditerranée nord-occidentale : Impact des eaux du Rhône à l'échelle du plateau du golfe du Lion et variabilité interannuelle à décennale au large. Océanographie. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2011. Français. NNT: . tel-00672663

HAL Id: tel-00672663

<https://theses.hal.science/tel-00672663v1>

Submitted on 21 Feb 2012

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.



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par

l'Université Toulouse III - Paul Sabatier

Discipline ou spécialité :

Océanographie

Présentée et soutenue par

Pierre-Amaël AUGER

Le 11 Mars 2011

Titre : *Modélisation des écosystèmes planctoniques pélagiques
en Méditerranée nord-occidentale*

*Impact des eaux du Rhône à l'échelle du plateau du golfe du Lion et
variabilité interannuelle à décennale au large*

JURY

Franck Roux (LA, Université Toulouse III) - Président

Christel Pinazo (LOPB, Aix-Marseille Université) - Rapporteur

Lars Stemmann (LOV, Université Paris VI) - Rapporteur

Bruno Zakardjian (LSEET, Université du Sud Toulon-Var) - Examinateur

Claude Estournel (LA - Toulouse) - Directeur de thèse

Frédéric Diaz (LOPB, Aix-Marseille Université) - Directeur de thèse

Ecole doctorale : *Sciences de l'Univers, de l'Environnement et de l'Espace (SDU2E)*

Unité de recherche : *Laboratoire d'Aérodynamique*

Directeur(s) de Thèse : *C. Estournel, F. Diaz*

Rapporteurs : *C. Pinazo, L. Stemmann*

Remerciements

On ne rend pas une thèse tous les jours et on ne la rend pas tout seul non plus... Mes premiers remerciements vont à mes directeurs de thèse Claude Estournel et Frédéric Diaz pour leur encadrement au cours de ces trois années. Un grand merci à Claude pour son soutien, son sourire et son attitude toujours positive face à un modèle trop souvent récalcitrant. Merci également à Fred pour son expertise biogéochimique et écologique du phytoplancton sur la région de Méditerranée nord-occidentale. Merci à Caroline Ulses pour son aide sur le modèle biogéochimique et à Patrick Marsaleix sur SYMPHONIE... Merci également à Jean-Jacques Naudin et l'ensemble des participants aux projets CHACCRA et SESAME. Merci à Cyril et le service informatique du Laboratoire d'Aérodynamique pour le support technique mais aussi Francis, Jochem, Héroïse et Yvan pour leur aide et leur accueil.

Une spéciale dédicace aussi aux amis, collègues et mastres de tous poils, dans l'ordre et surtout le désordre... Max et Julie, la petite Manon, Jonas, Manu et Laurie, Boutch et le Mionc', Willy, Fanfan, Marco, Rominou, Belette et le Périgord Hardcore, Milouze et la familia, Croucrou, Wayne mon ostéopathe, Braïce, Marc et Bastien, Cyssou et les footeux, Grand-Vez, Guish', Jean-Pat', Maximilien, Ramon et Julien, Dinoune, Jungle, Julie, Pupuze, Miss France, Mélanouille, Fédé, SarahB, Béné, Steph', Camille, mais aussi Marwan, Ouin-Ouin, Clémenté, Pedro, Romano, Brian, Bastoune, Antoine, Pelicano et Pochard, et la famille Les Bonobos... Et à ceux que j'oublie... Merci à tous et encore davantage, trop ne serait jamais assez !...

Merci à Billy Talent, This Is A Standoff, Noir Désir, Lagwagon, NOFX, No Fun At All, Placebo, System Of A Down, La Phaze, Ernest Ranglin... Pour ces longues nuit passées avec moi devant mon manuscrit...

Même à distance et sans toujours comprendre ce que je racontais, merci enfin à toute ma famille pour leurs encouragements. Et merci à ma beauté de tous les matins, pour son aide et son soutien même à l'autre bout du monde, ses rires, ses délires et son sourire...

Financements

Ces trois années de thèse ont été financées par l'Agence Nationale de la Recherche dans le cadre du projet CHACCRA (Climate and Human-induced Alterations in Carbon Cycling at the River-seA connection) et par l'Union Européenne (SESAME - Southern European Seas : Assessing and Modelling Ecosystem changes).

Merci au Laboratoire d'Aérodologie et au Pôle d'Océanographie Côtière de m'avoir accueilli pour effectuer cette thèse.

Résumés

La dynamique des écosystèmes planctoniques pélagiques au sein du bassin de Méditerranée nord-occidentale a été appréhendée par une approche de modélisation réaliste. Deux cas bien distincts ont été considérés, celui des écosystèmes qui se développent sur les apports du Rhône et celui des écosystèmes du large. Une modélisation haute résolution du panache du Rhône est mise en place pour prendre en compte les spécificités des apports en sels nutritifs dans les eaux du Rhône. Les apports terrestres de matière particulaire et dissoute semblent favoriser la biomasse zooplanctonique qui, par broutage, limite à son tour le dépôt de carbone organique particulaire sur le plateau du golfe du Lion. En stimulant le développement du zooplancton, les lentilles d'eau dessalée qui se détachent du panache du Rhône pourraient favoriser ce processus. Au large, une simulation longue durée de 30 ans montre que la variabilité interannuelle des écosystèmes planctoniques est dirigée par le mélange vertical, en lien avec les forçages atmosphériques. La convection profonde hivernale contrôle la structure de l'assemblage phytoplanctonique, en favorisant le microphytoplancton, et défavorise davantage les communautés zooplanctoniques et bactériennes en moyenne annuelle. Le mélange vertical contrôle également la variabilité interannuelle des exportations de carbone particulaire et dissout. Le métabolisme net de la zone MEDOC tend à être faiblement hétérotrophe en période peu convective, atténuant ainsi le caractère puit de la zone MEDOC. Cependant, on observe alors une accumulation accrue de carbone au sein des écosystèmes planctoniques et de la matière détritique.

Anglais

The pelagic planktonic ecosystem dynamics of the north-western Mediterranean Sea has been studied by a realistic modelling approach. The dynamics of coastal ecosystems sustained by the Rhone River nutrient loads, and offshore ecosystems are considered separately. Through an high resolution modelling of the Rhone River plume, a specific calibration dedicated to river plume ecosystems has been proposed and validated on in situ data. Our results suggest a positive influence of river loads on the zooplankton biomass, which in turn limits the organic carbon deposition on the Gulf of Lion shelf through grazing on organic detritus. Low salinity water lenses detached from the Rhone River plume, owing to their positive influence on zooplankton development, could favour this process. Offshore, an extended simulation of 30 years shows that the interannual variability of planktonic ecosystems is controlled by the vertical mixing, in relation with atmospheric forcing. The winter deep convection determines the structure of the phytoplanktonic ecosystem by favouring microphytoplankton, and seems unfavourable to zooplankton and bacterial communities. The vertical mixing also controls the interannual variability of particulate and dissolved organic carbon export. The net metabolism in the MEDOC area tends to be weakly heterotroph during a weak convection period, reducing the sink pattern of the MEDOC area. However, there is an increased accumulation of carbon within planktonic ecosystems and organic detritus.

Table des matières

Remerciements.....	i
Résumés.....	iii
1. Introduction générale.....	1
<u>I. Productivité biologique en Méditerranée</u>	5
2. En partant de l'hydrodynamique... ..	9
<u>II. Forçages et productivité biologique en Méditerranée nord-occidentale</u>	13
3. Sur le golfe du Lion... ..	19
3.1. Hydrodynamique du golfe du Lion et échanges côte-large	19
3.2. Apports fluviaux et écosystèmes	20
4. Au large.....	25
4.1. Forçages atmosphériques et convection profonde au large	26
4.2. Ecosystèmes au sein de la zone de convection	27
4.3. Productivité biologique et climat	30
<u>III. Modélisation couplée hydrodynamique/biogéochimique.....</u>	33
5. Modèle hydrodynamique et couplage	36
6. Modélisation biogéochimique.....	37

<u>IV. Modélisation des écosystèmes du panache du Rhône et du golfe du Lion.....</u>	41
7. Résumé de l'article	43
8. Article accepté dans la revue Biogeosciences	45
<u>V. Modélisation de la dynamique des écosystèmes pélagiques planctoniques au large en Méditerranée nord-occidentale.....</u>	79
9. Méthodologie.....	82
9.1. Etendue spatiale et conditions aux limites	82
9.2. Conditions initiales	83
10. Forçages météorologiques et réponse des masses d'eau.....	85
11. Validation.....	92
11.1. Comparaison aux observations de l'imagerie satellitale	93
11.2. Comparaison aux données in situ au large.....	102
12. De la variabilité décennale à interannuelle des écosystèmes en Méditerranée nord-occidentale	110
12.1. Détection de la variabilité décennale sur l'ensemble du domaine profond (EHP)	111
12.2. Quid de la variabilité spatiale ?.....	120
12.3. Ecosystèmes et mélange vertical à l'échelle interannuelle	123
13. Du cycle saisonnier à la variabilité interannuelle	130
13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées	133
13.2. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par contraste spatial de mélange vertical	142
13.3. Sensibilité du microphytoplancton au mélange vertical.....	145
<u>VI. Modélisation de la variabilité interannuelle à décennale des exportations de carbone en Méditerranée nord-occidentale</u>	161
14. L'exportation de carbone organique au large	165
14.1. Variabilité spatiale des exportations de carbone organique particulaire et dissout.....	166
14.2. Comparaison des flux d'exportation moyennés sur le domaine EHP aux observations disponibles au site DYFAMED	168

14.3. Variabilité saisonnière et mélange vertical.....	170
15. Variabilité interannuelle à décennale des exportations de carbone au large	175
15.1. Contribution des différents processus hydrodynamiques à l'exportation.....	176
15.2. Contribution des exportations particulaire et dissoute.....	177
15.3. Impact de la composition élémentaire des eaux profondes sur l'exportation	179
16. Evolution des flux de carbone liée au mélange vertical au sein de la zone de convection profonde (MEDOC).....	182

Conclusions générales et perspectives

17. Conclusions générales	191
17.1. Du panache du Rhône au golfe du Lion	191
17.2. Au large.....	192
17.3. Exportation de carbone au large	195
18. Vers une modélisation intégrée	197

Bibliographie.....	199
---------------------------	------------

Liste des tables et figures.....	221
---	------------

Annexes.....	231
---------------------	------------

Introduction générale

1. Introduction générale

La mer Méditerranée présente une grande variété d'écosystèmes à l'origine d'une importante biodiversité. Son fonctionnement hydrologique et l'influence des apports continentaux contrôlent les apports en nutriments et le développement des communautés planctoniques, et ce, sur un large spectre d'échelles de temps et d'espace (D'Ortenzio et Ribera d'Alcala, 2009). A ce titre, elle est qualifiée d'océan global miniature (Béthoux et al., 1999) et fait l'objet d'un intérêt scientifique grandissant. Grâce à des temps de réponse plus rapides que l'océan global, l'étude de la mer Méditerranée peut ainsi permettre de mieux comprendre le fonctionnement biogéochimique d'une grande variété de régions océaniques. De la même manière, cela peut nous aider à mieux comprendre la réponse des écosystèmes planctoniques aux forçages anthropiques (Livre blanc du Groupe MERMEX, 2010, soumis). En zones côtières comme au large, le devenir des ressources halieutiques et de l'absorption de CO₂ atmosphérique dans les océans constitue en effet un enjeu crucial dans le contexte de changement climatique, mais également des modifications profondes des contenus en éléments biogéniques et en polluants des eaux continentales. Si les émissions anthropiques de gaz à effet de serre sont responsables du réchauffement climatique déjà à l'oeuvre (IPCC -Intergovernmental Panel on Climate Change- Fourth Assessment, 2007), le rôle des organismes marins et des échanges océan atmosphère dans la séquestration de carbone anthropique en profondeur doit être mieux compris afin d'en prévoir l'évolution à long terme.

Dans le nord du bassin méditerranéen, en raison des vents dominants du nord (Tramontane, Mistral, Bora, Etesiens), un intense couplage entre l'atmosphère et l'océan induit une forte variabilité interannuelle à climatique des processus hydrologiques et biologiques. A l'échelle interannuelle et pour l'hydrologie, ceci se manifeste par une variabilité importante des masses d'eau denses formées par la convection. La variabilité des caractéristiques hydrologiques des eaux de fond est une bonne indication de l'impact climatique sur un bassin océanique. Des observations hydrologiques de Béthoux et al. (1998) en Méditerranée nord-occidentale montrent une tendance croissante des valeurs de salinité et température dans les eaux de fond entre 1959 et 1997 tandis que plus récemment, en 2005 des modifications rapides ont été observées (Schroeder et al., 2010). Quelles que soient les raisons du réchauffement

climatique global observé, divers travaux de modélisation en ont étudié en détail l'impact sur la température et la salinité des masses d'eau méditerranéennes (Somot et al., 2006). Induisant par suite une augmentation de la stratification ainsi qu'une réduction de la circulation thermohaline et de la convection profonde au sein du bassin nord-occidental, ces modifications hydrologiques pourraient avoir un impact direct sur la structure des écosystèmes planctoniques et la séquestration de carbone organique en profondeur en limitant l'apport des sels nutritifs dans la zone euphotique.

Concernant les écosystèmes planctoniques du bassin Méditerranéen nord-occidental, on observe au large des efflorescences en hiver et au printemps dont l'intensité varie grandement d'une année à l'autre (*e.g.* Bosc et al., 2004). La convection qui a pour effet de ramener en surface des fortes quantités de nutriments impacte évidemment en premier lieu cette variabilité. Elle donne à cette région un statut trophique très particulier en Méditerranée, statut proche de celui de l'Atlantique nord dominé par son efflorescence printanière (D'Ortenzio and Ribera d'Alcala, 2009). Par ailleurs, la variabilité des précipitations conditionne les apports continentaux de matière organique et inorganique à la mer, et par là-même le développement des communautés planctoniques côtières. Cette sensibilité des réseaux planctoniques de Méditerranée nord-occidentale aux conditions hydrologiques, elles-mêmes fortement liées aux conditions météorologiques, la rend de fait très sensible aux variations climatiques (Turley, 1999 ; Conversi et al., 2010 ; Molinero et al., 2008 ; Goffart et al., 2002).

Le bassin méditerranéen est fortement peuplé et industrialisé, avec une population estimée à 450 millions d'habitants dont 132 millions répartis sur 26000 km de côtes. Première destination touristique au monde, il reçoit également un afflux supplémentaire de 200 millions de personnes par an. Les rivières se jetant en Méditerranée subissent par conséquent une pression anthropique très importante. A travers une modification des apports de matière organique et inorganique (pollution industrielle, engrais et déchets agricoles, eaux usées), l'activité humaine impacte ainsi directement les écosystèmes côtiers. Avec une augmentation possible de la température et de la sécheresse dans les prochaines décennies, on peut également s'attendre à des modifications importantes des apports fluviaux qu'ils soient d'origine anthropique ou issus de l'érosion. De l'ensemble du bassin méditerranéen, le plateau continental du golfe du Lion est, avec la côte occidentale de l'Adriatique, la région côtière la plus influencée par les apports fluviaux. Depuis la construction du barrage d'Assouan sur le

Nil, le Rhône est en effet la principale source d'eau douce de Méditerranée (Ludwig et al., 2009). Les contenus en matière inorganique dans le Rhône ont par ailleurs évolué au cours des dernières décennies dans le sens d'une diminution croissante des apports en phosphore. Or des observations *in situ* indiquent qu'une telle diminution a un impact significatif sur la productivité primaire dans le golfe du Lion (Diaz et al., 2001). Par ailleurs, la productivité biologique au sein du panache du Rhône est étroitement contrôlée par les processus de dilution des masses d'eau douce avec les eaux marines environnantes (Naudin et al., 2001), sous l'effet du vent et sans doute des vagues. Par conséquent, la dynamique des assemblages planctoniques du golfe du Lion et les exportations de carbone organique vers le fond dépendent *a priori* de l'évolution combinée des apports continentaux et des forçages atmosphériques. Par ailleurs, la modification anthropique des apports de nutriments pourrait finalement être à l'origine d'une évolution significative des contenus en nutriments profonds au sein du bassin nord-occidental (Béthoux et al., 2002) et *in fine* à moyen/long terme d'une modification de la structure des communautés planctoniques. L'activité anthropique pourrait donc avoir un impact à retardement sur la structuration des communautés planctoniques et, par suite, l'évolution à long terme de la productivité biologique jusque dans les zones du large.

Du golfe du Lion à la zone de convection profonde, le bassin nord-occidental présente un continuum côte-large a priori très sensible aux forçages climatique et anthropique. Les intérêts scientifiques et sociétaux se retrouvent ainsi rassemblés à différentes échelles et temps et d'espace. Dans ce travail, nous concentrerons principalement nos efforts sur l'étude de la dynamique saisonnière, interannuelle à décennale des écosystèmes planctoniques au sein du bassin nord-occidental par une approche de modélisation réaliste. Du golfe du Lion au bassin profond, une attention particulière sera portée sur la structuration de l'écosystème par les différents forçages continentaux et atmosphériques ainsi que sur les exportations de carbone vers le fond. Ce travail s'inscrit en fait dans la continuité des travaux d' Herrmann (2010) qui visaient à étudier l'influence de la circulation océanique sur les écosystèmes planctoniques du large et sur l'exportation de carbone organique vers le fond en Méditerranée nord-Occidentale, et ce à partir de simulations représentatives d'une réalité climatologique. Par une approche de modélisation réaliste, l'objectif sera d'améliorer notre compréhension des mécanismes de transmission de l'information des forçages

atmosphérique aux écosystèmes planctoniques marins, et ainsi le rôle de l'hydrodynamique sur l'hétérotrophie du milieu et la pompe biologique (Ducklow et al., 2001).

Nous introduirons d'abord l'étude par une compilation de l'état des connaissances à ce jour sur l'hydrodynamique et la dynamique des communautés planctoniques au sein notre zone d'étude (parties I. et II.). Nous présenterons ensuite l'outil de modélisation tridimensionnelle hydrodynamique/biogéochimique et la méthodologie choisie pour en tirer le meilleur profit (partie III.). Une première utilisation en sera faite à haute résolution sur le panache du Rhône (partie IV.). Une calibration spécifique aux communautés planctoniques de panaches fluviaux sera proposée pour tenir compte des spécificités des apports de sels nutritifs, en particulier du déséquilibre entre azote et phosphore dans les eaux du Rhône. Celle-ci sera validée à partir d'observations *in situ* sur une courte période (campagne BIOPRHOFI). Le résultat principal de cette étude est la mise en évidence du rôle prépondérant de l'assemblage zooplanctonique dans le processus d'exportation de carbone vers les sédiments du plateau continental. Au large, nous nous intéresserons en revanche à des échelles de temps et d'espace plus importantes. Au centre de cette étude, la variabilité interannuelle des écosystèmes planctoniques et de l'exportation de carbone sera explorée à travers la réponse au mélange vertical et à la convection profonde hivernale (partie V.). L'exportation de carbone sera enfin détaillée afin d'obtenir une vue d'ensemble des processus mis en jeu (partie VI.), et l'impact du mélange vertical sur les flux de carbone au sein des écosystèmes planctoniques sera discuté.

I. Productivité biologique en Méditerranée



La mer Méditerranée, étymologiquement le milieu des terres, est une mer quasi-fermée dont la description rappelle pourtant le fonctionnement de l'océan global. Des similitudes hydrodynamiques (circulation thermohaline, convection profonde au large et au sein de plateaux continentaux) jusqu'à une grande variété de régimes trophiques liée à la diversité des apports en nutriments (fleuves, mélange vertical, dépôts atmosphériques...), tous les éléments concordent pour la qualifier d'océan global miniature (Béthoux et al., 1999). D'ailleurs, les temps de résidence des masses d'eau y sont très faibles (~ 70 ans) en comparaison de l'océan global (200-1000 ans) (Livre blanc du Groupe MERMEX, 2010, soumis) et, malgré une surface restreinte (0.82% de la surface de l'océan global), la mer Méditerranée concentre entre 4 à 18% de la biodiversité marine connue (Livre blanc du Groupe MERMEX, 2010, soumis). La faible couverture nuageuse généralement observée au dessus de la Méditerranée (Seckmeyer et al., 2008) donne une importance accrue aux radiations solaires dans cette région par rapport à des zones océaniques de même latitude. Cette absence de nuage peut influencer indirectement la structure du réseau planctonique via la détérioration des assemblages phytoplanctoniques par l'importance du rayonnement ultra-violet (Livre blanc du Groupe MERMEX, 2010, soumis). Ce type de processus peut donc, par une boucle de rétroaction impliquant le plancton, moduler la pénétration de la lumière au sein des couches de surface.

La dynamique saisonnière du plancton et sa variabilité spatiale en Méditerranée ont été grandement documentées au cours des dernières décennies à partir de mesures *in situ* et satellite (revue de Siokou-Frangou et al., 2010). Ainsi, une réponse claire des écosystèmes marins à des forçages à la fois climatique et anthropique a même été mise en évidence (Livre blanc du Groupe MERMEX, 2010, soumis). Généralement oligotrophe dans le bassin oriental en raison d'un déficit important en nutriments (nitrate, phosphate, silicate, matière organique dissoute... Thomsen, 1931 ; McGill, 1969), son statut trophique est mésotrophe dans les régions côtières et dans le bassin occidental du fait de concentrations en nutriments nettement plus élevées dans les eaux de fond (Béthoux et al., 1999). L'enrichissement en nutriments dans les zones côtières provient en grande partie des apports par les fleuves lors d'évènements de crue en particulier, mais aussi des phénomènes d'upwelling (Fig. 1). Récemment, sur la base de travaux de classification réalisés à partir d'images satellitales de chlorophylle, (D'Ortenzio et Ribera d'Alcala, 2009) ont ainsi défini 4 régions ou régimes différents pour l'ensemble de la Méditerranée :

1. Les zones marquées par l'enclenchement d'une efflorescence printanière (Fig. 1, pixels jaune). Elles occupent les zones connues de formation d'eau profonde, ainsi que leur périphérie, avec un fort renouvellement des sels nutritifs dans la couche euphotique en fin d'hiver,
2. Les zones d'efflorescences intermittentes (Fig. 1, pixels vert) qui incluent de nombreuses régions de circulation cyclonique (Rhodes, Sud Adriatique, Nord Tyrrhénien),
3. Les zones en oligotrophie permanente (Fig. 1, pixels bleu et violet). Cette classe occupe presque toute la Méditerranée orientale et le sud de la Méditerranée occidentale. Le cycle saisonnier est marqué et présente le maximum en hiver, époque où la couche de mélange peut être suffisamment épaisse pour prélever des sels nutritifs dans le réservoir profond sous la couche euphotique,
4. Les zones côtières / plateaux continentaux au cycle saisonnier non marqué (Fig. 1, pixels rouge).

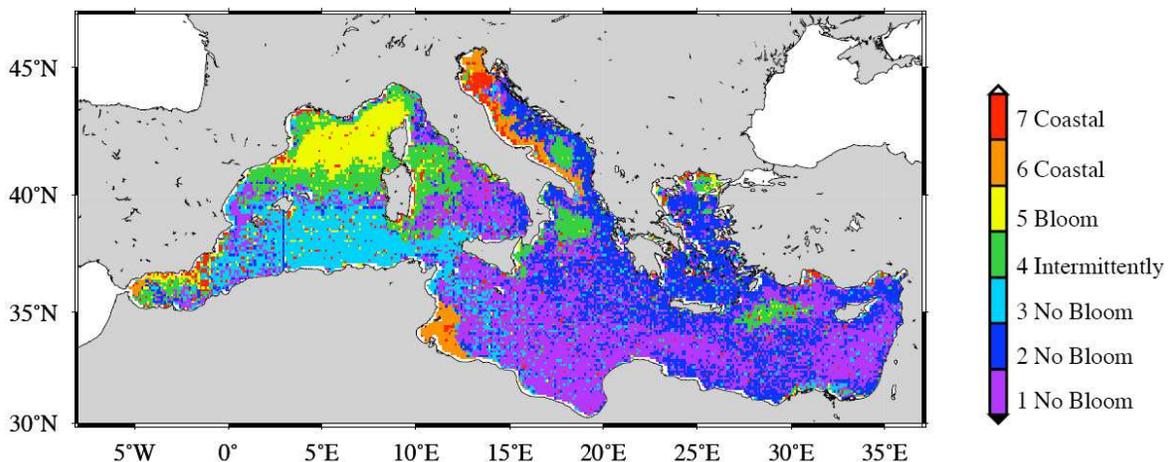


Figure 1. Carte de classification biogéochimique du bassin Méditerranéen dérivée de l'analyse des données SeaWiFS de chlorophylle de surface par satellite (D'Ortenzio et Ribera d'Alcala, 2009).

D'une manière générale, la production de carbone organique par les microalgues au sein de la couche euphotique, via la consommation d'énergie lumineuse (photosynthèse) et de nutriments montre ainsi une variabilité spatio-temporelle très

marquée en Méditerranée. Mais de manière générale, on observe sur l'ensemble du bassin un excès de carbone que l'on peut mettre en parallèle avec un déficit en phosphate par rapport au nitrate et un déficit ponctuel en silicate (Béthoux et al., 2002). Les ratios N :P observés dans les eaux de fond de Méditerranée sont en effet de ~22 dans le bassin ouest et ~24 dans le bassin est, alors qu'il est de ~16 en moyenne sur l'océan global. Les apports de nutriments en surface déterminent en effet les ratios élémentaires en profondeur sur le long terme et peuvent induire des déséquilibres à l'origine de modifications de la structure des communautés planctoniques (Pahlow et Riebesell, 2000).

Les circulations régionales et de méso-échelle ainsi que les forçages atmosphériques saisonniers contrôlent la distribution spatio-temporelle des nutriments dans les eaux de fond et modulent en retour la production primaire dans la zone euphotique. La Méditerranée est ainsi soumise à une grande variété de processus physiques agissant à des échelles spatio-temporelles différentes, l'ensemble imprimant une dynamique complexe aux écosystèmes pélagiques planctoniques.

2. En partant de l'hydrodynamique...

La mer Méditerranée est un bassin océanique semi-fermé dit de concentration : soumis à un climat méditerranéen généralement caractérisé par de faibles précipitations, les pertes d'eau douce par évaporation y sont supérieures aux apports atmosphériques et fluviaux. Le déficit net d'eau douce ainsi produit est compensé par des entrées d'eaux d'origine atlantique (Bryden et al., 1994) à travers le détroit de Gibraltar (5°30'O). Limités par la profondeur, les échanges aux deux détroits de Gibraltar et Sicile (10°E) conditionnent la structure et les caractéristiques des masses d'eau à l'origine de la circulation générale au sein du bassin occidental (Millot, 1999).

Légère, froide et peu salée, l'eau d'origine atlantique entrant en surface au niveau du détroit de Gibraltar forme l'« eau atlantique modifiée » (MAW, Modified Atlantic Water). Cette masse d'eau vient « glisser » sur les masses d'eau dense Méditerranéennes sortant du bassin en profondeur. Contrainte à la fois par la force de

Coriolis et la bathymétrie, la MAW suit un parcours cyclonique en Méditerranée occidentale sur une couche de surface d'une centaine de mètres d'épaisseur le long du talus continental tout en se réchauffant (Millot, 1999). Après avoir traversé la mer d'Alboran, elle longe les côtes d'Afrique du Nord jusqu'au détroit de Sicile par le courant Algérien. Caractéristiques de la région, des tourbillons cycloniques et anticycloniques d'une durée de vie allant de quelques mois à trois ans (Puillat et al., 2002) peuvent transporter une quantité importante d'eaux de surface vers le nord du bassin algérien (Taupier-Letage et Millot, 1988). Au niveau du détroit de Sicile les deux tiers de la MAW sortent du bassin occidental, le reste de la masse d'eau continuant son parcours en mer Tyrrhénienne le long de la côte italienne pour constituer plus au nord le courant Est-Corse. Rejointe au sein du golfe de Gênes par les eaux de surface du courant Ouest-Corse qui remontent du bassin algérien le long des côtes occidentales de Sardaigne et de Corse, elle participe à la formation du Courant Nord-Méditerranée (CNM). Courant principal de Méditerranée occidentale, il s'écoule ensuite le long des côtes italiennes françaises puis espagnoles en longeant le plateau continental du golfe du Lion, formant des méandres de quelques dizaines à une centaine de kilomètres d'amplitude (Conan et Millot, 1995 ; Albróla et al., 1995). Stable en été, il s'accélère et se déstabilise en hiver sous l'effet du vent. Peu profond et large, il s'approfondit alors et devient plus étroit, signe de sa forte variabilité saisonnière (Millot, 1999 ; Rubio et al., 2009). Au niveau du plateau catalan et des îles Baléares, la majeure partie de la veine continue son parcours le long de la côte espagnole au travers du canal d'Ibiza et rejoint la mer d'Alboran et l'océan Atlantique, une petite partie de la MAW s'échappe vers l'est pour rejoindre la circulation cyclonique générale (Fig. 2).

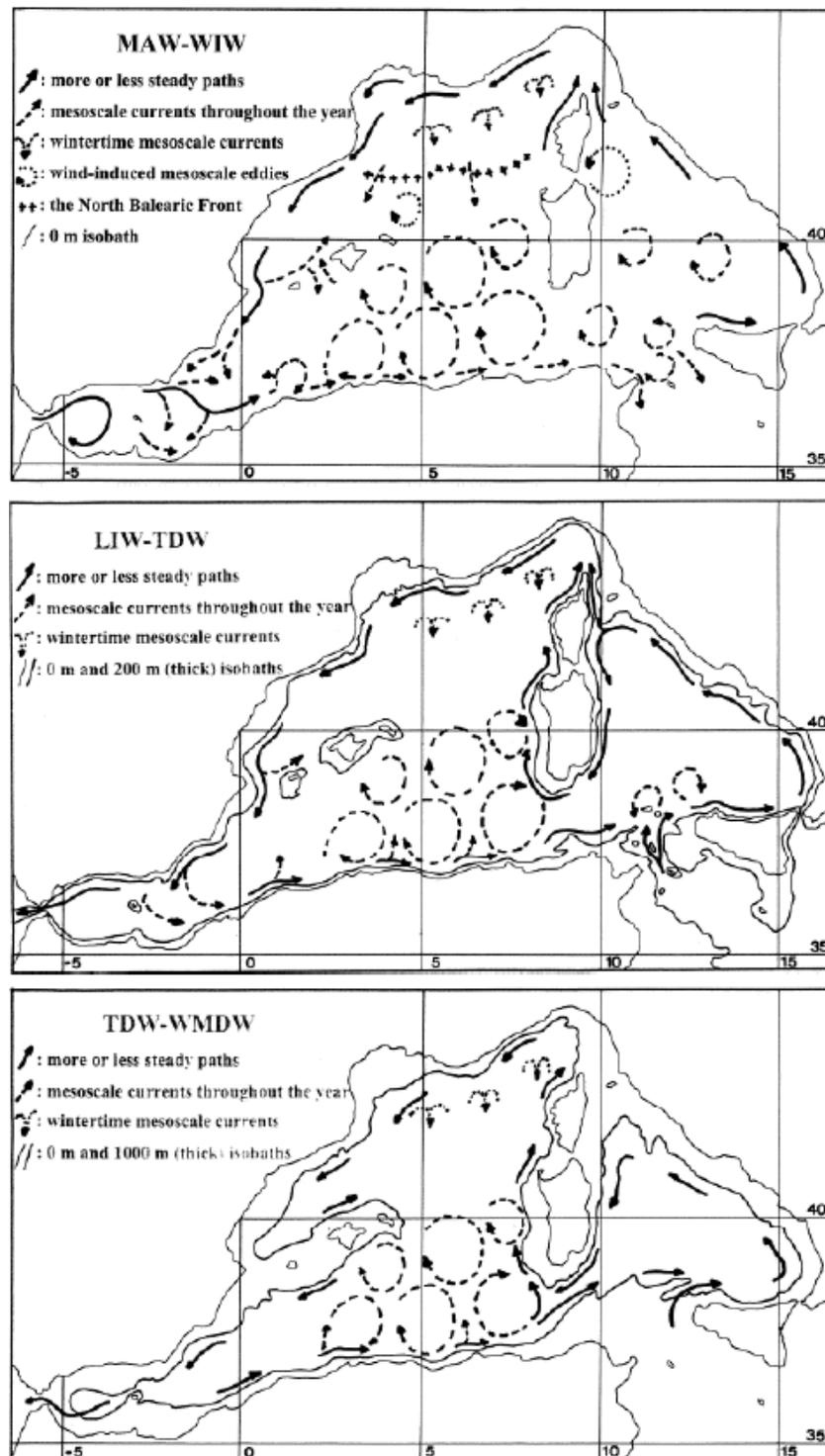


Figure 2. Schéma de circulation des principales masses d'eau en Méditerranée occidentale.
Extrait de Millot (1999).

La densification des eaux de la MAW et du plateau du golfe du Lion (Dufau-Julliand et al., 2004) par refroidissement et évaporation en hiver conduit à la formation de la WIW (Winter Intermediate Water), une masse d'eau hivernale intermédiaire qui vient s'écouler juste sous la MAW (Millot, 1999).

L'eau entrant dans le bassin occidental à travers le détroit de Sicile (LIW, Levantine Intermediate Water) vient elle s'écouler sous la WIW. Formée lors de la convection hivernale en mer Levantine, cette masse d'eau chaude est la plus salée du bassin occidental. Elle suit le parcours de la MAW en profondeur entre 300 et 800 m (Millot, 1999).

Enfin, la WMDW (Western Mediterranean Deep Water) est formée en hiver lors de convections profondes hivernales induites par de forts coups de vents froids et secs préférentiellement de secteur Nord/Nord-Ouest au large du golfe du Lion et en mer Ligure (Marshall et Schott, 1999), mais aussi par de violentes tempêtes hivernales de nord-est sur le littoral Liguro-Provençal. Sous l'effet conjoint du refroidissement et de l'évaporation, la couche de surface se densifie et entraîne des plongées d'eau dense à l'origine d'un mélange vertical pouvant atteindre le fond. La masse d'eau ainsi formée va alors s'écouler sous la LIW et être emportée soit vers le sud-est par des tourbillons de méso-échelle formés durant la convection profonde (Testor et Gascard, 2006), soit en suivant la circulation cyclonique générale renforçant ainsi le CNM. Sur son parcours et au contact de la partie la plus dense de la LIW lors de son entrée dans le bassin occidental au détroit de Sicile, elle forme l'eau dense Tyrrhénienne (TDW, Tyrrhenian Dense Water). Dans les années 1980, on a estimé qu'après un temps de résidence d'environ 100 ans (Lacombe et al., 1981), la WMDW franchit le détroit de Gibraltar en suivant le fond et rejoint les eaux de l'océan Atlantique. Récemment, Millot et al. (2006) ont montré que l'eau qui sort du bassin à Gibraltar est maintenant principalement composée de TDW et LIW, changement qui pourrait être lié à l'EMT (Eastern Mediterranean Transient) et à une réduction des quantités de WMDW produites à l'échelle décennale.

II. Forçages et productivité biologique en Méditerranée nord-occidentale

Le bassin de Méditerranée nord-occidentale est délimité dans notre étude (Fig. 3.1) par le front nord-Baléares au sud (40°N) et par les côtes de Sardaigne et de Corse à l'est ($9^{\circ}10'\text{E}$). De la côte vers le large se distinguent deux zones très différentes du point de vue topographique, biologique et hydrodynamique.

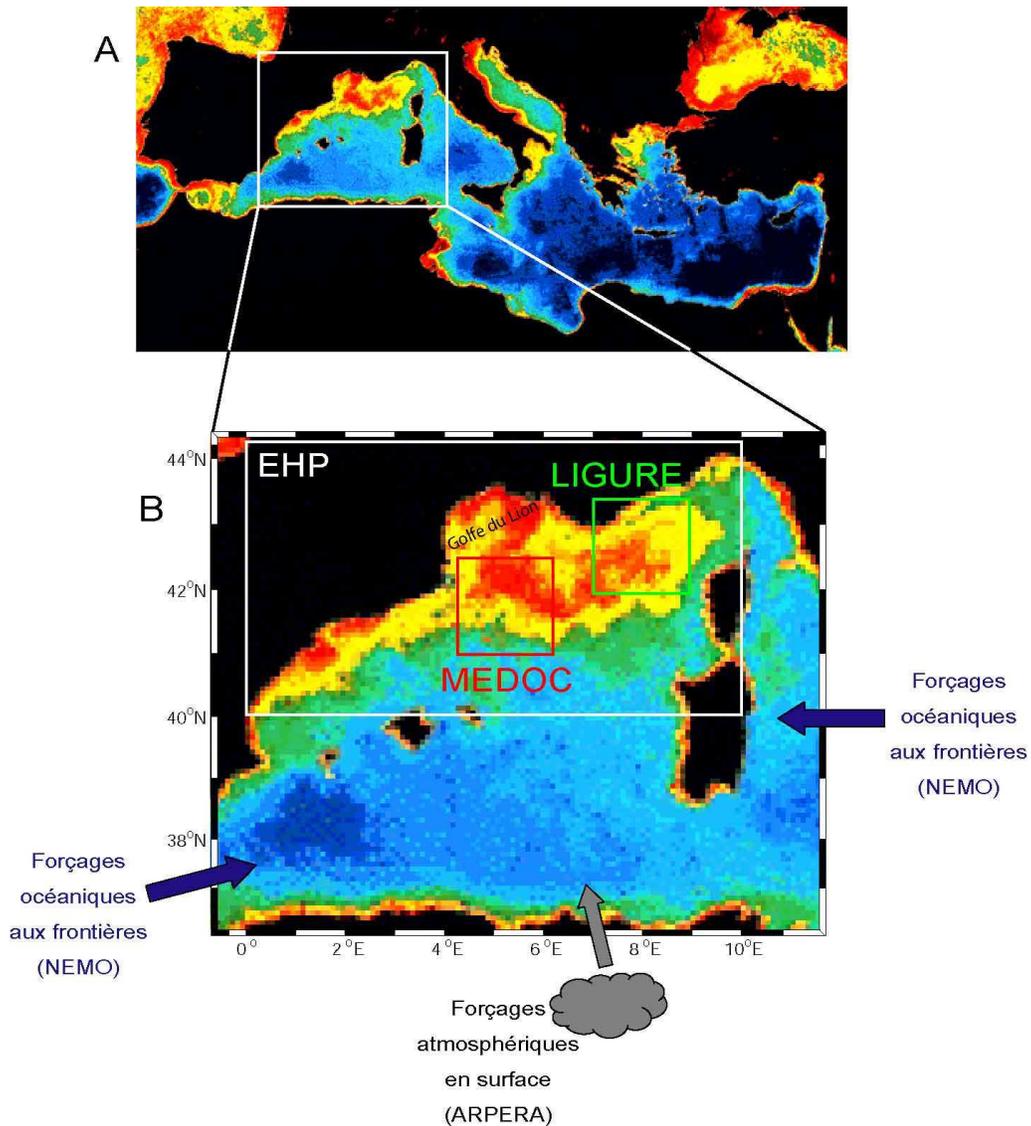


Figure 3.1. Image satellite SeaWiFS de chlorophylle de surface en mer Méditerranée (A - Mai 2001) et zoom sur le domaine de simulation (B. Les zones de diagnostics EHP (pour domaine Entier Hors Plateau), MEDOC et LIGURE sont représentées resp. en blanc, rouge et vert.

On appellera golfe du Lion le plateau continental (profondeur maximale 200 m) s'étendant au nord-ouest de notre région d'étude, du Cap Croisette au nord-est (sud de

Marseille) au Cap Creus au sud-ouest. D'une profondeur moyenne d'environ 76 m, il est bordé d'un talus continental et atteint 80 km de large en son centre (Fig. 3.2).

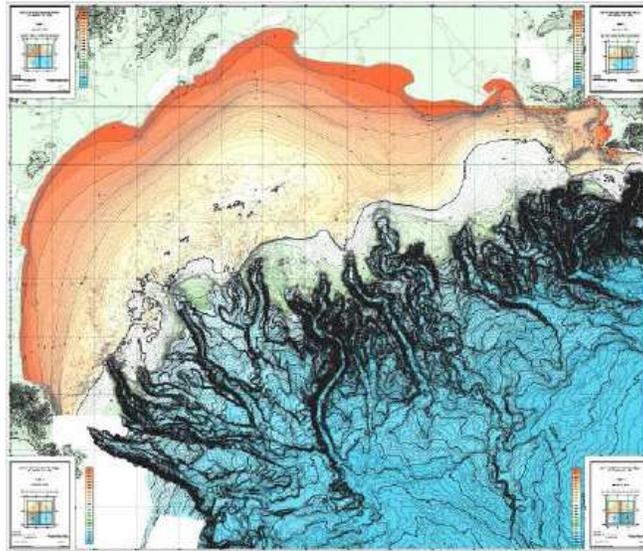


Figure 3.2. Carte morpho-bathymétrique du golfe du Lion (Serge Berné, IFREMER, 2002).

Soumis à un forçage atmosphérique en moyenne très intense et à haute fréquence (Mistral de nord et Tramontane de nord-ouest), il reçoit également de grandes quantités d'eau douce provenant des bassins versants pyrénéens, du Massif Central (France) et des Alpes, via le Rhône et plusieurs autres fleuves dont l'Hérault, l'Orb et l'Aude. Zone dite côtière, elle est caractérisée par une circulation induite de plateau (Estournel et al., 2003) et reçoit des apports très importants de nutriments d'origine continentale induisant une productivité biologique soutenue tout au long de l'année (Fig. 1, D'Ortenzio et Ribera d'Alcala, 2009). Le Rhône, fleuve aux débits les plus importants de la mer Méditerranée depuis la construction du barrage d'Assouan sur le Nil, contrôle principalement l'importance de ces apports à la mer. Au large, le talus plonge vers des profondeurs pouvant atteindre 2600 m. Dans cette région, la productivité des premiers échelons trophiques est en revanche en grande partie dépendante de l'apport hivernal de nutriments en provenance des couches profondes (Siokou-Frangou et al., 2010). Tandis que la variabilité spatio-temporelle de la productivité biologique sur le plateau est principalement contrôlée par les variations des régimes de vent et des débits des fleuves du golfe du Lion (Morel et André, 1991), l'idée communément admise est que le niveau de productivité au sein de la zone de

convection est lié à l'intensité de la convection hivernale via les forçages atmosphériques (Bosc et al., 2004).

Notre zone d'étude est en effet la région la plus ventée de Méditerranée (Fieux, 1974), avec une prédominance de vents de secteurs nord-ouest (Tramontane) et nord (Mistral), transportant des masses d'air particulièrement froid et sec en hiver. Canalisés par l'orographie du sud de la France (Pyrénées, Massif Central et Alpes), ils soufflent tout au long de l'année à raison d'un jour sur deux pour la Tramontane et un jour sur trois pour le Mistral, en moyenne. En hiver, ils gagnent cependant en intensité et peuvent persister jusqu'à plusieurs semaines, induisant un mélange vertical à l'origine de remontées de nutriments vers la surface. De plus, les forçages atmosphériques souvent indirectement sont à l'origine de la formation de structures de méso-échelle dont l'influence sur la variabilité biologique est par ailleurs avérée à l'échelle de l'océan global (Prieur et Sournia, 1994 ; McGillicuddy et al., 1998 ; Moran et al., 2001 ; Santoleri et al., 2003) mais aussi dans cette région méditerranéenne (Diaz et al., 2000). La plupart du temps de statut oligotrophe au large, le bassin nord-occidental devient par conséquent ponctuellement mésotrophe sous l'effet du vent. C'est en effet la seule région de Méditerranée proche du régime nord-Atlantique avec sa dynamique gouvernée par l'efflorescence printanière (D'Ortenzio et Ribera d'Alcala, 2009). Notre zone d'étude est ainsi une des plus productives du bassin Méditerranéen, comme l'ont montré (Sournia, 1973 ; Morel et André, 1991 ; Bosc et al., 2004) qui mettent par ailleurs en lumière une forte variabilité spatio-temporelle.

La dynamique complexe des communautés planctoniques dans cette région est en effet liée à l'intermittence des apports de nutriments d'une part et à la circulation océanique générale d'autre part. L'apport par advection horizontale de masses d'eau pauvres en nutriments, via par exemple le courant nord-Méditerranée (CNM), peut avoir une influence significative sur la dynamique des communautés planctoniques du large. De plus, le long du talus continental du golfe du Lion, le CNM joue le rôle d'une frontière de densité et isole généralement le plateau de l'influence des eaux du large (.e.g. Qiu et al., 2010). De la même manière, la dynamique des écosystèmes de la zone de convection est rendue quasi-totalement indépendante des apports terrestres de nutriments.

Notons qu'au monde, la mer Méditerranée est une des régions océaniques qui reçoit la plus grande quantité d'apports atmosphériques en nutriments (Guerzoni et al., 1999), de par sa proximité de zones désertiques d'Afrique du Nord (apports de poussières sahariennes) mais aussi de par sa forte urbanisation (industrie, trafic routier, agriculture intensive). A tel point que d'après l'étude de Guerzoni et al. (1999), les apports atmosphériques de nitrate et phosphate en Méditerranée occidentale seraient équivalents aux apports des rivières en quantité. Cependant, l'influence des apports atmosphériques sur la productivité biologique va croissante de la côte vers le large, ainsi que des zones productives vers les zones oligotrophes. Autour de la saison estivale lorsque la stratification est bien marquée, les apports atmosphériques peuvent donc apporter sur des épisodes de très courte durée une quantité de nutriments suffisante pour permettre de brèves efflorescences phytoplanctoniques (Dulac et al., 1996). Au sein de notre zone d'étude, le bilan annuel de production primaire est d'une part essentiellement soutenu sur le plateau par les apports réguliers de nutriments par les fleuves, et d'autre part dépend principalement pour la zone du large de la survenue de l'efflorescence printanière (Morel et André, 1991). Nous avons donc choisi de ne pas considérer l'influence des dépôts atmosphériques sur la productivité biologique. Les « routes » de dépôts atmosphériques sont orientées sur un axe sud-ouest/nord-est passant par la Corse (Barnaba et Gobbi, 2004) et pourraient pourtant influencer la région d'étude. Il semblerait donc nécessaire d'en quantifier également l'influence par ailleurs.

3. Sur le golfe du Lion...

3.1. *Hydrodynamique du golfe du Lion et échanges côte-large*

3.1.1. *Circulations induites par le vent*

La circulation des masses d'eau dans le golfe du Lion est globalement influencée par la circulation générale cyclonique à l'échelle du bassin nord-occidental (Estournel et al., 2003). En particulier, le courant nord-Méditerranée longe le talus continental du golfe du Lion, s'introduisant même parfois sur le plateau continental dans sa partie nord-est sous des régimes de vent spécifiques (Petrenko, 2003). Les courants de marée y sont par ailleurs de faible amplitude et n'ont qu'une influence négligeable sur l'advection des masses d'eau sur le plateau (Lamy et al., 1981). Au-delà d'une circulation générale cyclonique suivant la bathymétrie et les côtes de la région Languedoc-Roussillon, les régimes de vents sont à l'origine d'une grande diversité/complexité de circulations sur le plateau (Estournel et al., 2003).

A partir d'analyses de simulations numériques basées sur des scénarii de forçages académiques, Estournel et al. (2003) ont montré l'influence cruciale des régimes de vents de nord et nord-ouest, mais surtout de leur rotationnel, sur la circulation hydrodynamique de plateau. Un épisode de Mistral seul génère ainsi une circulation anticyclonique à l'échelle de l'ensemble du plateau qui réduirait les échanges côte-large. Au contraire, la superposition du mistral et de la tramontane induit une circulation plus complexe : une circulation anticyclonique au nord-est de la zone s'oppose à une circulation cyclonique sur la partie sud-ouest, qui favorise donc les échanges côte-large à la limite sud-ouest du plateau. Un coup de vent de sud-est conduit lui à une accumulation d'eau le long des côtes du golfe du Lion compensée par une plongée de ces masses d'eau le long de la côte, conduisant à la formation d'un jet côtier renforçant la circulation cyclonique sur le plateau et favorisant les échanges côte-large (Ulses, 2005).

Par ailleurs, Petrenko (2003) a mis en évidence l'importance des courants d'inertie sur les circulations de surface sur le golfe du Lion. Favorisés par des variations rapides des régimes de vent sur la zone, ils conduisent à une rotation anticyclonique

remarquable des courants de période 17.5h qui correspond au facteur de Coriolis à la latitude du golfe du Lion. La conjonction de débits significatifs du Rhône et d'un fort coup de vent de nord favorise la formation d'un panache d'eau douce allongé sur un axe nord-sud. Dès l'arrêt du vent, celui-ci s'anime alors de ce mouvement de rotation anticyclonique, ce qui a pour effet de scinder le panache permettant ainsi le détachement d'une lentille d'eau dessalée en bout de panache, d'après des résultats du modèle (non montré) présenté par la suite (cf. § 6).

3.1.2. Formation d'eau dense et « cascading »

Les échanges côte-large de matière peuvent également s'opérer via la formation d'eaux denses sur le plateau sous l'influence de forçages atmosphériques intenses en hiver (Durrieu de Madron et al., 2005) et leur « cascading ». Formées par évaporation et surtout refroidissement sur le plateau, les eaux denses s'écoulent le long du fond par écoulement gravitaire vers le sud-ouest. Elles accélèrent sur le talus continental (Durrieu de Madron et al., 2005 ; Ivanov et al., 2004) et empruntent les canyons qui incisent la pente et favorisent leur écoulement vers les grandes profondeurs et le large. Alors que la circulation générale géostrophique (CNM, voir plus haut) tend à isoler le plateau du large, le frottement de fond et la canalisation des eaux denses par la topographie agissent contre cette tendance géostrophique. Elles emportent ainsi avec elles la matière organique ou inorganique en provenance des couches de surface du golfe du Lion (Canals et al., 2006). Ce processus intervient donc dans la séquestration du carbone au sein de l'océan profond, mais peut être limité. Les apports d'eau douce du Rhône vont en effet à l'encontre de la densification des eaux de surface, rendant la partie sud-ouest du plateau probablement plus favorable à la formation de ces eaux denses (Ulses et al., 2008a).

3.2. Apports fluviaux et écosystèmes

Les zones océaniques côtières recevant des apports importants d'eau douce et de nutriments en provenance des fleuves montrent en général une productivité accrue,

comme le mettent en évidence les images satellites de *chlorophylle-a* aux embouchures du Pô en Adriatique et du Danube en mer Moire (Fig. 3.1A ; Gregoire et al., 2004 ; Polimene et al., 2006 ; Lohrenz et al., 2008). Les concentrations en nutriments ont tendance à s'accroître en raison des activités anthropiques (rejets industriels et ménagers, activités agricoles...). Ainsi, les apports en azote (N) et phosphore (P) inorganique dissous par les fleuves mondiaux ont été largement modifiés durant les dernières décennies, augmentant brutalement d'un facteur trois entre les années 1960 et 1990 (Ludwig et al., 2009 ; Smith et al., 2003 ; Smith et al., 2005), les apports en silicium ne montrant eux pas de tendance claire.

Depuis le début des années 1990, l'interdiction des détergents à base de phosphate et les mesures imposées aux industries ont permis une réduction drastique de ces composés dans les fleuves et le rapport NO_3/PO_4 tend à s'accroître depuis une vingtaine d'années, en particulier dans le Rhône (Moutin et al., 1998 ; Ludwig et al., 2009). L'évolution de ces rapports pourrait avoir un impact sur la composition spécifique des communautés phytoplanctoniques en zone côtière en provoquant des modifications de dominance de certains genres par rapport à d'autres (Billen et Garnier, 2007). L'influence anthropique est par ailleurs mise en avant pour expliquer l'augmentation concomitante des concentrations en nitrate et phosphate dans les eaux de fond du bassin nord-occidental (Béthoux et al., 2002).

3.2.1. Le Rhône

Le Rhône est le principal fleuve pourvoyeur d'éléments nutritifs et de matière organique en Méditerranée avec un débit moyen de $1690 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, par ailleurs stable de 1960 à 2000 à l'échelle interannuelle (Ludwig et al., 2009). Sur une base annuelle, environ 50% de la production primaire sur le golfe du Lion peut ainsi être attribué aux apports terrestres (Coste, 1974 ; Morel et al., 1990). Le cycle saisonnier du Rhône est très marqué, avec des minima en été et des maxima pouvant largement dépasser les $4000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ lors de crues survenant entre l'automne et le printemps. Bien que la majeure partie de la matière en suspension d'origine glaciaire et transitant dans les rivières soit retenue par un réseau fourni de barrages hydroélectriques, les apports de matière inorganique particulaire sur le golfe du Lion peuvent être importants et avoir

une influence sur la productivité biologique marine via l'absorption de lumière (Babin et al., 2003).

Tout comme la majorité des fleuves mondiaux, l'augmentation des contenus en nutriments a aussi été mesurée dans le Rhône (Ludwig et al., 2009). Bien que les flux de silicate à la mer ne montrent pas de tendance univoque, les flux de nitrate ont ainsi augmenté significativement du début des années 1970 à 1990, avant d'entamer une stabilisation jusqu'aux années récentes. Dans le même temps, les flux de phosphate montrent une tendance similaire, voire accentuée par rapport au nitrate, jusqu'à la fin des années 1980. Mais au contraire du nitrate, les flux de phosphate entament alors une décroissance rapide jusqu'à atteindre les valeurs « d'origine » correspondant à celles des années 1960. Le rapport NO_3/PO_4 a donc subi une augmentation rapide sur les deux dernières décennies (Ludwig et al., 2009), participant ainsi à accentuer le déséquilibre élémentaire déjà caractéristique de la Méditerranée (Béthoux et al., 2002). De l'ordre de 20 en 1992, c'est-à-dire proche du rapport méditerranéen caractéristique (McGill, 1969), le rapport NO_3/PO_4 dans les eaux du Rhône a subi une augmentation brusque après 1992 n'est depuis jamais resté inférieur à 40, pouvant même atteindre des valeurs supérieures à 80 sur certaines années (Raimbault, comm. pers.).

3.2.2. *Le panache du Rhône*

Les eaux douces du Rhône s'écoulent en mer en glissant sur les eaux marines grâce à une flottabilité plus importante. Elles s'épanchent ainsi sous la forme d'un panache pouvant s'étendre sur plusieurs centaines de kilomètres à partir de l'embouchure (Morel et al., 1990 ; Estournel et al., 2003) et formant une zone de dilution (ROFI - Simpson, 1997) dont la structure résulte d'un équilibre entre l'effet stabilisant de la flottabilité et le mélange induit par le vent et la houle. Les mesures obtenues lors de campagnes océanographiques dédiées ont permis de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes le long du gradient de salinité (Naudin et al., 1997 ; Pujo-Pay et al., 2006 ; voir aussi la revue de Lefevre et al., 1997).

Tributaire du mélange de l'eau douce avec les eaux marines environnantes par des processus d'advection/diffusion, la distribution en salinité peut tout autant favoriser

ou limiter la production phytoplanctonique et/ou celles des communautés bactériennes (Naudin et al., 2001). Ainsi, les conditions de développement phytoplanctonique ne sont pas favorables près de l'embouchure car le gradient de salinité très marqué sur la dimension verticale forme une barrière de densité qui empêche la diffusion de nutriments. En s'éloignant de l'embouchure, les forçages atmosphériques en surface contrôlent alors la dilution du panache d'eau douce. Sous l'effet de vents violents et de conditions de mer formée, les taux de mélange élevés induisent une dilution rapide des nutriments pouvant inhiber la croissance des communautés planctoniques. Au contraire, des conditions atmosphériques plus calmes leur sont assez favorables. Par ailleurs, les oscillations d'inertie du panache décrites plus haut entraînent une accumulation de masses d'eau de faible salinité sur le plateau et la formation de lentilles d'eau dessalée (low-salinity water, LSW) pouvant ensuite circuler sur le plateau continental (Diaz et al., 2008). Ces structures confinées sont le lieu d'une productivité primaire accrue, comme en attestent les images de chlorophylle par satellite (Fig. 3.3) et les observations *in situ* montrant des efflorescences importantes de diatomées (Rapport BIOPRHOFI – BIOchemical Processes in the RHOne Freshwater Influence, 2006).

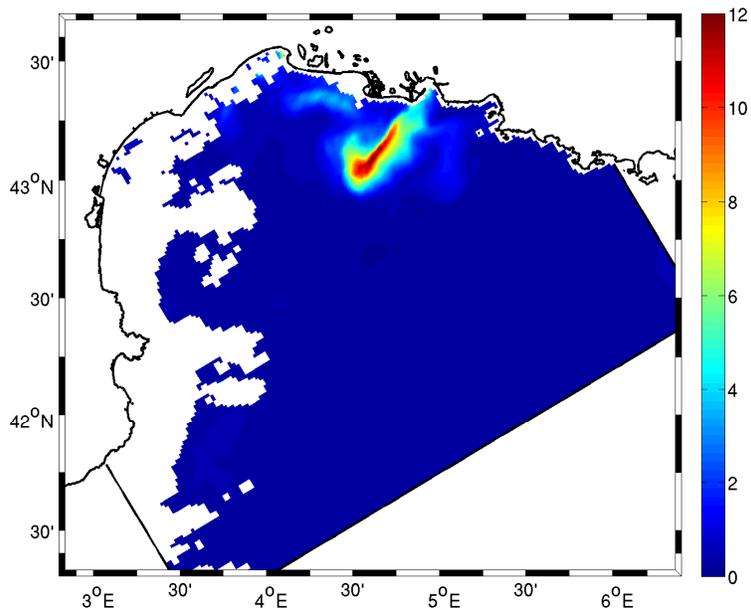


Figure 3.3. Image satellite MODIS de chlorophylle de surface (mg/m^3) sur le golfe du Lion (19 Mai 2006 – fourni par C. Fontana, algorithme OC5).

3.2.3. Ecosystèmes au sein de lentilles dessalées

Lors d'une campagne océanographique menée au sein de la zone d'influence du panache du Rhône (RHOFI, printemps 2002), Diaz et al. (2008) ont pour la première fois échantillonné *in situ* la présence de lentilles d'eau dessalée sur le golfe du Lion.

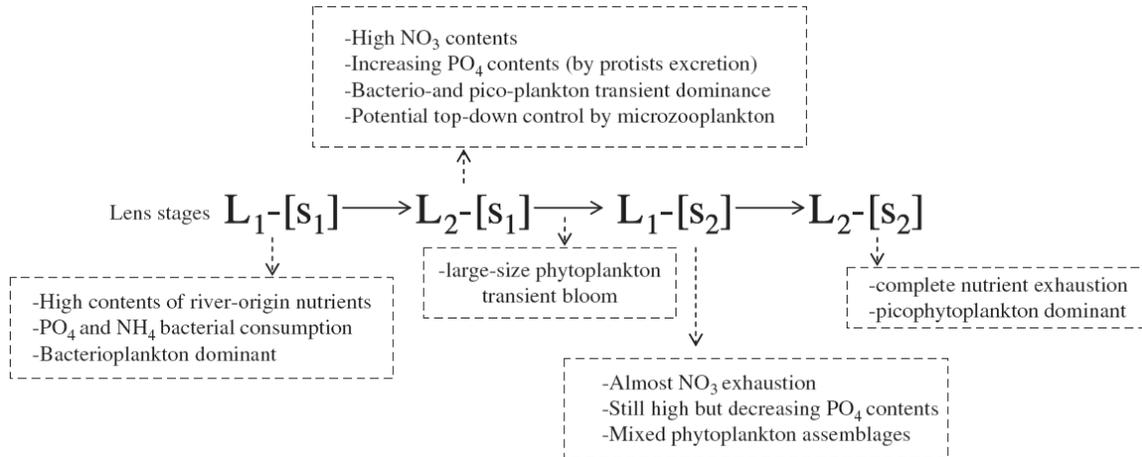


Figure 3.4. Proposition d'évolution d'une lentille d'eau dessalée sur le golfe du Lion (RHOFI 2002) du point de vue de ses caractéristiques biogéochimiques et écologiques. D'après Diaz et al. (2008).

A cette occasion, ils ont ainsi pu suggérer un schéma complet de leur fonctionnement écologique et biogéochimique (Fig. 3.4), mettant en particulier en lumière leur potentialité à transférer une quantité importante d'énergie vers les échelons trophiques supérieurs. Au cours du premier stade de développement près de l'embouchure, les concentrations en nitrate et matières organiques dissoutes sont encore élevées alors même que le phosphate et l'ammonium semblent avoir déjà été consommés par des communautés bactériennes hétérotrophes. Les populations picophytoplanctoniques (0.2 à 2 μ m) pourraient alors être favorisées par ce déséquilibre nutritif et finalement dominer les communautés bactériennes pour la consommation du phosphate ; en particulier le genre *Synechococcus* avec une capacité accrue de consommation de phosphore organique dissout en environnement limité par le phosphore (Moutin et al., 2002). Les populations de nanoflagellés hétérotrophes et de ciliés (2 à 20 μ m) verraient alors leur développement favorisé par une importante disponibilité en picophytoplancton, puisque ces organismes semblent être à la base de leur alimentation en Méditerranée nord-occidentale (Christaki et al., 2002 ; Christaki et

al., 2009). Par suite, l'émergence de ces populations zooplanctoniques et un recyclage rapide de la matière organique pourraient alors expliquer un relargage intense de phosphore inorganique dissout, favorisant ainsi le développement d'organismes phytoplanctoniques de taille plus importante à partir du nitrate toujours disponible en quantité importante. Les contenus en nutriments s'épuisant enfin, l'assemblage phytoplanctonique se diversifierait alors pour tendre vers une domination croissante des plus petites espèces. Dans le même temps, les communautés zooplanctoniques continueraient à profiter d'un approvisionnement important en nourriture.

La longue durée de vie de ces lentilles d'eau dessalée relativement aux eaux de panache pourrait permettre un transfert d'énergie plus efficace vers les échelons trophiques supérieurs. Leur impact en chaîne sur la matière organique particulaire et les écosystèmes du golfe du Lion mérite aussi d'être éclairci.

4. Au large...

L'oligotrophie du bassin Méditerranéen est bouleversée dans sa partie nord-occidentale par l'influence de circulations cycloniques ou de structures physiques frontales susceptibles d'apporter les nutriments nécessaires à une efflorescence phytoplanctonique (D'Ortenzio et Ribera d'Alcala, 2009 ; Niewiadomska et al., 2008). Ainsi, la mésotrophie observée sur le bassin nord-occidental est largement expliquée par des apports de sels nutritifs depuis le fond (Siokou-Frangou et al., 2010). Dans cette région, l'intensité des forçages atmosphériques en hiver induit ainsi la formation de structures de convection profonde et de méso-échelle qui contrôlent la profondeur de la couche de mélange et les apports de nutriment nécessaires à la production primaire dans la couche euphotique (Lévy, 2003). Le développement phytoplanctonique stimule alors à son tour l'activité des échelons trophiques supérieurs comme en attestent des mesures de biomasse de mésozooplancton, de salpes ou de krill (Pinca et Dallot, 1995 ; Licandro et al., 2006 ; Warren et al., 2004), mais aussi de prédateurs de taille supérieure allant du calamar aux grands mammifères en passant par le petit poisson pélagique (Panigada et al., 2005).

4.1. Forçages atmosphériques et convection profonde au large

La Méditerranée nord-occidentale est une des rares régions de l'océan mondial où a lieu le phénomène de convection profonde, dont une revue détaillée est proposée par Marshall et Schott (1999, voir Fig. 4.1). Les autres zones de convection profonde sont par ailleurs situées à des latitudes bien plus élevées (Mer du Labrador, de Norvège et du Groënland dans l'hémisphère nord, Mer de Weddel et de Ross dans l'hémisphère sud) ce qui rend notre zone singulière, en particulier du point de vue de l'influence de la température et de la lumière sur les écosystèmes planctoniques (Livre blanc du Groupe MERMEX, 2010, soumis).

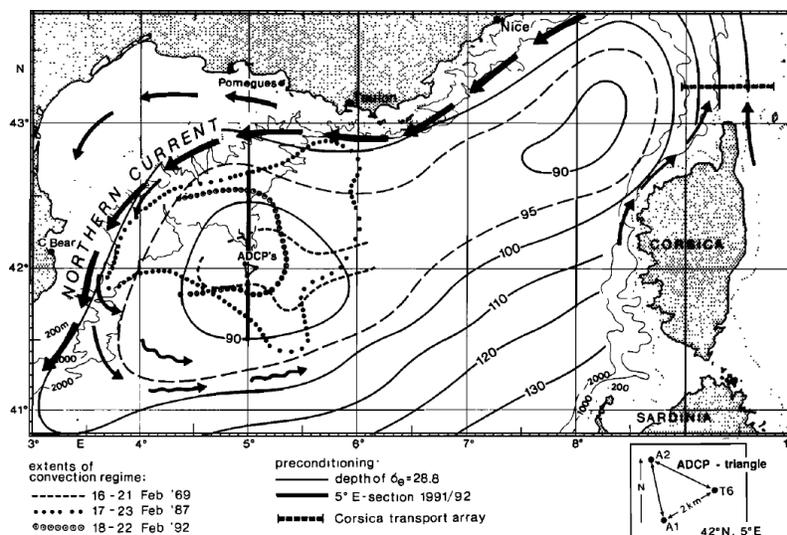


Figure 4.1. Circulation et structure verticale de salinité au cours de la période de convection profonde en Méditerranée nord-occidentale. Extrait de Marshall and Schott (1999). Les isolignes indiquent les profondeurs de la surface isopycnale $\rho = 28.8 \text{ kg.m}^{-3}$ au début de l'hiver. Les flèches représentent le courant Nord et la circulation cyclonique. L'extension spatiale de la zone de convection profonde observée en février 1969 (tirets), 1987 (pointillés) et 1992 (cercles) est également indiquée.

Trois étapes principales, définies pour la première fois par le groupe MEDOC (1970) rentrent dans la caractérisation du processus de convection profonde. Dans un premier temps, au cours d'une phase de pré-conditionnement, le tourbillon cyclonique inscrit dans la circulation générale, elle-même cyclonique, s'intensifie et piège la masse d'eau située en son centre. Cette masse d'eau, ainsi soumise de façon prolongée à la perte de flottabilité induite par les vents en surface, se densifie alors d'autant plus

intensément et finit par forcer une remontée des isopycnes et l'apparition d'un dôme isopycnal centré sur la conjonction spatiale du Mistral et de la Tramontane (5°E - 42°N, voir Fig. 4.1) et au-dessus de l'éventail sous-marin profond du Rhône. De la même manière, on observe la formation de nombreux panaches convectifs d'échelle horizontale de l'ordre du kilomètre. En se multipliant, ils aboutissent alors à la formation d'une zone homogène d'eau dense. Enfin, l'eau dense formée est évacuée de la zone par advection plutôt en profondeur tandis que les eaux avoisinantes plus légères la recouvrent créant la restratification de la colonne d'eau. Très sensible aux forçages atmosphériques, la convection profonde hivernale montre une variabilité interannuelle très marquée (Mertens et Schott, 1998 ; Leaman, 1994) reliée en première approximation à la variabilité de la perte de chaleur et d'eau en hiver.

Observations et études de modélisation ont également révélé l'influence des processus de méso-échelle sur la formation et la dispersion de l'eau dense. Des instabilités baroclines de méso-échelle ont en effet été observées lors d'épisodes de convection profonde en Méditerranée nord-occidentale (Gascard, 1978 ; Testor et Gascard, 2003 ; Testor et Gascard, 2006). Des études théoriques ont alors mis en évidence le rôle de ces structures dans l'approfondissement et la dispersion de l'eau dense formée lors de la convection profonde, ainsi que sur la restratification (Madec et al., 1991 ; Legg et Marshall, 1998 ; Jones et Marshall, 1997 ; Katsman et al., 2004). D'autres simulations numériques (Madec et al., 1991 ; Herrmann et al., 2008) et études de terrain (Send et al., 1996) ont également suggéré un transport de l'eau dense hors de la zone de convection par le CNM.

4.2. *Ecosystèmes au sein de la zone de convection*

Au sein de la zone de convection, le signal annuel de production primaire en surface est contrôlé par les apports de nutriments en provenance du fond via le mélange vertical hivernal (Siokou-Frangou et al., 2010). Ces apports de nutriments sont ainsi maximaux en hiver alors même que les organismes phytoplanctoniques susceptibles de consommer ces nutriments sont transportés en profondeur par ce même mélange vertical, synonyme d'obscurité. Limité par la lumière, le phytoplancton

ne pourrait par conséquent se développer qu'après stabilisation de la colonne d'eau en fin d'hiver et au printemps, si l'on considère que sa biomasse est plutôt limitée par sa croissance que par le broutage du zooplancton (Sverdrup, 1953). Puisque de fortes concentrations peuvent être détectées en hiver, l'hypothèse de Sverdrup (1953) est cependant remise en question par les récents travaux de Behrenfeld (2010). D'après cet auteur, le déclenchement de l'efflorescence phytoplanctonique serait plutôt due à une modulation du bilan entre la croissance du phytoplancton et son broutage par le zooplancton. C'est la dilution des proies et des prédateurs par le mélange vertical qui, en défavorisant les communautés de zooplancton en hiver, permettrait donc le développement du phytoplancton en fin d'hiver. Quoi qu'il en soit, les concentrations de phytoplancton sont maximales en surface en fin d'hiver ou au printemps constituant les fameuses « efflorescences printanières » (Morel et André, 1991 ; Bosc et al., 2004 ; Marty et al., 2002). La couche de surface s'appauvrit ensuite progressivement en nutriments pendant l'été de même qu'en biomasses planctoniques. On observe alors un approfondissement du maximum de chlorophylle (Fig. 4.2 ; d'après Marty et al., 2002) qui suit l'évolution de la profondeur de la nutricline.

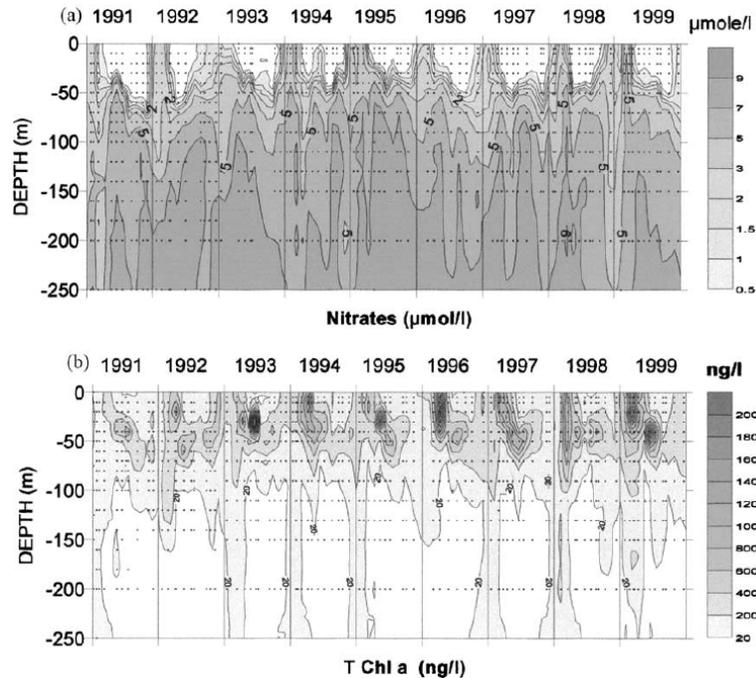


Figure 4.2. Evolution des contenus en nitrate (haut, mmol/m^3) et chlorophylle (bas, mg/m^3) en mer Ligure (DYFAMED) de 1991 à 1999. Extrait de Marty et al. (2002).

L'azote a longtemps été considéré comme l'élément limitant de la production primaire à l'échelle de l'océan global (Eppley et Peterson, 1979). Cependant, les observations ont depuis montré que la production pouvait également être contrôlée par la disponibilité en phosphore, notamment dans les zones stratifiées de Méditerranée (Thingstad et Rassoulzadegan, 1995 ; Diaz et al., 2001 ; Marty et al., 2002). Les contenus en nutriments des eaux de fond montrent en effet un déséquilibre marqué entre azote et phosphore qui se manifeste par des rapports d'abondance constamment supérieurs au rapport de Redfield (Béthoux et al., 2002), jouant ainsi un rôle limitant sur la production primaire dans la zone.

Fraction du phytoplancton dont la taille est comprise entre 20 et 200 μm dans notre modélisation, le microphytoplancton rassemble une grande diversité d'espèces dont la biomasse totale est largement dominée par les diatomées, organismes à tests siliceux ou frustules consommant par conséquent des silicates. Favorisé par les environnements turbulents et riches en nutriments (Legendre, 1981 ; Kiorboe, 1993 ; Sarthou et al., 2005), le microphytoplancton est généralement trouvé en quantité majoritaire lors du déclenchement de l'efflorescence printanière (Marty et al., 2002). Bien que les compartiments nanophytoplancton (2 à 20 μm) et picophytoplancton (0.2 à 2 μm) rassemblent des espèces plus adaptées aux eaux stratifiées et oligotrophes, elles contribuent aussi de manière significative à l'efflorescence phytoplanctonique printanière (Marty et al., 2002). La production primaire est alors principalement associée à la production dite "nouvelle" (Dugdale et Goering, 1967) basée sur la consommation des nutriments injectés dans la couche euphotique par le mélange vertical, s'opposant à la production dite « régénérée » qui repose sur la consommation des nutriments recyclés par les organismes hétérotrophes. En allant vers l'été, la production primaire n'est plus soutenue que par les nutriments recyclés par les bactéries et le zooplancton au sein même de la zone euphotique.

Les processus de méso-échelle et sub-mésoéchelle et les circulations associées jouent un rôle prépondérant à la fois dans la dynamique des écosystèmes et dans la distribution des différents éléments biogéochimiques. Ils semblent ainsi expliquer l'importante variabilité spatiale de la production primaire phytoplanctonique (Lévy, 2003) jusqu'à celles des larves de poissons (Sabates et al., 2004). Toutefois, la multiplicité des processus mis en jeu rend leur interprétation compliquée. Les effets du cisaillement horizontal et de la turbulence sont d'abord intimement liés et la déconvolution de leurs

effets respectifs est difficile. De plus, l'effet des tourbillons est différent selon leur sens de rotation (McGillicuddy et al., 1998 et 1999). Selon ces études, alors même que les tourbillons cycloniques favorisent une remontée de la pycnocline et entraînent les eaux riches en nutriments (upwelling) dans la zone euphotique permettant un développement accru du phytoplancton, les tourbillons anticycloniques sont associés au contraire à un downwelling qui approfondit la couche de mélange et éloigne la nutricline de la surface. Pourtant, ces mêmes tourbillons anticycloniques peuvent aussi être à l'origine de la formation de structures de sub-mésoéchelle favorables à l'activité des premiers échelons trophiques telles que cellules d'upwelling, filaments ou tourbillons cycloniques générés par cisaillement (Taupier-Letage et al., 2003). Les instabilités baroclines qui se forment lors du processus de formation d'eau profonde sont par ailleurs à l'origine de transports latéral et vertical des masses d'eau qui modulent la production primaire via leur effet sur la restratification. La prise en compte de ces processus de sub-mésoéchelle dans les modèles biogéochimiques tridimensionnels peut ainsi faire varier le bilan de production primaire d'un facteur deux (Lévy et al., 2001).

4.3. *Productivité biologique et climat*

Les épisodes d'efflorescence printanière, et plus généralement le cycle saisonnier de l'abondance du phytoplancton au sein du bassin nord-occidental, ont pu être assez largement documentés grâce à l'imagerie satellitale de couleur de l'eau et à l'analyse de séries temporelles mensuelles (DYFAMED). Ainsi, Morel et André (1991) et Bosc et al. (2004) ont respectivement analysé les séries longues provenant des capteurs CZCS (Coastal Zone Color Scanner – 1979 à 1983) et SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor – 1998 à 2002). Le cycle saisonnier de la biomasse phytoplanctonique en surface aurait subi une évolution significative entre les deux périodes en lien avec une évolution de l'environnement hydrodynamique. A partir d'une comparaison entre les séries temporelles d'images satellitaires CZCS et SeaWiFS à l'échelle de la Méditerranée occidentale, Bosc et al. (2004) et Barale et al. (2008) rapportent une réduction de l'étendue de la zone de convection et l'occurrence d'un maximum unique d'efflorescence printanière sur la période récente (1998-2002), alors que la fin des années 1970 (1979-1983) semblait plutôt caractérisé par la présence d'une efflorescence automnale puis par une efflorescence printanière plus précoce.

Des changements de régimes abrupts à l'échelle des écosystèmes ont déjà été observés sur une gamme très large de régions océaniques. Comme l'attestent les covariations mises en évidence entre indices atmosphériques/océaniques de grande échelle et écosystèmes marins (Fromentin et Planque, 1996 ; Conversi et al., 2001 ; Drinkwater et al., 2003 ; Greene et al., 2003 ; Hallett et al., 2004 ; Beaugrand et al., 2009), il existe un lien entre climat et écosystèmes. Se fondant sur des mesures d'abondance de populations de zooplanctons et d'anchois, sur l'occurrence de phénomènes biologiques remarquables tels que les efflorescences d'algues rouges ou les épisodes de mucilage en Mer Adriatique ainsi que sur des études antérieures, Conversi et al. (2010) suggèrent l'existence d'une modification des dynamiques biologiques à l'échelle de l'ensemble de la Méditerranée à partir de la fin des années 1980. En Mer Adriatique, l'abondance de copépodes montre une diminution très nette tandis qu'une augmentation des stocks d'anchois est observée. De la même manière, en Méditerranée nord-occidentale, les séries temporelles d'abondances côtières de copépodes et de zooplanctons gélatineux en Mer Ligure (Point B - Baie de Villefranche-sur-Mer) apparaissent corrélées à l'indice NAO (North Atlantic Oscillation) et un changement très net est observé également autour de la fin des années 1980 (Molinero et al., 2008). Ces auteurs attribuent la modification des écosystèmes à une oligotrophication due à une stratification plus importante de la colonne d'eau dans les années 90, elle-même due à une augmentation des températures océaniques conjointement à une diminution des flux de chaleur air-mer. Il semble qu'un réchauffement océanique et un affaiblissement du mélange vertical soient favorables aux zooplanctons gélatineux (salpes, méduses) et à certaines espèces de copépodes se développant majoritairement au printemps (*Centropages typicus* et *Acartia clausi*), au détriment des chaetognaths et de certaines espèces de copépodes se développant en été-automne (*Temora stylifera*). Molinero et al. (2005) expliquent les modifications d'abondances de gélatineux par une modification de la structure de l'écosystème phytoplanctonique (contrôle bottom-up). Une situation peu convective favoriserait la domination du phytoplancton de petite taille et donc une disponibilité plus importante en proies pour les organismes gélatineux. Par suite, les modifications d'abondances de gélatineux expliqueraient la modification d'abondances de copépodes d'été/automne (contrôle top-down). Sur les années récentes, les populations côtières de zooplancton en Mer Ligure (Point B) semblent avoir retrouvé des caractéristiques d'abondance proches de celles observées avant la rupture de la fin des années 80 (Vandromme et

al., 2010 ; Garcia-Comas et al., 2011), ce que les auteurs expliquent finalement par une périodicité quasi-décennale du mélange hivernal.

De manière générale, plusieurs auteurs ont pu relier la variabilité interannuelle de la dynamique des écosystèmes du large à des indices climatiques de grand échelle variant à haute fréquence comme la NAO (Fromentin et Planque, 1996 ; Conversi et al., 2001 ; Drinkwater et al., 2003 ; Greene et al., 2003 ; Beaugrand et Reid, 2003 ; Hallett et al., 2004 ; Beaugrand et al., 2009) de même qu'à plus basse fréquence comme les oscillations décennales Pacifique ou Atlantique (PDO, Pacific Decadal Oscillation – AMO, Atlantic Multi-decadal Oscillation ; Martinez et al., 2009). Le climat semble ainsi contrôler la dynamique des biomasses de phytoplancton, zooplancton et poisson à différentes échelles de temps et d'espace. Toutefois, les mécanismes reliant ces forçages climatiques à l'évolution de l'ensemble des écosystèmes planctoniques, ainsi qu'à leur organisation trophique, ne sont pas clairement déterminés. La modélisation biogéochimique en Méditerranée nord-occidentale proposée dans ce travail de thèse pourra ainsi apporter des informations manquantes à ce jour, sur le rôle des processus hydrodynamiques dans la transmission de « l'information atmosphérique » vers la dynamique des écosystèmes du large.

III. Modélisation couplée hydrodynamique/biogéochimique



En Méditerranée nord-occidentale, les observations *in situ* disponibles concernant la dynamique planctonique et les variables biogéochimiques associées sont par nature ponctuelles puisque les seules stations fixes du réseau SOMLIT (Service d'Observation en Milieu LITtoral, respectivement situées en baie de Villefranche/mer, à Marseille et Banyuls/mer), n'offrent qu'un échantillonnage bimensuel à mensuel tandis qu'au large, le point DYFAMED est échantillonné mensuellement. Les images satellitales de chlorophylle peuvent en revanche nous apporter des observations à plus haute-fréquence, de surcroît avec une couverture spatiale étendue. Mais l'information est alors par définition limitée à une estimation des contenus de chlorophylle totale en surface et non pas sur l'ensemble de la colonne d'eau ; elle peut aussi s'avérer soudainement inexistante en cas de couverture nuageuse. Les campagnes à bord de navires océanographiques, permettent des mesures *in situ* à haute fréquence mais elles sont nécessairement ponctuelles... Ce type d'échantillonnage est néanmoins plus adapté à l'étude de processus précis, généralement déjà identifiés et ayant une durée limitée dans le temps (ex. : efflorescence, tourbillons, etc...).

A ces limitations d'ordres technique et matériel, il vient s'ajouter une variabilité spatio-temporelle à très haute fréquence des biomasses planctoniques et des processus biogéochimiques associés en Méditerranée nord-occidentale. Les efflorescences phytoplanctoniques sont en effet des phénomènes explosifs pouvant se déclencher en quelques jours, de surcroît au sein d'un environnement hydrodynamique très variable dans l'espace. Ainsi, il est par exemple difficile de dresser un bilan de production primaire représentatif de l'ensemble de la zone à partir d'observations *in situ* ponctuelles, compte tenu de la variabilité spatio-temporelle observée sur l'ensemble du bassin. Il semble également compliqué de quantifier l'impact du cycle saisonnier sur la variabilité interannuelle de la dynamique des écosystèmes planctoniques à l'aide d'observations *in situ* mensuelles.

Dans ce contexte, l'outil de modélisation est un outil adapté pour améliorer la compréhension de la dynamique spatio-temporelle des écosystèmes planctoniques, de l'échelle du panache du Rhône et du golfe du Lion à l'océan hauturier, de la dizaine de jours à l'échelle interannuelle. Dans un cadre idéalisé, Lévy et al. (1999, 2000) ont montré le rôle crucial de la mésoéchelle associée à la convection profonde sur la distribution spatiale et l'intensité de la production primaire au sein de la zone MEDOC.

Par ailleurs, Tusseau-Vuillemin et al. (1998) montrent que le Golfe du Lion est une source de nitrate pour l'océan hauturier en hiver, lorsque le processus de cascading d'eau dense est actif. Ainsi, peu d'auteurs ont à notre connaissance utilisé la modélisation couplée hydrodynamique/biogéochimique tridimensionnelle de manière réaliste afin de mieux comprendre la dynamique des écosystèmes planctoniques marins en Méditerranée nord-occidentale et de la pompe biologique.

Après validation, l'utilisation de notre outil de modélisation pourra par exemple permettre de discuter des interprétations produites à partir d'observations *in situ* et attribuées au couplage entre environnement hydrodynamique et écosystèmes. De l'impact des lentilles d'eau dessalée sur le golfe du Lion à la variabilité interannuelle de la productivité primaire sur la zone de convection, notre approche de modélisation réaliste pourra apporter bon nombre d'éclairages et de pistes à explorer pour mieux comprendre les processus qui contrôlent la dynamique des écosystèmes planctoniques et l'exportation de carbone vers l'océan profond.

5. Modèle hydrodynamique et couplage

Une représentation numérique réaliste des communautés planctoniques dans une région océanique donnée est impossible sans une représentation tridimensionnelle correcte de son environnement hydrodynamique. Pour modéliser le fonctionnement des écosystèmes planctoniques de Méditerranée nord-occidentale, le modèle tridimensionnel SYMPHONIE, déjà implémenté et validé sur l'ensemble de la région, a été couplé à un modèle biogéochimique (Herrmann, 2010). Présenté en détails par Marsaleix et al. (2008), SYMPHONIE est un modèle de circulation océanique aux équations primitives et à surface libre, basé sur la conservation du mouvement et de la masse. Il repose sur l'hypothèse d'incompressibilité et l'approximation de Boussinesq, ainsi que sur l'hypothèse d'équilibre hydrostatique.

Ce modèle a d'abord été utilisé en zones côtières pour étudier la dynamique complexe du panache du Rhône (Estournel et al., 1997 ; Marsaleix et al., 1998 ; Estournel et al., 2001 ; Gatti et al., 2006) ainsi que les circulations de plateau induites

par le vent sur le golfe du Lion (Estournel et al., 2003 ; Auclair et al., 2003 ; Petrenko, 2003), la formation d'eau dense sur le plateau (Dufau-Julliand et al., 2004 ; Ulses et al., 2008a), mais aussi le transfert côte-large de matériel particulaire (Guarracino et al., 2006 ; Ulses et al., 2008b). Il a également permis d'étudier le processus de convection profonde hivernale en Méditerranée nord-occidentale (Herrmann et al., 2008). Ce modèle est donc non seulement tout à fait adapté à la simulation de la circulation océanique côtière mais aussi régionale, à l'échelle plus large du bassin de Méditerranée nord-occidentale. En particulier, grâce à un forçage par un modèle de circulation générale et un modèle atmosphérique qui ont été validés à ces échelles, nous pourrions compter sur une représentation réaliste de la variabilité interannuelle des processus hydrodynamiques qui interviennent dans la circulation régionale, et qui conditionnent le transport des traceurs biogéochimiques du modèle biogéochimique autant sur la dimension horizontale que verticale.

6. Modélisation biogéochimique

La modélisation biogéochimique est une discipline en plein essor depuis un peu plus de deux décennies. Les premiers modèles « NPZD » (*e.g.* Fasham et al., 1990) comportaient quatre compartiments nutriments sous forme azotée (N), phytoplancton (P), zooplancton (Z) et détritus (D). Les variables d'état de ces modèles étaient alors exprimées en azote, considéré comme l'élément biogène le plus limitant de la production primaire. Depuis, les résultats expérimentaux ont mis en lumière la nécessité de considérer d'autres éléments potentiellement limitant comme le phosphore, le silicium et le fer. Pour gagner en réalisme, les modèles se sont également complexifiés augmentant le nombre de compartiments : les bactéries hétérotrophes et les protistes prédateurs ont été ajoutés pour la représentation de la boucle microbienne (*e.g.* Thingstad et Rassoulzadegan, 1999), les fixateurs d'azote ont pu être ajoutés pour mieux contraindre les bilans d'azote « nouveau » dans certaines zones de l'océan oligotrophe (*e.g.* Fennel et al., 2002). La formulation mathématique des processus écologiques constituant les interactions entre compartiments (prédation, excrétion, exsudation, sénescence et lyse virale...) reste souvent empirique mais les

représentations mécanistiques de ces processus sont à privilégier (Baklouti et al., 2006), car elles apportent de la portabilité et de la plasticité aux modèles d'écosystèmes et améliorent donc sensiblement la qualité des résultats .

Le modèle que nous utilisons dans ce travail est entièrement décrit dans la partie 8, au sein (partie 2.1) de l'article « Functioning of the planktonic ecosystem of the Rhone River plume (NW Mediterranean) during spring and its impact on the carbon export: a field data and 3-D modelling combined approach » soumis à Biogeosciences Discussion (2010). Ce modèle a été développé lors du séjour post-doctoral de Caroline Ulses au NIOO (Pays-Bas) en collaboration avec Karline Soetaert et Frédéric Diaz (LOPB). Les paramètres du modèles sont présentés en Annexe A ; en noir apparaissent les paramètres utilisés pour la modélisation au large (parties V et VI), en rouge sont mentionnés les paramètres modifiés pour la représentation des assemblages planctoniques du panache du Rhône (partie IV). Un schéma conceptuel de sa structure et des différents processus reliant les compartiments est présenté sur la figure 6. La complexité d'une telle structure s'explique par la grande variété de statuts trophiques observés sur la région d'étude. De la variabilité saisonnière au gradient de nutriments marqué entre zones hauturière et côtière sous l'influence du Rhône, l'azote, le phosphore ou le silicium peuvent tour à tour être limitant sur le bassin de Méditerranée nord-occidentale (Leblanc et al., 2003). Les déficits successifs ou même simultanés en sels nutritifs peuvent non seulement modifier la structure des communautés planctoniques (*e.g.* Dickman et al., 2008) mais aussi entraîner des modifications importantes de la composition interne des organismes en les éloignant des rapports élémentaires de Redfield (Christian, 2005). Ces altérations de la composition interne des organismes peuvent avoir ensuite des conséquences sur la composition des particules sédimentant vers le fond, *i.e.* finalement sur la quantité et/ou la forme de carbone exporté (Christian et al., 1997). Pour toutes ces raisons, le choix a été fait d'utiliser un modèle biogéochimique non-redfieldien dans lequel la composition interne des organismes phytoplanctoniques peut évoluer en fonction des nutriments disponibles (osmotrophes). Le modèle est « fermé » très simplement par une prédation à taux constant appliquée à l'échelon trophique supérieur du modèle (mésozooplancton).

Une calibration de ce modèle a été effectuée par Ulses et al. (2011, in prep) afin de représenter la dynamique biogéochimique des écosystèmes planctoniques au large. Nous avons d'une part adapté cette calibration « large » afin de représenter

spécifiquement l'écosystème planctonique au sein du panache fluvial du Rhône et du plateau continental du Golfe du Lion (Partie IV). Ensuite, nous avons utilisé la calibration de Ulses et al. (2011, in prep) pour mener une étude focalisée sur la dynamique des écosystèmes planctoniques au large et de la pompe biologique en Méditerranée nord-occidentale (Partie V).

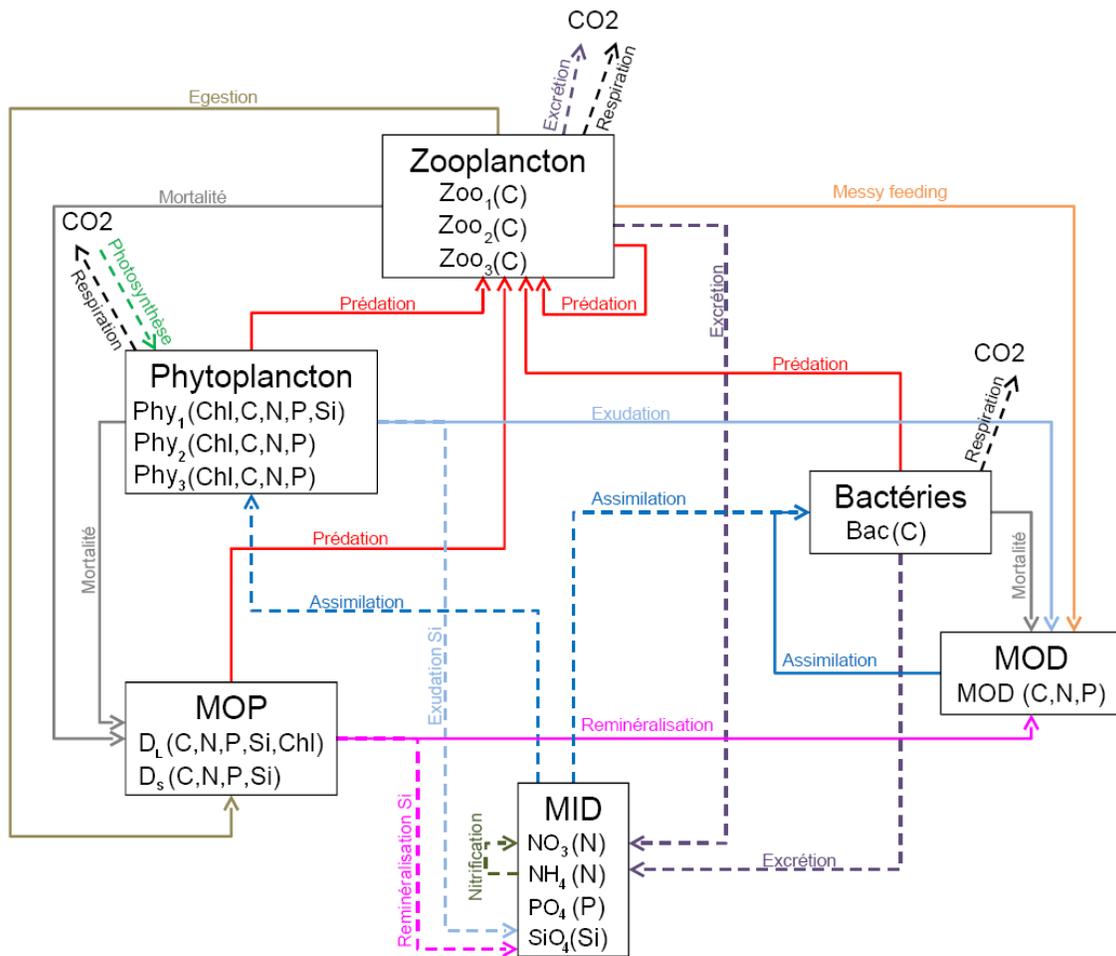


Figure 6. Schéma conceptuel de fonctionnement du modèle biogéochimique (modifié d'après Herrmann, 2010).



IV. Modélisation des écosystèmes du panache du Rhône et du golfe du Lion



7. Résumé de l'article

L'Océan côtier, avec la proximité des fleuves, est caractérisé par d'importants apports en éléments nutritifs et matériel organique. Lieux d'une intense productivité biologique (Gregoire et al., 2004 ; Zhou et al., 2008 ; Lohrenz et al., 2008), ces régions océaniques contribuent ainsi à la transformation du matériel d'origine continental qui sera ensuite séquestré sur place ou exporté vers l'océan ouvert (Gao et Wang, 2008 ; Cai, 2011). Les variabilités naturelles des apports continentaux et de l'environnement hydrodynamique contrôlent le développement planctonique. A ces variabilités à hautes fréquences se surimposent aujourd'hui la modification anthropique des apports continentaux ainsi que le changement climatique observé (IPCC, 2007), qui peuvent aussi impacter plus ou moins directement les écosystèmes planctoniques. L'interaction entre l'ensemble de ces facteurs ayant des fréquences d'occurrence différentes va générer des liens complexes entre environnement hydrodynamique et écosystèmes. Ces relations doivent être mieux comprises qu'elles ne le sont aujourd'hui si l'on veut mieux comprendre le cycle du carbone à l'interface fleuve/océan.

Le panache du Rhône est une structure de dilution (ROFI pour Region Of Freshwater Influence, Simpson, 1997) qui dépend d'un équilibre entre la flottabilité de l'eau douce et son mélange avec les eaux marines environnantes sous l'effet du vent et des vagues. Un certain nombre de campagnes océanographiques ont documenté le fonctionnement des écosystèmes planctoniques le long du gradient de salinité (*e.g.* Naudin et al., 1997 ; Pujo-Pay et al., 2006). Ainsi, il a été démontré que la distribution en salinité pouvait tout aussi bien limiter ou favoriser la productivité phytoplanctonique (Naudin et al., 2001). En conditions spécifiques de vent, on observe sur le golfe du Lion la formation de lentilles d'eau dessalée qui peuvent être transportées loin de l'embouchure. De telles structures sont apparues bénéfique à la productivité biologique et au développement du phytoplancton de grande taille. Récemment, Diaz et al. (2008) émettaient l'hypothèse d'une capacité de ces lentilles à transférer du carbone organique au-delà du plateau continental. De plus, les eaux capturées au sein de ces lentilles s'enrichissent en phosphate par rapport au nitrate en raison d'une modification progressive de la structure du réseau microbien. Par conséquent, ces lentilles joueraient un rôle fertilisateur dans une région où le déficit en phosphore par rapport à l'azote peut s'observer dès la fin de la période hivernale (Diaz et al., 2001).

Le rôle de telles structures dans la transformation et le transfert de matière organique doit être déterminé de manière plus précise, afin d'évaluer leur capacité réelle à exporter la matière organique hors du plateau et donc leur impact sur le bilan de carbone sur le golfe du Lion. Dans le but d'explorer les questions précédentes, une campagne océanographique a opéré un suivi lagrangien de lentilles d'eau dessalée en mai 2006 (BIOPRHOFI). Une analyse de ces observations a d'abord été effectuée et confrontée à l'état actuel des connaissances. Elle a ainsi permis de corroborer un schéma de fonctionnement de lentille d'eau dessalée proposé par Diaz et al. (2008). La représentation de la forte productivité biologique observée au sein d'une lentille d'eau dessalée est par ailleurs un excellent exercice de modélisation réaliste. Une calibration spécifique des paramètres du modèle biogéochimique dédiée aux écosystèmes de panaches fluviaux a été proposée et validée à partir des données *in situ* BIOPRHOFI. La réponse des différentes communautés planctoniques à la spécificité des apports du Rhône a été prise en considération, en particulier le déséquilibre entre la quantité de phosphate et celle du nitrate et les rapports internes N:P correspondant dans les organismes phytoplanctoniques.

Par cette approche, nous avons finalement pu évaluer le rôle des communautés planctoniques sur le dépôt de carbone organique particulaire (POC) au sein du golfe du Lion. Pour cela, nous avons choisi la période du 1^{er} avril au 15 juillet 2006. Au cours de cette période de fin de printemps marquée par des pics de débit du Rhône, la zone de dépôt du matériel organique particulaire est identifiée proche de l'embouchure du Rhône puis vers l'ouest en suivant la côte, en accord avec des observations sédimentologiques (Durrieu de Madron et al., 2000). Le dépôt moyen de POC sur l'ensemble du plateau est estimé par le modèle entre 40 et 80 mgC/m²/d. Les détritiques organiques participent majoritairement au dépôt de POC (82-92%), la contribution des organismes vivants (microphytoplancton dans le modèle) restant inférieure à 17%.

Une étude de sensibilité aux apports de matière organique particulaire (POM) dans les eaux du Rhône a permis d'estimer que la contribution des apports terrestres de POC au dépôt total de POC sur le plateau du Golfe du Lion est au maximum de 17% sur la période choisie. La zone principale de dépôt du POC terrestre est localisée sur la zone du prodelta. Au contraire, une influence remarquable des processus biologiques liés à la productivité marine par le plancton est mise en évidence plus au large au sein du plateau continental (entre 60 et 80 m de profondeur). Une rétroaction entre zooplancton et contenus en matière organique particulaire dans la colonne d'eau

pourrait expliquer un contrôle du dépôt de POC par le zooplancton : les apports de POM terrestre favoriseraient le développement d'organismes vivants. A travers le processus de prédation par les échelons trophiques zooplanctoniques, les apports de POM terrestre favoriserait la rétention de matière organique au sein du réseau trophique (Dagg et al., 2004), limitant le dépôt de POC sur le plateau du Golfe du Lion. Le dépôt serait par conséquent dépendant du développement des communautés zooplanctoniques. En favorisant le développement de phytoplancton de grande taille, les lentilles d'eau dessalée pourraient paradoxalement avoir un impact négatif sur le dépôt de POC. De la même manière, les pics de débits du Rhône augmenteraient finalement le gradient de dépôt de POC entre le prodelta et les zones du large sur le Golfe du Lion. Les éléments biogéniques du Rhône seraient alors exportés par advection au-delà du golfe du Lion vers le large et le plateau Catalan, sous forme d'organismes zooplanctoniques.

8. Article accepté dans la revue Biogeosciences

Référence dans Biogeosciences : P. A. Auger, F. Diaz, C. Ulses, C. Estournel, J. Neveux, F. Joux, M. Pujo-Pay, and J. J. Naudin, Functioning of the planktonic ecosystem of the Rhone River plume (NW Mediterranean) during spring and its impact on the carbon deposition: a field data and 3-D modelling combined approach, Biogeosciences, 8, 3231-3261, doi:10.5194/bg-8-3231-2011, 2011.

Functioning of the planktonic ecosystem on the Gulf of Lions shelf (NW Mediterranean) during spring and its impact on the carbon deposition: a field data and 3-D modelling combined approach

P. A. Auger¹, F. Diaz², C. Ulses¹, C. Estournel¹, J. Neveux³, F. Joux³, M. Pujo-Pay³, and J. J. Naudin³

¹Laboratoire d'Aérodologie (LA), UMR5560, CNRS – Université de Toulouse, UPS, 14 avenue Edouard Belin, 31400 Toulouse, France

²Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique (LOPB), CNRS – Aix-Marseille Université, Campus de Luminy, 13288 Marseille, France

³Laboratoire d'Océanographie MICrobienne (LOMIC), CNRS – Université Paris 6, Observatoire Océanologique, BP 44, 66650 Banyuls/Mer, France

Received: 5 October 2010 – Published in Biogeosciences Discuss.: 14 December 2010

Revised: 30 September 2011 – Accepted: 12 October 2011 – Published: 11 November 2011

Abstract. A coupled hydrodynamic-biogeochemical modelling is developed to address main mechanisms that drive the particulate organic carbon (POC) deposition in the Gulf of Lions (NW-Mediterranean). Low-salinity water (LSW, salinity <37.5) lenses detached from the Rhone River plume under specific wind conditions tend to favour the biological productivity and provide a good opportunity for validating a planktonic ecosystem modelling. A specific calibration dedicated to river plume ecosystems is then proposed and validated using in situ measurements within such LSW lens (BIOPRHOFI cruise – May 2006) and on the Gulf of Lions. During spring 2006, the POC deposition is maximal on the prodelta area and within the coastal area in the Gulf of Lions. Organic detritus mostly contribute to the total POC deposition (82–92 %) whereas the contribution of living organisms (microphytoplankton) appears lower than 17 %. Exploring both influences of terrestrial inputs from the Rhone River and planktonic ecosystems on the POC deposition on the shelf, we estimated that the contribution of terrestrial POM inputs to the total POC deposition is lower than 17 % at the shelf scale during the study period, with maxima during peak discharges of the Rhone River. The main deposition area of terrestrial POC is found in the vicinity of the river mouth in agreement with sediment data. On the other hand, a remarkable influence of marine biological processes on the POC deposition is highlighted further on the shelf (from 60 to 80 m depth). A tight feedback between zooplankton and POM contents in the water column is proposed to explain

the control of POC deposition by zooplankton: terrestrial POM inputs would favour the development of living organisms through photosynthesis and grazing processes increasing the retention of organic matter within the food web. By favouring the development of large-sized zooplankton, LSW lenses may have paradoxically a negative impact on the carbon deposition on the shelf. In the same way, peak discharges of the Rhone River finally increase the gradient of POC deposition between the prodelta and the offshore area in the Gulf of Lions. The biogenic elements from the Rhone River are then exported further offshore through advection of zooplankton communities on the Gulf of Lions shelf.

1 Introduction

River-dominated continental margins are characterized by large supplies of inorganic nutrients and organic materials that support high biological productivity (Lohrenz et al., 2008; Dagg et al., 2004). In such coastal zones, physical processes and plankton dynamics control the storage and transformation of terrestrial materials onto continental shelves towards the open sea (Green et al., 2006; Gao and Wang, 2008; Dagg et al., 2008). Besides high organic carbon deposition that occurs on the continental shelf, physical processes also induce an organic carbon export to the open sea. Each river-shelf-ocean system differs from the others, depending on the river inputs variability, anthropogenic impact, and dynamic and topographic physical environment. Moreover, the ongoing climate change may modify the atmospheric forcing and river runoffs, altering ecosystems and biological processes not necessarily in balance (Dagg et al., 2004). Conceptually,



Correspondence to: P. A. Auger
(pierre-amael.auger@aero.obs-mip.fr)

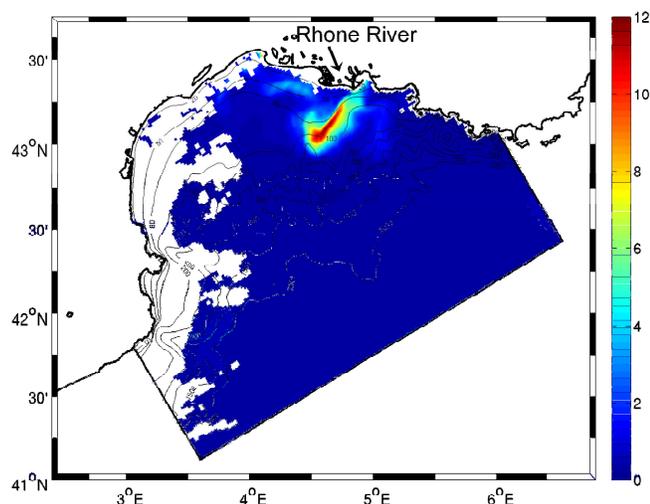


Fig. 1. Chlorophyll-*a* concentration (mgChl m^{-3}) from MODIS data on 19 May 2006.

the organic carbon buried in shelf sediments is made of living phytoplankton and organic detritus of both terrestrial and marine origin, such as dead planktonic cells and zooplankton fecal pellets. An evaluation of the different mechanisms that drive the fate of organic carbon within a continental shelf are then needed to account for potential changes in the carbon cycling at the river-sea connection.

The Rhone River is the major freshwater source of the Mediterranean Sea with runoffs $\sim 1750 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ in average (Naudin et al., 1997), which currently makes the Gulf of Lions the most river-impacted coastal area of the Mediterranean Sea. Furthermore, extremes of precipitation and of river flow on the French Mediterranean area are likely to be modified in the future due to Climate Change (Quintana-Seguí et al., 2011). The current morphology of the Gulf of Lions results from sediment deposits since the last level rise ($\sim 20\,000$ yr ago). At this long time scale, Got and Aloisi (1990) estimated that 70 % of particulate matter inputs are buried on the shelf whereas 30 % are transported toward the slope and the open sea. Moreover, the fate of organic carbon in the Gulf of Lions has already been addressed by a compilation of sediment data representing different space and time scales (Durrieu de Madron et al., 2000). In this study, an alternative three-dimensional biogeochemical modelling is used to further investigate the dynamics of plankton ecosystem and transport of particulate organic matter on the Gulf of Lions shelf.

The Rhone River freshwater plume forms an extended dilution zone (Morel and André, 1991; Estournel et al., 2001), which has been defined as a region of freshwater influence (ROFI) by Simpson (1997). Accounting for the ROFI's characteristics, field surveys have been performed to understand the ecosystem functioning along the salinity gradient (Lefevre et al., 1997; Naudin et al., 1997, 2001; Pujo-Pay

et al., 2006). Under specific wind conditions, low-salinity water (LSW) can, for instance, accumulate on the shelf to form confined structures (LSW lenses) propitious for high biological productivity, as shown by TChl-*a* satellite images (Fig. 1), and for blooms of large-sized phytoplankton (Diaz et al., 2008). Precise biogeochemical measurements were performed in May 2006 within such LSW lenses and further on the Gulf of Lions (BIOPRHOFI – BIOlogical Processes in the RHOne Freshwater Influence, see Fig. 2). They provide an opportunity for validating an ecosystem model specifically dedicated to the Rhone ROFI system.

The objective of this paper is to improve our understanding of the mechanisms which control the deposition and export of particulate organic carbon (POC) in the Gulf of Lions. The first section of this paper presents the modelling tool used to carry out this study, with special attention being paid in the model calibration to the more and more severe phosphorus limitation (Ludwig et al., 2009) due to modifications of the Rhone River nutrients inputs impacting the plankton ecosystem productivity in the Gulf of Lions (Diaz et al., 2001). The second section details a robust validation of the ecosystem model actually performed using BIOPRHOFI data. The third section describes the organic carbon deposition during spring 2006 and the results of a sensitivity analysis to Rhone River inputs of particulate organic matter. Discussing the latter results, the fourth section focuses on the mechanisms driving the organic carbon deposition in the Gulf of Lions and the precise role of planktonic ecosystems.

2 Material and methods

2.1 Model description

2.1.1 Three-dimensional hydrodynamic model

The three-dimensional (3-D) primitive equations, sigma-coordinate, free surface SYMPHONIE hydrodynamic model used in this work was described in detail by Marsaleix et al. (2008). This model has been primarily used to describe the dynamics of the Rhone River plume and its response to wind forcing (Estournel et al., 1997, 2001; Marsaleix et al., 1998), and also succeeded in reproducing the coastal circulation in the Gulf of Lions (Estournel et al., 2003; Petrenko et al., 2008).

A strategy of embedded models is applied so as to represent small-scale hydrodynamic and biogeochemical processes within the Rhone River plume and the Gulf of Lions shelf: a 1.5-km resolution model of the Gulf of Lions is forced at its boundaries by a 3-km resolution modelling of the North-Western Mediterranean region (Fig. 2a). The sigma coordinate system (40 levels) is refined near the surface to represent the sharp vertical salinity gradient associated to the plume. A Lax-Wendroff advection scheme for biogeochemical tracers (James, 1996) is also preferred to catch the strong

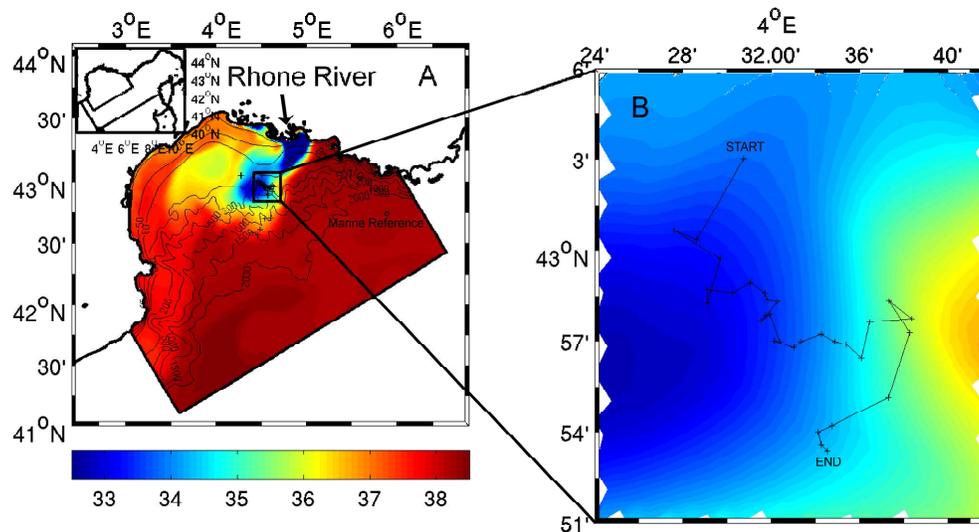


Fig. 2. Illustration of the embedded strategy (in the top left insert) and localization of the BIOPRHOFI stations (black dots) and the marine reference (black circle) on a salinity field simulated on 21 May 2006 (A). Zoom on the trajectory sampled in the LSW lens (B) from START to END station.

gradients between freshwater plume and surrounding marine water, as observed from space on the chlorophyll contents (e.g. see Fig. 1).

2.1.2 Ecosystem model

The ecosystem model used in this study is built to represent the ecosystem dynamics' complexity of the North-Western Mediterranean Sea and includes 34 state variables (Fig. 3). This model can be considered as a multi-nutrient and multi-plankton functional types model (Le Quéré et al., 2005) since the biogeochemical cycle dynamics of several biogenic elements (carbon, nitrogen, phosphorus, and silica) and several pelagic plankton groups are simulated. Le Quéré et al. (2005) defined a set of key plankton functional types (PFT) that have to be included in ocean biogeochemistry models to capture important biogeochemical processes in the ocean. Thus, the structure of the model, and precisely the composition of PFT, has been chosen following a thorough analysis of the available experimental knowledge on the biogeochemical functioning of the NW Mediterranean Sea (e.g. Ferrier-Pagès and Rassoulzadegan, 1994; Christaki et al., 1996; Vidussi et al., 2000; Diaz et al., 2001; Avril, 2002; Marty et al., 2002; Moutin et al., 2002; Thingstad and Rassoulzadegan, 1995; Gaudy et al., 2003; Gomez and Gorsky, 2003; Leblanc et al., 2003; Pujó-Pay and Conan, 2003; Charles et al., 2005), as well as previous modelling studies (Tusseau et al., 1997; Babin et al., 2003; Levy et al., 1998; Lacroix and Grégoire, 2002; Raick et al., 2005, 2006). Resulting from this analysis, the model compartments are described below.

Three compartments of autotrophs from the smallest to the largest are accounted for: (1) pico-autotrophs, mainly *Synechococcus* (0.7–2 μm , Phy₁ in the model); (2) nanophy-

toplankton (2–20 μm , Phy₂ in the model) that dominate the biomass of phytoplankton assemblages for most of the year (Marty et al., 2002; Marty and Chiavérini, 2010) – this compartment is an assemblage of heterogeneous taxonomic composition (for example autotrophic dinoflagellates); and (3) microphytoplankton community (20–200 μm , Phy₃ in the model) largely dominated by phytoplankton silicifiers (mainly diatoms) that can punctually contribute to a significant part of primary production and biomass during spring bloom in the NW Mediterranean Sea (Marty et al., 2002; Marty and Chiavérini, 2010). The main functional role of the latter group lies in their ability to contribute to matter export directly through direct shell and indirectly through fecal pellets sedimentation (via copepods grazing).

Four compartments of heterotrophs from the smallest to the largest ones are considered: (1) picoheterotrophs (mainly bacteria, 0.3–1 μm , Bac in the model) that implicitly remineralize dissolved organic matter and can compete, in some special circumstances, with small phytoplanktons for inorganic nutrients; (2) nanozooplankton (5–20 μm , mainly bacterivorous flagellates and small ciliates, Zoo₁ in the model) that consume the small phytoplankton group (<2 μm) and bacteria; (3) microzooplankton (20–200 μm , mainly most of ciliates groups and large flagellates, Zoo₂ in the model) having characteristics (growth, ingestion rates...) close to the previous group but their preys spectrum being wider especially with potential consumption of microphytoplankton; and (4) mesozooplankton (>200 μm , mainly copepod groups but also including amphipods, Zoo₃ in the model) grazing on the largest categories of plankton (>20 μm , microphytoplankton and microzooplankton) and producing fast-sinking fecal pellets.

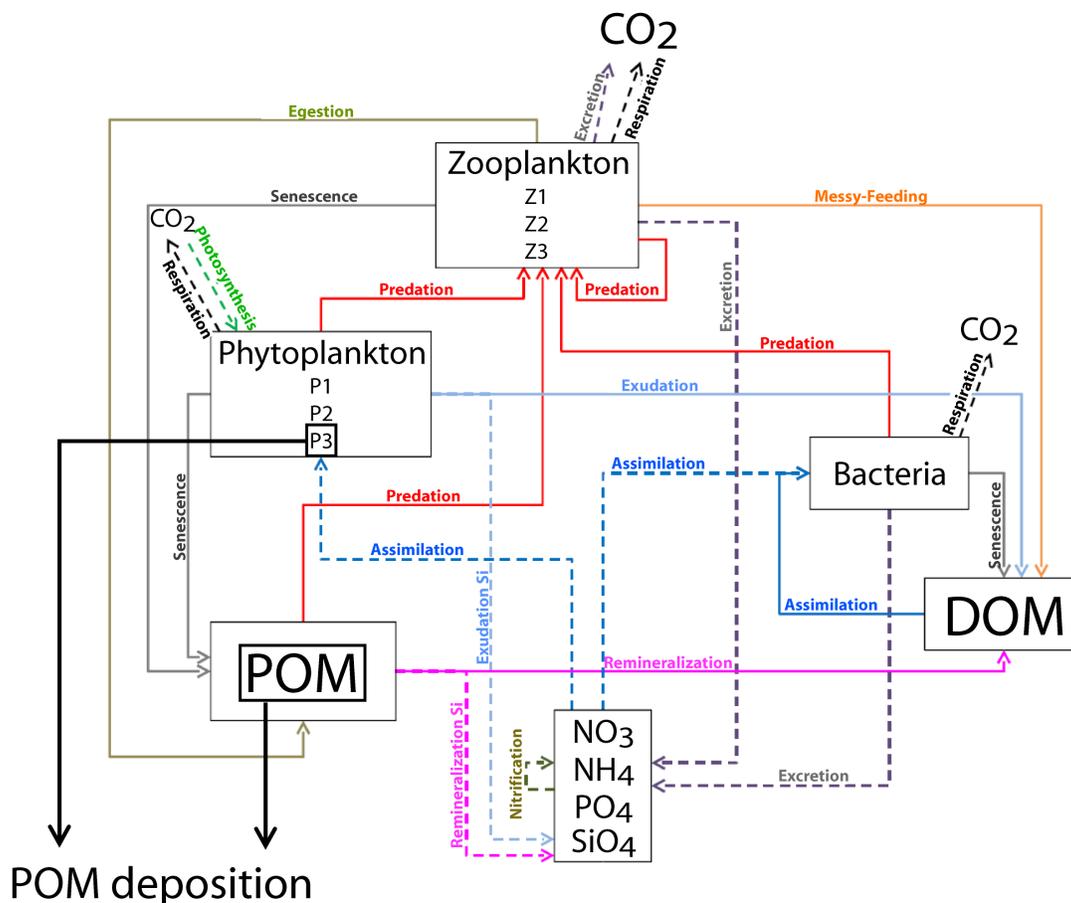


Fig. 3. Diagram of the ecosystem model indicating the biogeochemical interactions between the different compartments and the variables that participate to particulate organic matter deposition. Adapted from Herrmann (2010).

Four dissolved inorganic nutrients are considered. For nitrogen, nitrate and ammonium (Nut_1 and Nut_2 in the model) are distinguished, owing to their differential and high supplies by rivers as well as their distinct roles in the functioning of pelagic ecosystem (new vs. regenerated production). Dissolved inorganic phosphorus considered as phosphate (Nut_3 in the model) plays an important role in the control of the primary productivity at some periods of the year (Diaz et al., 2001; Marty et al., 2002). Silicate (Nut_4 in the model) is also considered as it can punctually (e.g. at the end of bloom) limit the diatoms growth (Leblanc et al., 2003).

Dissolved organic matter (DOM, under the forms of C, N, and P) is considered in the model as it is consumed by heterotrophic bacteria and for its importance in exported production (e.g. process of seasonal accumulation) in the NW Mediterranean Sea (Pujo-Pay and Conan, 2003). However, its potential consumption by the phytoplankton (Pujo-Pay et al., 2006) is not taken into account by the model. Particulate organic matter (POM, under the forms of C, N, P, Si, and chlorophyll) is divided in two size classes (small $<50 \mu\text{m}$ and large $>50 \mu\text{m}$, Det_s and Det_L , respectively, in the model), differentiated by their sinking velocity.

A realistic modelling of the Rhone River plume ecosystem has to account for the effects of terrestrial material inputs on marine ecosystem dynamics. Particulate inorganic matter (PIM) and coloured dissolved organic matter (CDOM) have been shown to contribute significantly to the absorption of light irradiance within the first upper metres of the ocean, all the more in such a river-influenced environment (Babin et al., 2003). A parameterization of the effect of PIM water content on the light absorption (Babin et al., 2003) was then added into the light module of the coupled model (Eq. B2). A contribution of CDOM absorption was furthermore introduced from in situ optical measurements (Para et al., 2010) in the Rhone River (Eq. B2).

List of abbreviations of the state variables and biogeochemical processes are given in Tables A1 and A2, respectively. Equations for the biogeochemical rates of change of the state variables and for the biogeochemical fluxes are presented in Tables A3 and A4, respectively. Model parameters are finally given in Tables A5 and A6.

2.1.3 Rhone River inputs

Rhone River inputs of organic and inorganic material were daily monitored in Arles, about 50 km upstream the river mouth, from November 2005 to December 2006. This data set actually provides daily river runoffs as well as nitrate, phosphate, silicate, and particulate inorganic matter inputs (P. Raimbault, personal communication, 2009). Moreover, monthly observations of ammonium and dissolved organic carbon (DOC) inputs were performed by the French “Système d’Information sur l’eau du bassin Rhône-Méditerranée” (<http://www.rdbmrc.com/cartordbrmc/>).

Dissolved organic nitrogen (DON) and phosphorus (DOP) inputs were deduced considering average constant ratios, respectively, of DOC:DON = 19.4 (± 14.1) and DOC:DOP = 325.3 (± 195.9) calculated from daily measurements in the Rhone River in 2007–2008 (P. Raimbault, personal communication, 2009), knowing that these ratios are rather high during high river discharge. Particulate organic carbon (POC) inputs were estimated from an empirical linear relationship evidenced with Rhone River runoffs (Sempéré et al., 2000), and arbitrarily partitioned between small and large-sized particles considering a domination of dead microalgae (respectively, 90 % and 10 % of total). Particulate organic nitrogen (PON) and phosphorus (POP) inputs were then deduced considering average constant ratios POC:PON = 11.3 (± 6.6) and POC:POP = 106.9 (± 68.6) measured in the Rhone River in 2007–2008 (P. Raimbault, personal communication, 2009). Large-sized particulate organic silica (POSi) inputs were fixed equal to large particulate organic nitrogen inputs, considering that the pool of freshwater microalgae is dominated by diatoms. Particulate chlorophyll detritus inputs to the open sea, resulting from the osmotic lyses of freshwater phytoplankton species at the river mouth, were finally fixed at a constant value measured in the Rhone ($\sim 3.7 \text{ mgChl m}^{-3}$; Moutin et al., 1998).

2.2 From in situ data to model calibration

2.2.1 Hydrodynamic framework during the BIOPRHOFI cruise

A field study focused on LSW lenses located off the Rhone River mouth was carried out on board the French R/V *Le Suroît* during the BIOPRHOFI cruise (BIOlogical Processes in the RHOne Freshwater Influence – 14–28 May 2006). A lagrangian sampling strategy aimed at studying the evolution of the planktonic ecosystem inside LSW lenses detached from the Rhone River plume. A sub-surface Holey-sock buoy, drifting between 5 and 15 m depth, was thus tracked during 107 h (Fig. 2b) covering an area of about 70 square miles ($42^{\circ}53'–43^{\circ}03' \text{ N}$ and $4^{\circ}28'–4^{\circ}39' \text{ W}$). Along this tracking, CTD profiles (SBE9/11+) were performed hourly and samples were collected using the CTD-rosette system every 2, 6, or 12 h, depending on the parameters considered.

Additional stations were also sampled further on the Gulf of Lions shelf and slope (Fig. 2a).

During the BIOPRHOFI cruise, the daily Rhone River outflow ranged from 1239 to 2292 $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ with a 3-day peak discharge of over 2200 $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ from 20–22 May 2006. Low values of salinity firmly confirm the sampling of a LSW lens. According to all the salinity profiles operated hourly during the tracking, two layers have been distinguished in the sampled LSW: the surface layer, about 5 m thick with salinity lower than 36.6; and the underlying sub-surface layer, which can extend down to 35 m depth with salinity ranging from 36.6 to 38.25. Deeper, marine water is characterised by a regular increase in salinity with depth up to 38.52 at 200 m depth.

2.2.2 Biogeochemical analysis of BIOPRHOFI data

All details on the sampling technique, hydrological data acquisition (salinity and temperature), and measurements of nutrients (NO_3 , NH_4 , PO_4 , and Si), dissolved organic carbon (DOC), total chlorophyll-*a* (TChl-*a*, sensu Neveux and Lantoiné, 1993), as well as bacterial abundance and activity are fully described in Joux et al. (2009). HPLC pigment analyses (chlorophylls, carotenoids) were also performed on some samples according to the method of Zapata et al. (2000). These analyses enabled assessment of the TChl-*a* biomass of three size groups of phytoplankton (pico-, nano-, and microphytoplankton according to the average size of the cells) from the pigment grouping methodology proposed by Claustre (1994) and Vidussi et al. (2001), and recently improved by Uitz et al. (2006). These in situ phytoplankton biomasses can then be compared to the three aforementioned phytoplankton size classes (Phy₁, Phy₂, and Phy₃) represented by the model. In the same way, an analysis of heterotrophic flagellates and ciliates activity and biomass observed during the cruise is presented by Christaki et al. (2009), and integrated biomass of copepods were measured by D. Bonnet (personal communication, 2009), allowing the comparison of zooplankton model outputs (resp. Zoo₁, Zoo₂, and Zoo₃) with in situ measurements.

As shown by Naudin et al. (2001), dilution plots representing salinity against nutrients, dissolved organic matter (DOM), and elemental ratios can provide relevant indications on the biogeochemical characteristics and functioning of such LSW lenses (Figs. 4 and 5). In such figures, a slope line represents the theoretical dilution of river materials in marine water calculated from measurements in the Rhone River (Salinity = 0) and in marine water (black cross). A deviation from this slope line indicates the influence of biogeochemical processes.

All along the buoy tracking (Fig. 2b), the stations sampled in the surface layer (0–5 m) exhibit a large decrease in nitrate by a factor of 10 during the dilution of LSW lens in marine water (Fig. 4). Moreover, nitrate and silicate are consumed in a rather constant ratio, which suggests the development of

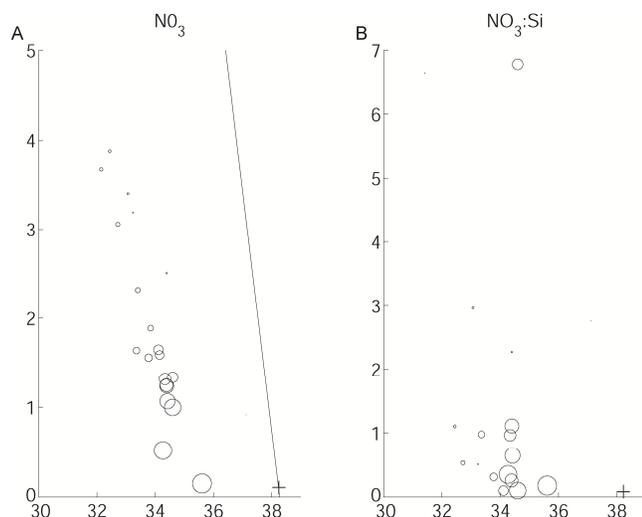


Fig. 4. Nitrate concentrations (**A** – mmolN m^{-3}) and nitrate:silicate ratio (**B** – mmolN mmolSi^{-1}) vs. salinity in the surface layer (0–5 m) within LSW lens. Black cross indicates the marine reference. The size of the open circles increases along the trajectory (smallest open circle = beginning of the trajectory, largest open circle = end of the trajectory). The slope line is a theoretical dilution line accounting for a simple dilution of freshwater into marine water without any interaction of biological processes (see Naudin et al., 2001). A deviation from this slope line indicates the influence of biogeochemical processes. Values of nutrients under the detection limit are set to the detection limit.

siliceous phytoplankton in the LSW lens at the surface, as observed by Diaz et al. (2008) in a similar environment. On the contrary, a weaker subsurface (5–50 m depth) development of diatoms (not shown) could be due to a lower nutrients and light availability. While depleted at the beginning of the trajectory, phosphate contents at the surface increase by a factor of 6 (Fig. 5), which suggests an increasing trend of the recycling flux relative to that of uptake during the buoy tracking, already observed by Diaz et al. (2008). This seems to be corroborated by an opposite evolution of the DOC and phosphate contents (Fig. 5), which indicates a DOC uptake by heterotrophic bacteria actually enabled by phosphate availability in the surface layer. A decrease in bacterial production at the surface all along the trajectory (not shown) finally suggests a strong top-down control by ciliates and heterotrophic flagellates on bacteria and small size phytoplankton. Such control mainly exerted by mixotrophs, as shown by Christaki et al. (2009), may also explain why a decrease of $\text{NO}_3:\text{NH}_4$ is everywhere observed in the lens and whatever the measured salinity (not shown). Indeed, the top-down control on bacteria and small size phytoplankton may favour the development of large phytoplankton, explaining an important consumption of nitrate along the trajectory.

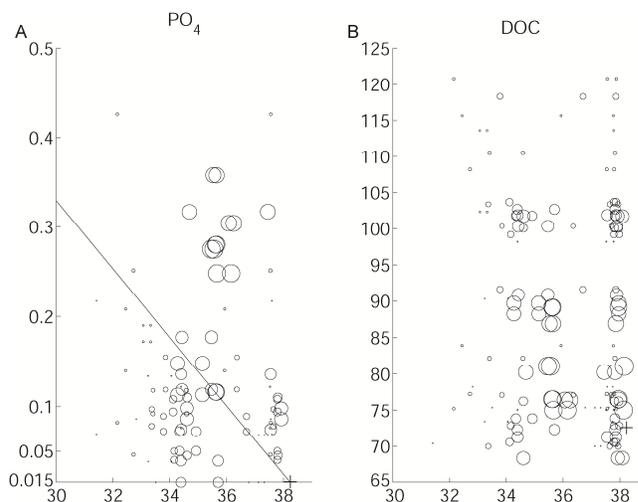


Fig. 5. Phosphate (**A**) and DOC (**B**) concentrations (resp. mmolP m^{-3} and mmolC m^{-3}) vs. Salinity in the surface layer (0–5 m) within LSW lens. Black cross, size of open circles, and signification of the slope line are described in Fig. 4.

High surface concentrations of microphytoplankton defend the latter assumption (Fig. 6). This was confirmed by additional analyses providing the total chlorophyll-*a* contents in the $<3\ \mu\text{m}$ and $>3\ \mu\text{m}$ fractions for some samples. In the 0–5 m freshwater layer, the $>3\ \mu\text{m}$ fraction represents 82–95 % of the total. The total phytoplankton biomass is thus generally dominated by the microphytoplankton class, which represents 70 to 90 % of the total (Fig. 6). Nanophytoplankton biomass is also higher than that of picophytoplankton, which however exhibits non-negligible values regarding the high nutrient environment of sampling. At the subsurface (not shown), the phytoplankton biomass is also generally dominated, but to a lower extent, by microphytoplankton and nanophytoplankton. Besides, a global decrease of the microphytoplankton biomass is observed during the dilution of LSW lens in marine water (Fig. 6). This somehow suggests an increasing competition between phytoplankton species for resources in an almost nutrient-depleted environment at the end of the trajectory (Fig. 4). On the whole, the total chlorophyll-*a* contents are then found anti-correlated to salinity (Pearson's correlation coefficient of -0.89 , $p < 0.01$). Significant anti-correlation are also found between each phytoplankton size class and salinity (Table 1) and besides increasing with the plankton size, in agreement with the usual observation of more abundant large-sized phytoplankton in high nutrient and low salinity environment (Sarhou et al., 2005). On the other hand, the proportions of each phytoplankton size class to the total biomass are not correlated to salinity, suggesting that the structure of the plankton community is not constrained by dilution (e.g. Table 1).

The analysis of the BIOPRHOFI data set confirms some previous observations and a hypothesis proposed to explain

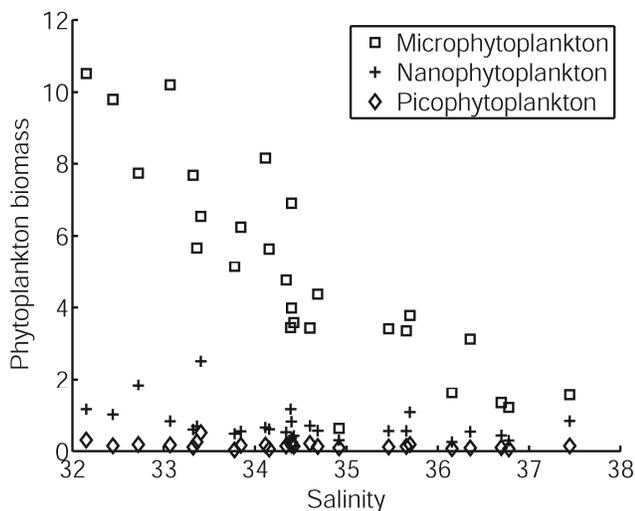


Fig. 6. Chlorophyll concentration in the surface layer (0–5 m) by phytoplankton size class (mgChl m^{-3}) vs. salinity along the BIO-PRHOFI trajectory in the LSW lens (see Fig. 2b).

the biogeochemical and ecological characteristics of LSW lenses (Diaz et al., 2008). Depending on wind conditions, these diluted water masses can detach from the river plume and evolve sometimes over hundreds of kilometres south-westward as shown by satellite images (Bosc, 2002). Considering that such LSW lenses have also been observed in other ROFIs through field data or remote sensing observations (Schumacher et al., 1993; Gilbes et al., 2002; Ressler and Jochens, 2003), the present data set is an opportunity for building and validating beyond the Gulf of Lions a biogeochemical modelling of the planktonic ecosystem dynamics for such marine environment.

2.2.3 Calibration of the ecosystem model

Several recent biogeochemical modelling works of the Mediterranean Sea and Black Sea ecosystems exhibit significant phytoplankton biomass underestimations in coastal nutrient-rich zones, while the phytoplankton fields simulated offshore in both basins are in better agreement with remote sensing observations: see, for example, the Pô River dilution zone in the Adriatic Sea (Polimene et al., 2006) and that of the Danube River in the Black Sea (Grégoire et al., 2004). The main reason for such performances invoked in these studies is the use of parameters rather unadapted to such nutrient-rich environments. To avoid this bias, a set of parameters specially dedicated to the Rhone River plume environment has been designed considering the plume-specific diversity of plankton communities (e.g. bold parameters in Table A5) as well as the high but unbalanced nutrient inputs from the river (Moutin et al., 1998; Bianchi et al., 1999; Joux et al., 2005; Ludwig et al., 2009).

A first characteristic concerns the macro-nutrient availability in river freshwater and the corresponding N:P ratios in marine phytoplankton. Nutrient measurements in the Rhone River from November 2005 to December 2006 (P. Raimbault, personal communication, 2009) reported DIN:DIP ratios always higher than 34.8 (86.9 in average), suggesting a strong phosphate control of the biological activity near the river mouth. In such P-limited conditions, very fast P turnover rates or regeneration rates might allow phytoplankton to take up and store additional N in excess of the Redfield ratio without increasing the algal biomass (Yin et al., 2004). In this context, the maximal N:C and P:C quotas were chosen high and low, respectively, for all phytoplankton size classes. Earlier phosphate consumption by bacteria rather than phytoplankton was observed close to the river mouth (Cotner and Wetzel, 1992; Pujó-Pay et al., 2006), bacterioplankton also taking advantage of a large supply in DOC. As a consequence, the maximal P:C quota was chosen higher for bacteria than for phytoplankton.

Although experimental estimations of half-saturation constant for phosphate-uptake by phytoplankton remain scarce, Timmermans et al. (2005) reported values between 0.014 and 0.094 mmol m^{-3} for picophytoplankton. Furthermore, Tyrrell and Taylor (1996) used values of 0.05 and 0.1 mmol m^{-3} (resp. for *Emiliania huxleyi* and diatoms) in a modelling study of the NE Atlantic. To represent a drastic P-limitation of phytoplankton assemblage, half-saturation constants for phosphate uptake were fixed one order of magnitude above those of the aforementioned literature, while that of bacteria was set at an average value (Thingstad, 2005). Moreover, the model of Geider et al. (1998) used in the photoacclimation module of our model shows Chl:N internal ratios increasing with decreasing growth rates. Thus, the Chl:N maximal quotas were chosen increasing from pico- to nano- and microphytoplankton, which remain the most phosphorus limited.

Finally, microzooplankton and mesozooplankton grazing rates were adapted to fit observed zooplankton biomass. Microzooplankton maximum grazing rate was set to a relatively high value in agreement with high ingestion rates observed in the Rhone River plume (Christaki et al., 2009). On the contrary, the maximum grazing rate of mesozooplankton was fixed to a very low value according to in situ measurements from Gaudy et al. (1990).

3 Validation of the ecosystem modelling

A statistical analysis was carried out to evaluate the performances of the model to represent temperature, salinity and biogeochemical observations. The correlation coefficient was traditionally calculated ($R = 0$ non relationship, $R = 1$ perfect fit; Fig. 7a), with the significant threshold for each variable (white diamonds). The bias was also calculated (Fig. 7b) as well as the ratio of standard deviation of the data

Table 1. Statistical analysis of the relationship between salinity and total chlorophyll-*a* concentration, chlorophyll-*a* concentration in each phytoplankton size class, and contribution of each size class to total chlorophyll-*a* concentration: the significance of the Pearson's correlation coefficients (*R*) are calculated from the Pearson table and the number of samples (Sokal and Rohlf, 1995).

Chlorophyll- <i>a</i> vs. Salinity	Correlation coefficient (<i>R</i>)	Significance
TChl- <i>a</i>	−0.89	99 %
Chlorophyll by phytoplankton size class		
Microphytoplankton	−0.80	99 %
Nanophytoplankton	−0.64	99 %
Picophytoplankton	−0.41	85 %
Contribution of each size class		
Microphytoplankton	0.04	null
Nanophytoplankton	−0.09	null
Picophytoplankton	0.20	null

to model (RSD, Fig. 7c), which illustrates the differential dispersion between model outputs and data. As previously used in some modelling studies (e.g. Allen et al., 2007), the cost function score was also computed (CF, Fig. 7d) to assess the model data misfits compared with the standard deviation of the data: CF < 1 = very good, 1–2 = good, 2–3 = reasonable, > 3 = poor; see Radach and Moll (2006).

3.1 Validation of the hydrodynamic model

According to salinity measurements, the vertical structure of the sampled LSW lens is composed of three distinct layers, which are accurately represented by the hydrodynamic model (not shown). Moreover, comparison of salinity model outputs against data shows a correct representation of the salinity gradient and freshwater plume extension (Fig. 8a). The statistical scores indicate a significant correlation coefficient, low percent bias, and very good RSD and cost function scores (Fig. 7). The large number of samples (238) gives even more significance to these statistics. Regarding temperature (Fig. 8b), scores are globally very good despite an underestimation of simulated temperatures (~0.4 °C). However, the density distribution inside the river plume being mostly driven by salinity (Marsaleix et al., 1998), this bias has very little influence on this buoyant structure hydrodynamics'. Moreover, such a temperature underestimation corresponds to a 2.8 % underestimation of the Q_{10} temperature function (see Eq. A57) and has then little effect on biogeochemical processes. In conclusion, both spatial extension and temporal evolution of the freshwater dilution area are accurately represented by the hydrodynamic model, both in terms of salinity and of temperature. This is actually an important asset for a robust modelling of the ecosystem dynamics in the area.

3.2 Validation of the ecosystem model

Considering the spatial errors inherent to the coupled hydrodynamic-ecosystem model, an accurate point-by-point spatial comparison between ecosystem model outputs and field observations appeared definitely unsuitable. Since freshwater distribution has been demonstrated to mostly control the biogeochemical processes within the plume (Naudin et al., 2001), an additional salinity criterion was considered to produce the ecosystem model validations. Inside of 20 km square boxes centred on each BIOPRHOFI station, only model cells which answered to the criterion “ $|\text{Salinity}_{\text{model}} - \text{Salinity}_{\text{observation}}| < 0.25$ ” were selected. The corresponding biogeochemical values were then averaged and compared to measured data through both a visual analysis (stocks in Fig. 9 and fluxes in Fig. 10) and an approach based on statistical scores (Fig. 7; e.g. Allen et al., 2007). By the way, a sensitivity test was conducted to assess the little influence of box size on the model/data comparison (not shown).

3.2.1 Stocks outputs

Model outputs of NO₃ and PO₄ concentrations fit quite correctly to in situ measurements (Fig. 9), which is confirmed by significant correlation coefficients (Fig. 7a). The model shows lower performances for reproducing NH₄ concentrations. Hence, cost function (Fig. 7d) and RSD scores (Fig. 7c) are good to very good except for ammonium. Despite an overestimation of DIN (NO₃ + NH₄) concentrations on several stations (bias > +40 %; Fig. 7b), such statistical scores then ensure a reasonable representation of the balance between both processes of uptake and regeneration of nitrogen and phosphorus.

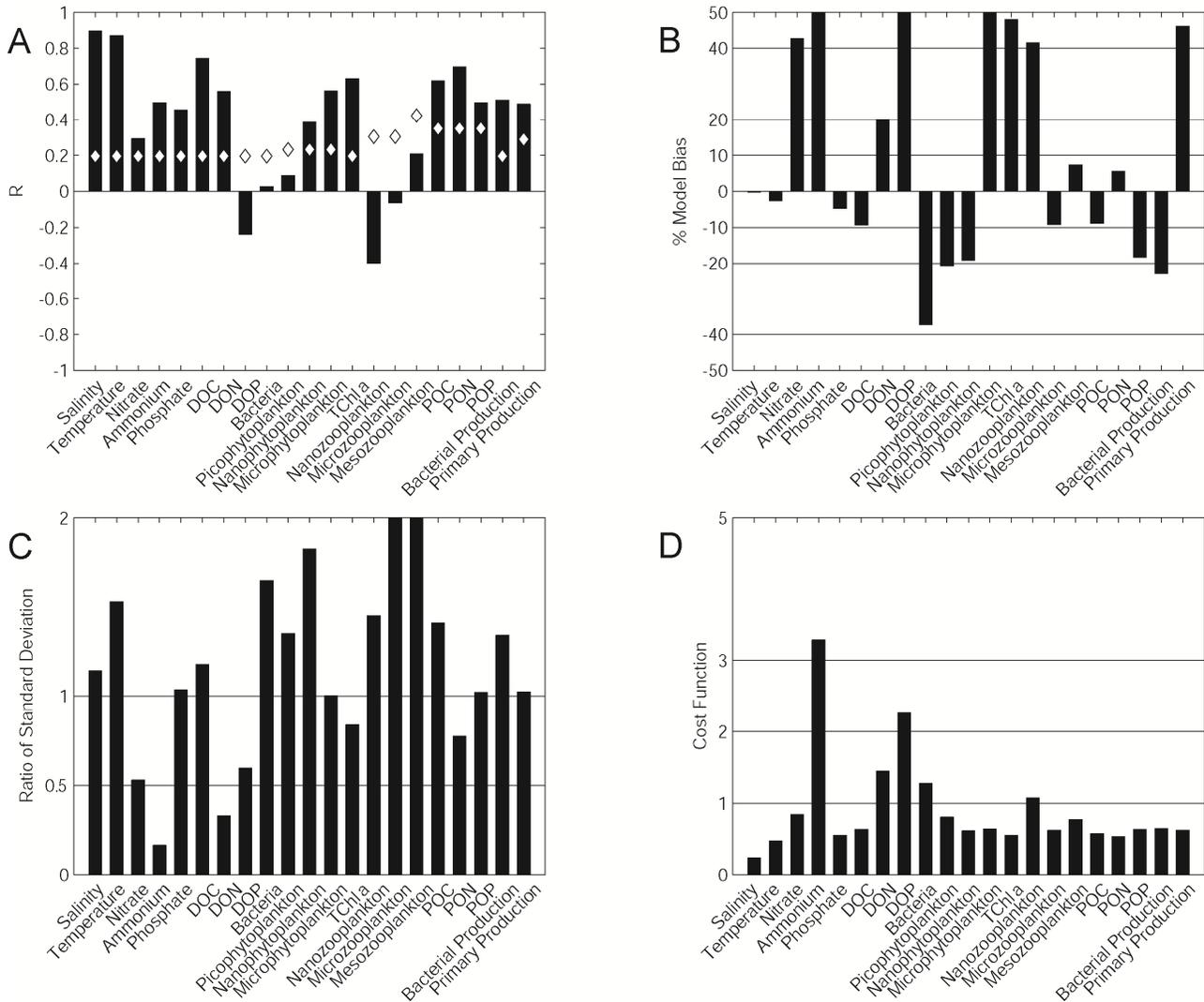


Fig. 7. Model performance statistics: correlation coefficient (A), model bias (B), cost function (C), ratio of standard deviation (D). White diamonds indicate the correlation significance at 95 %, depending on the number of samples.

As attested by a significant correlation coefficient and very good cost function and RSD scores (Fig. 7), DOC concentrations appear correctly represented by the model. DON outputs show a significant correlation coefficient, a good cost function score, but a poor RSD score; on the contrary, DOP concentrations are on the whole weakly represented (Fig. 9), as shown by a negative correlation coefficient and very poor cost function score (Fig. 7). Whereas DOC concentrations are underestimated (bias $\sim -10\%$), both DON and DOP concentrations are overestimated (resp. bias $\sim +20\%$ and $+50\%$) maybe due to inaccurate Rhone River loads in the model. Otherwise, the balance between phytoplankton exudation and bacterial consumption of dissolved organic matter could be rather correctly represented regarding carbon, but poorly regarding nitrogen and phosphorus. The effective coupling of exudation and uptake processes in the model could lead

to overestimate both nitrogen and phosphorus exudation by phytoplankton (see Eq. A26) since phytoplankton groups growing at the maximal N:C and P:C quotas (not shown) appear to be nitrogen- and phosphorus-replete in the LSW lens. Finally, Naudin et al. (2001) pointed out a potential alteration of microbial assemblages along the salinity gradient, actually confirmed by the analysis of BIOPRHOFI data (Joux et al., 2009). Very poor statistical scores for bacterial biomass (no correlation and bias $\sim -40\%$) could reflect a too simplistic representation of bacterial communities in the model. A modification in the balance for biogenic elements needs by bacteria could therefore explain such overestimations of DON and DOP concentrations.

The three phytoplankton functional groups and the total chlorophyll-*a* (TChl-*a*) contents are visually well predicted by the model (Fig. 9), resulting in reasonable to

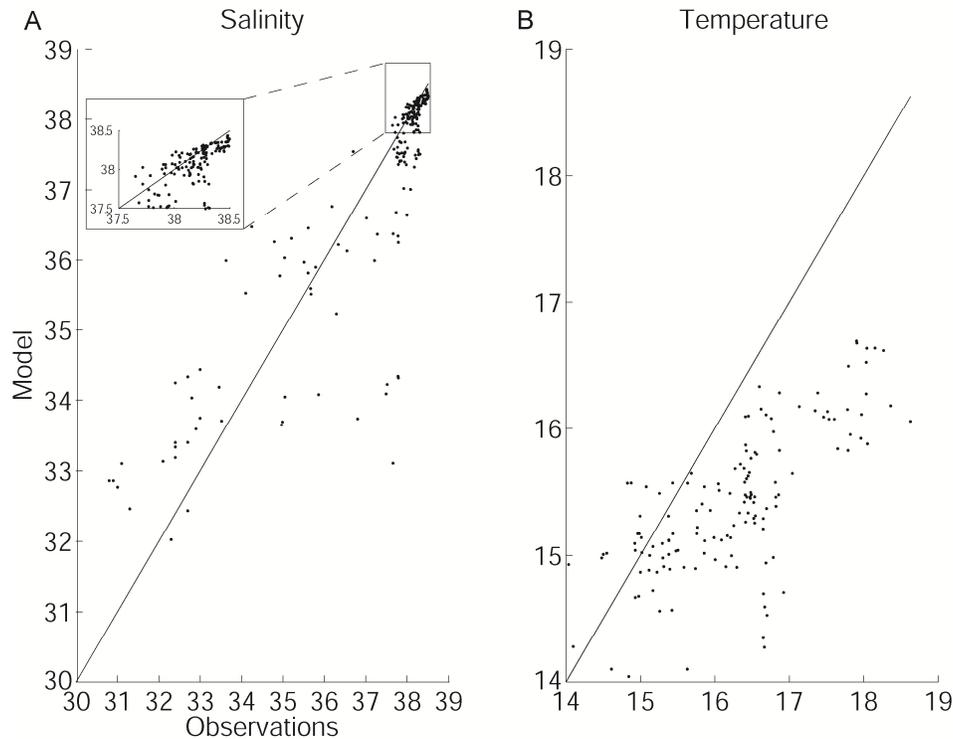


Fig. 8. Comparison between observations and model outputs for salinity (**A**) and temperature (**B** – °C).

good statistical scores (Fig. 7). However, pico- and nanophytoplankton exhibit some underestimated values (bias $\sim -20\%$), whereas microphytoplankton and finally total chlorophyll biomass can be largely overestimated on some samples (bias $> +40\%$).

Despite excellent RSD and reasonable cost function scores, the model does not catch the variability of the nanozooplankton biomass (Fig. 9), as model outputs are found anti-correlated with data and exhibit marked overestimations (Fig. 7, bias $> +40\%$) at low concentrations ($\sim 1 \text{ mmolC m}^{-3}$) and underestimations at high concentrations. Microzooplankton is parameterized to partly feed on nanozooplankton and may contribute to the nanozooplankton overestimation in the LSW lens, but diverse sensibility tests on the microzooplankton feeding preferences did not improve the results. In spite of a very good cost function score, the simulated microzooplankton biomass is found weakly correlated maybe due to a misrepresentation of predation processes. Nevertheless, the order of magnitude is in agreement with the measured data range (bias $< -10\%$). Besides, the mesozooplankton biomass is also found insignificantly correlated to data despite very good cost function scores and low bias on both trajectories (bias $< +10\%$). Both processes of vertical migration and aggregation are not considered in the model and could explain such discrepancy. Extreme values are not well simulated, mesozooplankton biomass appearing limited to a threshold of $\sim 0.3 \text{ mmolC m}^{-3}$. The use

of a closure term to simulate mesozooplankton consumption by higher trophic levels (see Eq. A44) could additionally induce a too strong control of mesozooplankton biomass within the LSW lens, as already attested by Mitra (2009).

Finally, as shown by a good visual fit to data, the observed variability of the particulate organic carbon, nitrogen, and phosphorus contents are accurately simulated by the model (Fig. 9). Significant correlation coefficients are found with good RSD and cost function scores as well as low bias (Fig. 7, $|\text{bias}| < 20\%$), although the latter statistical results have to be cautiously regarded owing to the low number of data. Moreover, the vertical gradient of POC concentrations is clearly represented by the model considering all available stations with POC data (Fig. 11). The POM contents are highly dependent on the whole food web activity as well as sedimentation and recycling processes in the water column (Tesi et al., 2007; Aller, 1998). As a consequence, a realistic representation of their vertical distribution is probably the most complicated to achieve. No data is available during the BIOPRHOFI cruise to validate the vertical fluxes of POM produced by the model. Nevertheless, we assume that the representation of the vertical gradient of POM concentrations will provide us an accurate estimation of these fluxes.

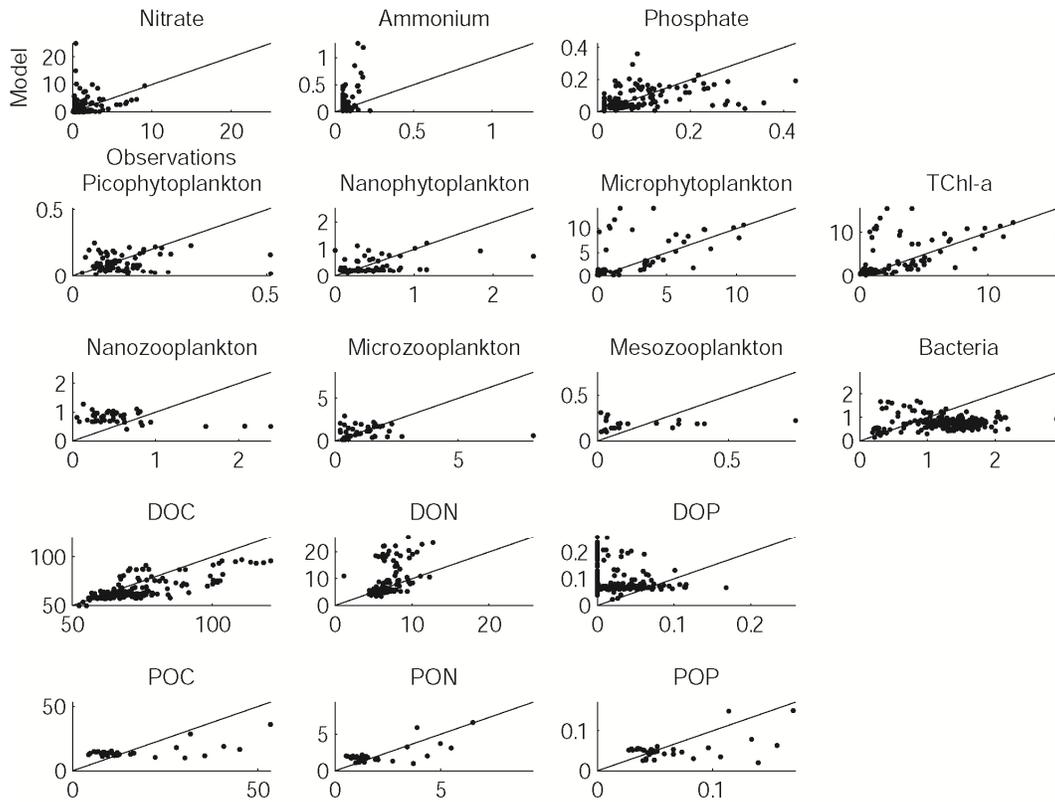


Fig. 9. Comparison between observations (x-axis) and model outputs (y-axis) of biogeochemical stocks measured during the BIOPRHOFI cruise. Units are mmol m^{-3} for nutrients (expressed in N, P), mgChl m^{-3} for phytoplankton, mmolC m^{-3} for zooplankton and bacteria, and mmol m^{-3} for dissolved and particulate organic matter (expressed in C, N, P).

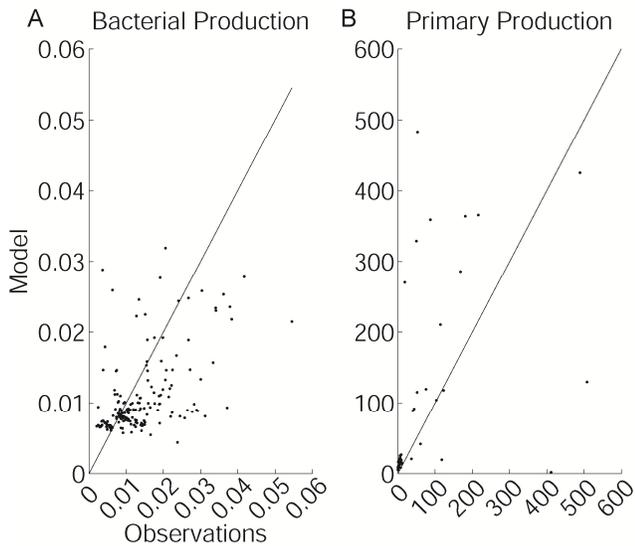


Fig. 10. Comparison between observations (x-axis) and model outputs (y-axis) of bacterial production (**A** – $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) and primary production (**B** – $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) measured during the BIOPRHOFI cruise.

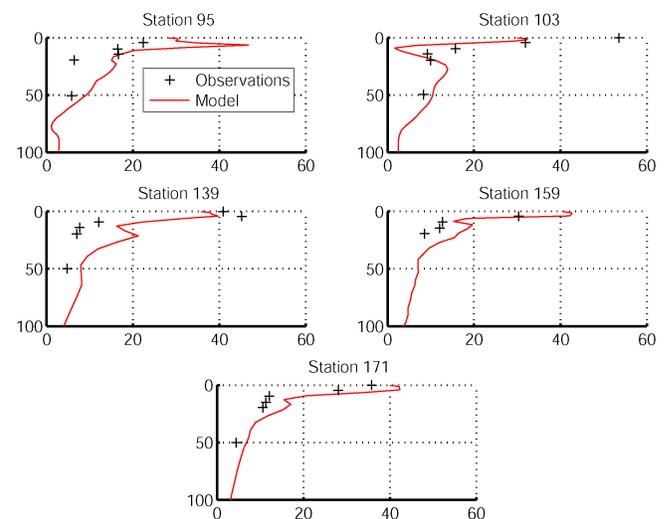


Fig. 11. Comparison between observed and simulated vertical profiles of particulate organic carbon concentrations (mmolC m^{-3}) in the LSW lens.

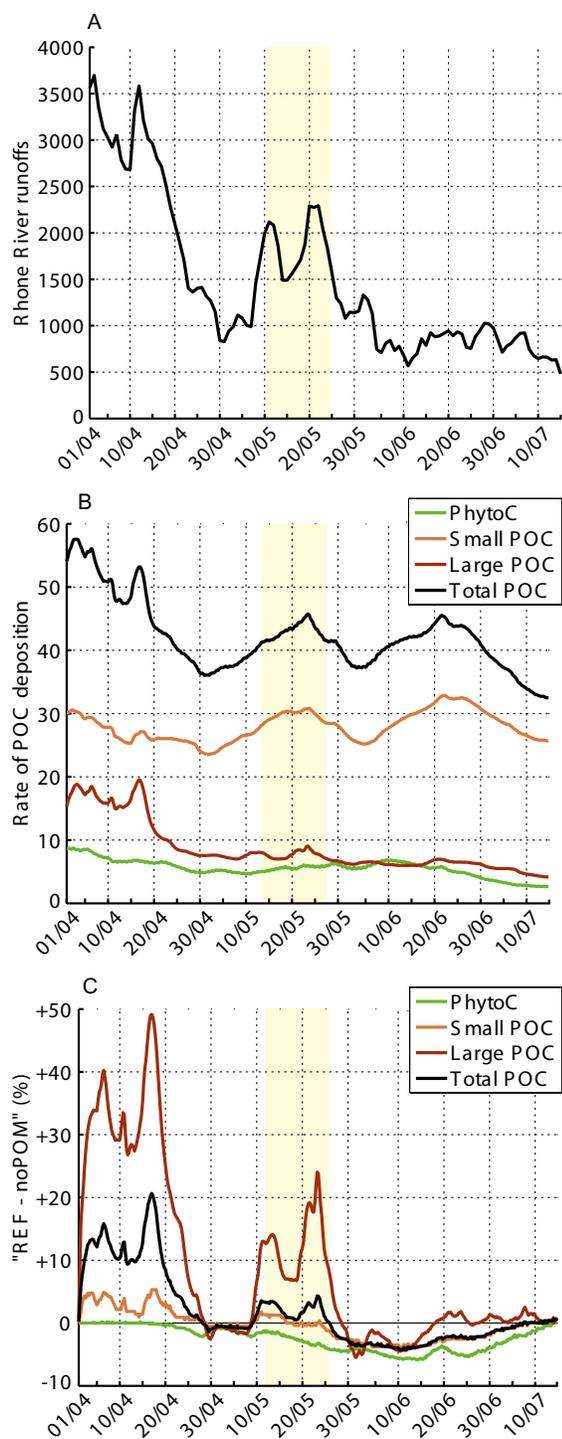


Fig. 12. Rhone River runoffs (A – $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$), daily particulate organic carbon deposition rate averaged on the Gulf of lions shelf (B – $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$), and normalized difference between daily particulate organic carbon deposition rates from reference and “noPOM” simulations (C – in %) from 1 April to 15 July 2006. Yellow stripe = BIOPRHOFI period.

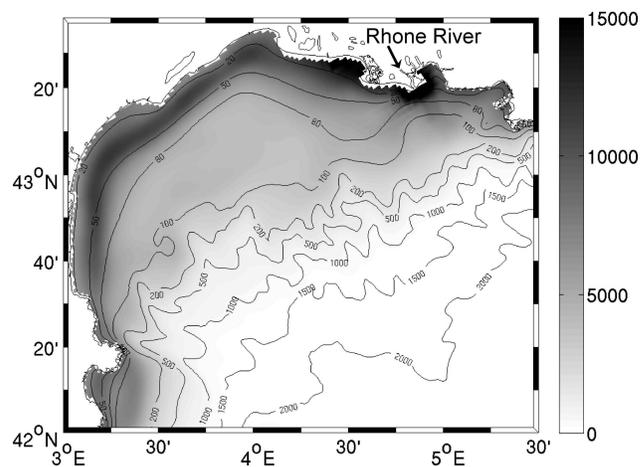


Fig. 13. Map of the particulate organic carbon deposition simulated by the model and cumulated from 1 April to 15 July 2006 (mgC m^{-2}).

3.2.2 Flux outputs

The prediction of the transfer of carbon toward sediments and/or higher trophic levels requires a realistic assessment of carbon consumption (bacterial production) and gross primary production (photosynthesis) by the model. First, the bacterial growth is only supported by the bacterial production (fraction of the DOC uptake, see Eq. A6) in the biogeochemical model. While bacterial biomass is poorly represented (see above), simulated fluxes show a reasonable agreement with those observed (Fig. 10a) as confirmed by a significant correlation coefficient and very good cost function and RSD scores (Fig. 7); the computation of bias however shows a slight underestimation (bias $\sim -20\%$). Second, simulated gross primary production rates by marine phytoplankton visually fit to data (Fig. 10b) as confirmed by a significant correlation coefficient, very good RSD (close to 1) and cost function score (Fig. 7). The overall trend is however an overestimation of carbon fixation with a mean bias of $\sim +45\%$.

4 Results

The key factors which control the particulate organic carbon (POC) deposition on the Gulf of Lions shelf are now evaluated (Fig. 12), precisely the role of terrestrial POM inputs and biological processes. From 1 April to 15 July 2006, the daily Rhone River flow ranged from 480 to $3700 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Fig. 12a), with two peak discharges over $2500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (from 1 to 15 April) and $1500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (from 8 to 25 May). Precisely, a 3-day peak discharge of over $2200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ occurred during the BIOPRHOFI cruise. Since the model was calibrated on BIOPRHOFI data, this spring period appeared appropriate to carry out our study.

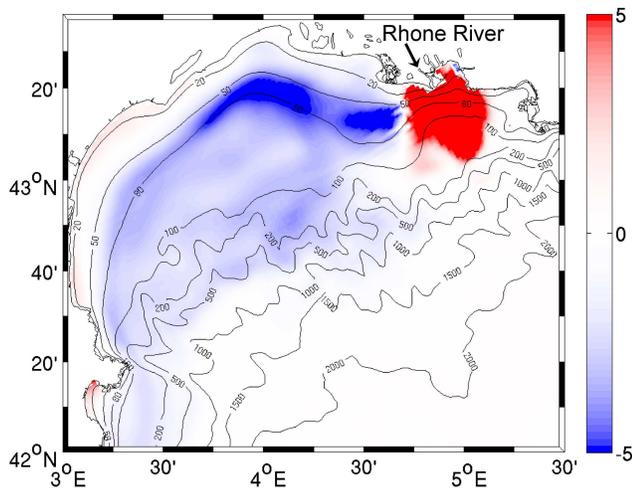


Fig. 14. Map of the normalized difference cumulated from 1 April to 15 July 2006 between the particulate organic carbon deposition from reference and “noPOM” simulations (in %).

4.1 POC deposition on the Gulf of Lions

It is assumed that the POC deposition rate is a function of the particulate organic carbon concentration near the bottom and its settling velocity. The pool of particulate organic carbon involved in this process is composed of microphytoplankton (hereafter PhytoC) as well as small and large organic detritus (Det_S and Det_L in the model, hereafter SPOC and LPOC) of terrestrial or marine origin (see Eqs. A7 and A10).

The map of the POC deposition cumulated during the study period (Fig. 13) shows that the transfer to the sediment is mainly located near the coast from the Rhone River mouth to the south-western exit of the Gulf of Lions. The mean cyclonic circulation actually induces the concentration of plume-originated material and its transport along the coast until reaching the deep sea. Spatially (not shown), the LPOC contribution is very limited to the river mouth vicinity. On the contrary, both SPOC and phytoplankton contributions mostly concern the entire shelf. As total POC (Fig. 13), both phytoplankton and SPOC contributions are found maximum between 20 and 50–70 m depth, in agreement with high accumulation rates and high organic carbon contents observed in shelf sediments from 30 to 50 m depth (Durrieu de Madron et al., 2000). The model results also corroborate the along-shore predominant dispersion of the terrestrial material from the Rhone River, described from long-term data by Got and Aloisi (1990).

Durrieu de Madron et al. (2000) assessed the contributions of river supply, atmospheric depositions, and primary production and estimated the total deposition of particulate organic carbon on the Gulf of Lions shelf (depth <200 m) in the range 20–67 mgC m⁻² d⁻¹. This range is assessed at a secular scale and cannot represent seasonality and extreme events such as peak discharges acting at a daily scale. Nev-

ertheless, they are very close to our simulated values of organic carbon deposition rates averaged over the Gulf of Lions shelf lying in the range 36–58 mgC m⁻² d⁻¹ from 1 to 15 July 2006 (Fig. 12b).

During the study period, the daily total POC deposition on the shelf is dominated by the SPOC contribution (50–80 %), and then most of the time by the LPOC contribution (12–37 %). The phytoplankton contribution is globally weaker (8–17 %), albeit it could punctually overcome the LPOC contribution (8 to 17 June). Peak discharges of the Rhone River up to 17 April clearly favour the LPOC contribution (Fig. 12a and b) when SPOC contributions are precisely found moderate. On the contrary, the phytoplankton contribution responds slowly to river nutrients loads so that their contribution turns maximal (9–11 June) when river runoffs weaken.

4.2 Influence of terrestrial POM inputs on POC deposition

A sensitivity test is carried out to evaluate the influence of terrestrial inputs on the total POC deposition on the Gulf of Lions shelf. The Rhone River inputs of all types of particulate organic matter (Det_S and Det_L in the model, expressed in C, N, and P) are switched off (hereafter “noPOM” simulation). The outputs of POC deposition on the shelf from the “Reference” simulation are then compared to the results of the “noPOM” simulation in terms of normalized differences (%). The map of cumulated differences during the study period (Fig. 14) shows a positive pattern in the close vicinity of the Rhone River mouth extending over 30 km until 200 m depth. The prodelta region is the main deposition area of terrestrial POC in the model, which is in agreement with numerous previous studies (Calmet and Fernandez, 1990; Durrieu de Madron et al., 2000; Tesi et al., 2007). On the contrary, one could expect that such positive influence of terrestrial POM inputs on POC deposition would concern the entire Gulf of Lions. However, a negative pattern of greater extension and same order of magnitude is clearly evidenced on the shelf from 50 to 500 m depth (Fig. 14). This pattern is of maximum intensity between 50 and 80 m depth alongshore, actually bordering the pattern of maximum POC deposition (Fig. 13). Such negative retroaction probably involves a reaction of the pelagic ecosystem dynamics to terrestrial POM inputs by the Rhone River.

The difference between the “Reference” and “noPOM” simulations was spatially averaged on the Gulf of Lions shelf (hereafter “signature”) and its time evolution was confronted to that of Rhone River runoffs (Fig. 12a and c). Phytoplankton, small and large particulate organic carbon (hereafter PhytoC, SPOC, and LPOC) contributions are differentiated to further evaluate the key factors actually controlling the total organic carbon deposition.

Results first show an increasing contribution of terrestrial POC to the total POC deposition during peak discharges (Fig. 12a and c), which can be explained by the

linear dependence between Rhone River runoffs and terrestrial POC inputs in the model (Sempéré et al., 2000). Terrestrial inputs appear responsible for a net 20 % maximum increase of the total POC deposition at the whole shelf scale (Fig. 12c), split in maximal contributions of SPOC (+5 %) and LPOC (+50 %). We estimate that this corresponds to a 17 % maximum contribution of terrestrial POM inputs to the total POC deposition. The positive pattern previously evidenced in the prodelta region (Fig. 14) is actually involved in this feature, as the total POC deposition in this region is mostly controlled by the terrestrial inputs from the Rhone River (Durrieu de Madron et al., 2000).

On the contrary, some biogeochemical mechanisms could be responsible for a negative influence of terrestrial inputs on POC deposition involving first, phytoplankton all along the study period (Fig. 12c); and second, particulate organic carbon (mainly SPOC) following peak discharges (Fig. 12a and c).

The presence of terrestrial POM inputs clearly reduces phytoplankton deposition. This is in apparent contradiction with the important remineralization of terrestrial organic matter on the Gulf of Lions shelf (Durrieu de Madron et al., 2000) that should favour in fine the phytoplankton development. Therefore, a greater biomass of zooplankton exerting a stronger grazing pressure on phytoplankton could explain a lower deposition from phytoplankton origin (see Eq. A1).

The signature of total POC deposition generally turns negative several days after a peak discharge. Although weakly marked in early May after the peak discharge of 12 April, it appears clearly after the last peak of 23 May since the signature remains negative for more than one month from 26 May. This shift to negative signature is mainly attributable to the negative signatures of PhytoC (see above) but also of SPOC, and to a lesser extent of LPOC deposition. This behaviour actually explains the negative spatial pattern found on the western part of the shelf (Fig. 14). The reason for such signatures of SPOC and LPOC depositions may be found either in an increase of the grazing loss term or a decrease of the source terms, which are plankton mortality and zooplankton production of fecal pellets (see Eqs. A7 and A10).

Out of the prodelta area, the response of POC deposition to terrestrial inputs appears complex, suggesting a major role of biological processes, especially during a calm period following a period of peak discharge that stimulated biological activity (e.g. after 23 May, Fig. 12a). At the scale of the whole shelf, this effect is probably masked during peak discharge events transporting high contents of terrestrial inputs. This could explain that the negative impact of the first peak discharge of April is not visible since a new peak of terrestrial inputs arises a few days after.

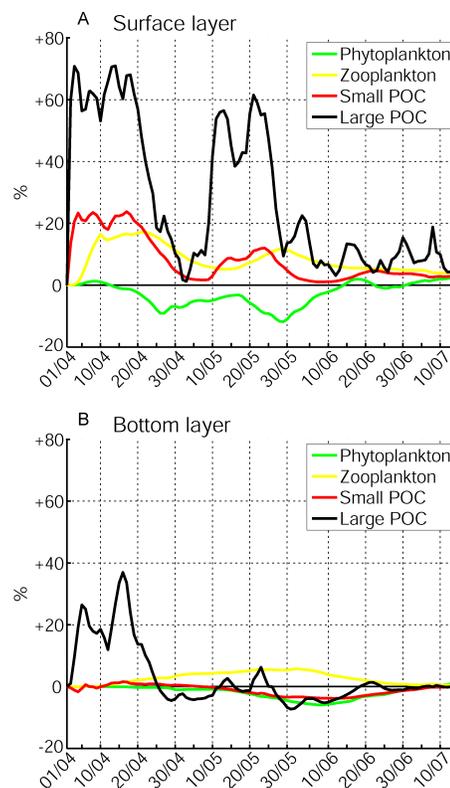


Fig. 15. Normalized differences (in %) of phytoplankton (only microphytoplankton), zooplankton (all zooplankton size classes), large and small particulate organic carbon stocks between reference and “noPOM” simulations. Surface (**A** – 0–25 m depth) and bottom layers (**B** – 25 m to bottom) are considered separately for each stock.

4.3 Influence of terrestrial POM inputs on POM contents in the water column

The outputs of the “Reference” simulation in terms of phytoplankton (micro), zooplankton (micro + meso), and particulate organic carbon stocks are compared to those of the “noPOM” simulation (Fig. 15, positive values mean a positive impact of terrestrial inputs) considering separately the surface (0–25 m, Fig. 15a) and bottom layers (25 m-seabed, Fig. 15b). As for the POC deposition analysis (see above), the differences corresponding to these stocks are averaged on the simulation domain and presented as a function of time. The key factors which likely control the fate of POC from the surface to sediment should finally arise from our analysis. In the ecosystem model, phytoplankton and zooplankton mainly fuel the pool of POC through mortality and egestion processes (see Eqs. A7 and A10). In turn, the zooplankton grazing controls the contents of phytoplankton POC in the water column (see also Eqs. A1 to A4). Zooplankton also participates with bacteria to the organic matter remineralization (see Eqs. A14 and A15), which benefits ultimately to phytoplankton.

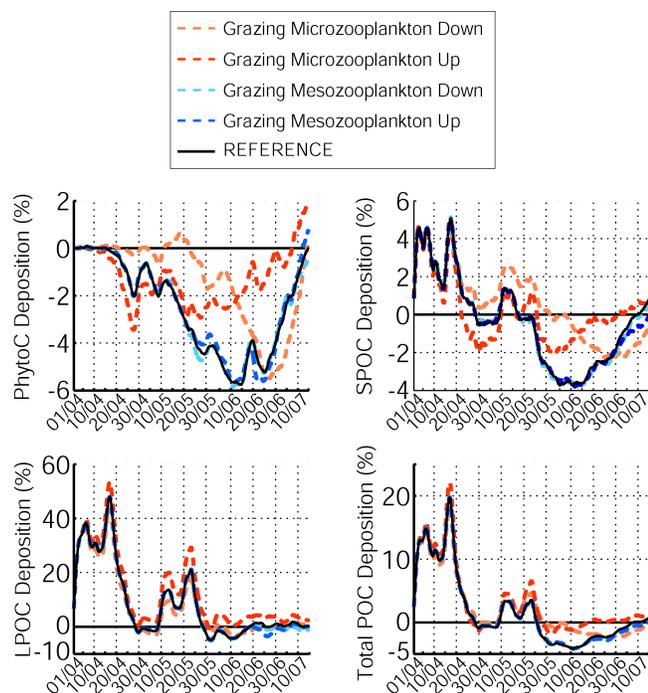


Fig. 16. Sensitivity analysis of the model results to micro- and mesozooplankton grazing rates (UP = +50 % and DOWN = −50 % of grazing rates reference), considering the normalized difference between reference and “noPOM” simulations (%) of the daily particulate organic carbon deposition rates averaged on the Gulf of Lions shelf.

At the surface (Fig. 15a), the evolution of both SPOC and LPOC signatures follows the Rhone River runoffs (Fig. 12a) and reaches two maxima (1–18 April and 12–21 May) corresponding to peak discharges of the Rhone River. In the same way, the zooplankton signature exhibits two peaks (22 April and 30 May), actually following similar peaks of SPOC and LPOC signatures (~17 April and ~22 May). As a consequence, the zooplankton dynamics in the 0–25 m layer appears mostly driven by SPOC dynamics (LPOC being not a food resource for zooplankton in the model).

The phytoplankton signature is different and exhibits a series of alternatively negative and slightly positive peaks. Primarily found positive, it increases in the same way that both zooplankton and POC signatures from 1 to 10 April. The remineralization rates of particulate organic matter are probably very high on the Gulf of Lions (Durrieu de Madron et al., 2000), and the phytoplankton would benefit from such an additional source of nutrients. This feature so emphasizes a positive influence exerted by terrestrial POM inputs on the phytoplankton growth through remineralization processes (bottom-up control). On the contrary, from 10 April to the end of the study, the phytoplankton signature exhibits alternatively negative and positive peaks opposed to those of zooplankton. The phytoplankton growth is probably still favoured by terrestrial inputs of organic matter. Neverthe-

less, the zooplankton grazing pressure also increases (see above) and might finally end up controlling the phytoplankton growth through a usual top-down control.

In the bottom layer (Fig. 15b), the zooplankton signature is systematically positive all along the study period. Such signature seems primarily driven by a positive signature of food stocks near the bottom, namely phytoplankton and SPOC. The positive influence of terrestrial POM inputs on the zooplankton biomass therefore extends on the whole water column. The LPOC signature is clearly positive in the bottom layer during the Rhone River peaks discharge and that of SPOC is also positive from 10 April to 12 May. In the same way, the phytoplankton signature is found positive at the very beginning of the study period (1 to 10 April), most probably enhanced by remineralization processes of terrestrial POM, as already suggested at the surface. After this initial phase of positive signatures, both phytoplankton and SPOC signatures turn negative in the bottom layer until the end of the study period. According to this evolution pattern, zooplankton could be primarily influenced by terrestrial POM inputs and then control both phytoplankton and SPOC contents in the water column. In other words, zooplankton would respond to terrestrial POM inputs near the river mouth and, in turn, zooplankton would control the POM contents (mostly of marine origin) further on the shelf and ultimately the deposition rates. This effect of trophic cascading would therefore explain the negative pattern of POC deposition previously found on the shelf (Fig. 14).

The latter results depend on the model parameters that control the large zooplankton grazing rates and biomass. We then processed a sensitivity analysis of our results to the micro- and mesozooplankton grazing rates (± 50 % of the reference value). Figure 16 presents the results of this sensitivity analysis considering the difference of POC deposition rates averaged on the Gulf of Lions shelf between “Reference” and “noPOM” simulations (previously presented on Fig. 12c). The results remain weakly modified by a modification of the mesozooplankton grazing rate, but they appear more sensitive to the microzooplankton grazing rate. This somehow suggests a stronger control exerted by this zooplankton size class on the POC deposition rates in the model. An explanation for such feature can be actually found in both higher biomass and maximum grazing rate parameter for micro- than for mesozooplankton. Thus, a decrease of the microzooplankton grazing rate seems to reduce the feedback between zooplankton and POM terrestrial inputs. Nevertheless, the paradoxical negative signature following peak discharges from the Rhone River (see Sect. 4.2) appears consistent and thus ensures the robustness of our analysis.

5 Discussion

The ecosystem productivity of the Rhone River plume and the hydrodynamic environment of the Gulf of Lions are

relatively well known (Naudin et al., 2001; Diaz et al., 2008; Estournel et al., 2003). However, the mechanisms that drive the deposition of particulate organic carbon on the Gulf of Lions shelf remain poorly addressed. The quantitative modelling tool is used in science to improve our understanding of the natural world (Oreskes, 2003). Thus, following a heuristic approach and beyond simply evaluating the deposition of organic carbon on the Gulf of Lions shelf during spring, our efforts focused on better understanding the key factors that actually control the organic carbon sedimentation on the shelf. By the modelling approach we developed, the roles of Rhone River inputs and plankton dynamics in the control of organic matter fluxes in the water column have been investigated. Our results consistently suggest an important role of zooplankton in controlling the organic carbon deposition on the shelf.

5.1 Zooplankton control on POC deposition

According to our results, the POC deposition on the Gulf of Lions shelf depends on the control exerted by zooplankton on the POM contents in the water column. Zooplankton is at the interface between river and marine environments and can be considered as a key energetic link in the food web of river plumes (Breed et al., 2004). The consumption of fresh marine phytoplankton, as well as organic detritus of terrestrial and marine origins, leads to increased zooplankton biomass in plume environments in agreement with previous observations (Turner and Tester, 1989; Dagg et al., 2004). In the Gulf of Lions, the spatial distribution of zooplankton biomass then appears mostly constrained by the enrichment effect of Rhone River inputs contrasting with the oligotrophic influence of the Northern Mediterranean Current (Gaudy et al., 2003).

The observations of Gaudy et al. (2003) show a dominating trophic mode of herbivory near the coast for zooplankton (both micro- and mesozooplankton size classes) then evolving to omnivory in the offshore areas of the Gulf of Lions. Hence, in the Rhone River plume, zooplankton has been shown to consume mostly “fresh” carbon fixed by marine phytoplankton, rather than POM of marine and terrestrial origin (Pagano et al., 1993; Gaudy et al., 2003). In fact, the feeding strategy of zooplankton probably responds to the carbon richness of surrounding waters since the shift from herbivorous to omnivorous feeding (carnivorous, detritivorous, etc.) has been evidenced between carbon-rich coastal water and Northern Mediterranean Current oligotrophic water at a fixed station off Marseille (Van Wambeke et al., 1996). On the whole, phytoplankton could provide up to 90 % of the dietary carbon of mesozooplankton feeding in plume regions (Schlacher et al., 2009).

Then terrestrial organic matter would be of little direct nutritional importance to zooplankton in plume water. However, the study of Gaudy et al. (2003) also shows that zooplankton (both micro- and mesozooplankton) can punctually

make an additional consumption of terrestrial POM to supply the necessary energy for its growth, especially during the spring period. In this study, a significant correlation between zooplankton biomass and POC contents at the scale of the whole gulf has been shown, suggesting a rather omnivorous trophic behaviour during this period. These observed features support our results of a significant consumption of terrestrial POM inputs by zooplankton in the river plume during the study period (Fig. 15).

According to our study, zooplankton is favoured by terrestrial POM inputs and high biological productivity within the plume. In turn, zooplankton reduces the phytoplankton and POC contents in the water column, and then the total POC deposition rates on the Gulf of Lions shelf. As already stated by Dagg et al. (2004), in marine areas under freshwater influence, the conversion of POM in living organisms through an omnivorous behaviour of zooplankton actually increases the retention of organic matter in the food web and bypasses the bacterial remineralization. Moreover, the observations of Pagano et al. (1993) and Van Wambeke et al. (1996) on the metabolic O:N ratios measurements of mesozooplankton in the Rhone River plume area show a shift from herbivory within the plume layer to omnivory in marine water under the plume. These observations support our modelled results, which show an accentuated control of POC contents near the bottom by zooplankton.

5.2 POC deposition on the shelf

At the shelf scale, the organic carbon deposition is largely due to organic detritus (SPOC + LPOC) since their contribution is estimated to range from 82 to 92 %. The contribution of living organisms (microphytoplankton) finally remains limited at an average of 13 % with a maximum of 17 % under specific conditions. Moreover, the model could underestimate the POC contribution and overestimate the phytoplankton contribution (see Sect. 3.2.1).

At first order, the time evolution of the organic carbon deposition follows the river runoffs (Fig. 12a and b). This could be especially true for the prodelta area where the organic carbon deposition is mainly constituted of terrestrial material (Cathalot et al., 2010), mostly LPOC in the model. As highlighted by the results of our sensitivity analysis (Fig. 14) and in agreement with sedimentological data (Durrieu de Madron et al., 2000), terrestrial organic particles quickly sink on the prodelta area, remaining barely available for zooplankton consumption (Schlacher et al., 2009). Moreover, the phytoplankton growth is mostly inhibited near the river mouth (Naudin et al., 2001). For these reasons, the deposition of marine organic material is limited in this region.

From the results of our sensitivity analysis (see Sect. 4.2), we estimate that the contribution of terrestrial POM inputs to the total POC deposition is lower than 17 % at the shelf scale. Thus, biological processes primarily enhanced by terrestrial inorganic matter inputs appear to mostly drive the

POC deposition further on the Gulf of Lions shelf. The role of zooplankton, as highlighted by our results, is then likely to be significant. Nutrient loads induced by the Rhone River discharge first stimulate phytoplankton growth in the region of freshwater influence, enhancing high primary productivity and phytoplankton biomass (Naudin et al., 2001), as also observed in other plume regions (Dagg et al., 2004; Mallin et al., 2005). This results in the sedimentation of living phytoplankton as well as organic detritus produced via phytoplankton senescence. Terrestrial POM inputs and primary production also enhance zooplankton biomass through grazing processes. Primary and secondary productions are then favoured by high river runoffs. In that case, the senescence of both phytoplankton and zooplankton cells could finally fuel the pool of POM and increase the organic carbon deposition on the shelf. However, our results show that zooplankton communities are also favoured by high river runoffs and can finally consume both terrestrial inputs and marine production of POM before their deposition on the seabed. The retention of organic carbon in zooplankton is relatively increased during peak discharges, and biogenic elements from the Rhone River are then relatively more transferred in living organisms and less buried into shelf sediments. As a consequence, there is probably no linear relationship between river runoffs and organic carbon sedimentation within the shelf, out of the prodelta area at least. Given that high zooplankton biomass is favoured by high river discharge, the timing of peak discharges could also modulate the POC deposition on the shelf. Indeed, the fate of terrestrial inputs from a peak discharge of the Rhone River is likely to be different, depending on whether it occurs after a period of low or high river discharge.

According to our model study, the LSW system owing to their fertilizing ability in phosphorus (Diaz et al., 2008) could have a negative impact on the carbon deposition on the shelf. During the LSW life, trophic interactions within the plankton community involves occurrence of high phosphorus concentrations. These unusual concentrations in phosphorus result in the development of large phytoplankton that in turn enhances the development of large-sized zooplankton. According to our findings, zooplankton would then reduce the organic matter contents in the water column and ultimately the deposition on the shelf.

During high river discharge, the effective carbon deposition would be delayed toward the south-western exit of the shelf, or even further in the open sea and the Catalan shelf, through strong horizontal advection of zooplankton communities through canyons on the slope (Kouwenberg, 1994; Qiu et al., 2010). Out of the shelf, these populations could collapse due to a lack of prey availability and then reach deep sediments under organic detritus form. However, the depth of the seabed increases between the shelf and the open sea and this is likely to make less efficient the carbon burial in sediments. The zooplankton biomass could also fuel small pelagic fishes outside of the Gulf of Lion, such as anchovy

and sardines mid-trophic species that were shown to play an important role within Mediterranean ecosystem as well as productive upwelling regions (Palomera et al., 2007; Cury et al., 2000).

6 Conclusions

A coupled hydrodynamic-biogeochemical modelling was carried out to understand the mechanisms responsible for the organic carbon deposition on the Gulf of Lions shelf in the North-Western Mediterranean Sea. A modelling approach was developed to represent the high level of complexity of the plankton ecosystem dynamics within the Rhone River plume area and further on the Gulf of Lions then ensuring a robust analysis. The calibration and validation of our model were led simultaneously from a thorough analysis of biogeochemical in situ data (BIOPRHOFI) in LSW lenses detached from the Rhone River plume. A robust validation of our model then ensured an accurate representation of the ecosystem dynamics along the salinity gradient from the Rhone River mouth to the LSW system formed on the Gulf of Lions.

Our results suggest that biological processes mostly control the POC deposition in the Gulf of Lions. The contribution of terrestrial POM inputs remains limited. Terrestrial POM inputs mainly sink on the prodelta area. However, there is a tight coupling between zooplankton and POM inputs through grazing processes on both terrestrial and marine material, especially microzooplankton. As consumers of particulate organic material including phytoplankton, bacteria and detritus of both terrestrial and marine origins, micro- and mesozooplankton significantly limits the organic carbon contents in the water column further on the Gulf of Lions shelf. Thus, peak discharges of the Rhone River increase the carbon deposition on the prodelta area and reduce it further offshore, thus increasing the gradient of carbon deposition on the shelf. The biogenic elements supplied by the Rhone River inputs are then exported further offshore through advection of zooplankton communities. Actually delaying the organic carbon deposition on the seabed toward the exit of the Gulf of Lions, this functioning could make less efficient the carbon burial in deep sediments and inversely increase the carbon retention in the food web toward higher trophic levels as small pelagic fishes.

Although based on a strong experimental background, our modelling approach still remains preliminary. A similar high resolution modelling study implemented on a larger domain (NW Mediterranean) could allow us to evaluate the out-of-shelf fate of the organic carbon produced within the Gulf of Lions. The advancement in computation capacities should enable the realization of such expensive simulation strategies in the future. The use of modelling tools to improve our understanding of the biological carbon pump in coastal areas and orientate future research efforts is anyway promising.

Appendix A

Model variables, equations and parameters

Table A1. List of state variables.

State Variables	Description	Unit
NO ₃ , NH ₄ , PO ₄ , SiO ₄	Nitrate, Ammonium, Phosphate, Silicate	mmol m ⁻³
XPhy ₁ , XPhy ₂ , XPhy ₃	Pico-, nano-, microphytoplankton in X X = C (carbon), N (nitrogen), P (phosphorus) or Si (silica)	mmolX m ⁻³
ChlPhy ₁ , ChlPhy ₂ , ChlPhy ₃	Pico-, nano-, microphytoplankton in chlorophyll	mgChl m ⁻³
CZoo ₁ , CZoo ₂ , CZoo ₃	Nano-, micro- and mesozooplankton in carbon	mmolC m ⁻³
CBac	Bacteria	mmolC m ⁻³
DOX	Dissolved organic X, X = carbon, nitrogen, and phosphorus	mmolX m ⁻³
XDety	Large (Y=L) and small (Y=S) particulate organic X, X = carbon, nitrogen, phosphorus, silica and chlorophyll (Chl)	mmolX m ⁻³ or mgChl m ⁻³
PIM	Particulate inorganic matter	mg m ⁻³

Table A2. List of biogeochemical fluxes and functions.

Symbol	Definition	Units
GPP _{<i>i</i>}	Phytoplankton <i>i</i> gross primary production	mmolC m ⁻³ d ⁻¹
PAR(<i>z</i>)	Photosynthetically active radiation at the depth <i>z</i>	J m ⁻² d ⁻¹
PAR _{surf}	Photosynthetically active radiation at the surface: PAR _{surf} = PAR(<i>z</i> = 0)	J m ⁻² d ⁻¹
μ ^{NR} _{Phy_{<i>i</i>}}	Phytoplankton <i>i</i> maximal growth rate in nutrient-replete (NR) conditions	d ⁻¹
μ _{Phy_{<i>i</i>}}	Phytoplankton <i>i</i> growth rate	d ⁻¹
RespPhy _{<i>i</i>}	Phytoplankton <i>i</i> respiration rate	mmolC m ⁻³ d ⁻¹
UptPhy _{<i>i</i>} , Nut _{<i>j</i>}	Phytoplankton <i>i</i> uptake rate of nutrient Nut _{<i>j</i>} where Nut ₁ = NO ₃ , Nut ₂ = NH ₄ , Nut ₃ = PO ₄ , Nut ₄ = SiO ₄	mmol m ⁻³ d ⁻¹
V _{Phy_{<i>i</i>}, X} ^{max}	Maximum carbon-specific uptake rate of phytoplankton <i>i</i> , where X = nitrogen (N), phosphorus (P) or Silica (Si)	mmolX mmolC ⁻¹ d ⁻¹
gml _{<i>i</i>}	Growth multi-nutrient limitation function for phytoplankton <i>i</i>	–
(X/C) _{Phy_{<i>i</i>}}	Phytoplankton internal X/C quota	molX molC ⁻¹
Exu _{<i>i</i>, X}	Phytoplankton <i>i</i> exudation rate of DOX, where X = carbon (C), N, P or SiO ₄	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
f _{Xlim, Phy_{<i>i</i>}} ^Q	Quota function for growth of phytoplankton <i>i</i>	–
f _{upt^X, Phy_{<i>i</i>}} ^Q	Quota function for uptake of nutrient X by Phytoplankton <i>i</i>	–
Synth _{<i>i</i>, Chl}	Phytoplankton <i>i</i> chlorophyll synthesis rate	mgChl m ⁻³ d ⁻¹
ρ _{Phy_{<i>i</i>}, Chl}	Chlorophyll synthesis regulation term	mgChl mmolN ⁻¹
MortPhy _{<i>i</i>, X}	Phytoplankton <i>i</i> senescence rate in X, where X = C, N, P, Si or chlorophyll (Chl)	mmolX m ⁻³ d ⁻¹ or mgChl m ⁻³ d ⁻¹
Grazi _{<i>i</i>, XPrey}	Zooplankton <i>i</i> grazing rate on XPrey, Prey = [Phy _{<i>i</i>} , Zoo _{<i>i</i>} , Bac, Dets, Det _L]	mmolX m ⁻³ d ⁻¹ or mgChl m ⁻³ d ⁻¹
(X/C) _{Prey}	Prey internal X/C quota	molX molC ⁻¹
SloppyFeed _{<i>i</i>, X}	Zooplankton <i>i</i> sloppy feeding rate	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
Eges _{<i>i</i>, X}	Zooplankton <i>i</i> egestion rate	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
GrowthZoo _{<i>i</i>, C}	Net zooplankton <i>i</i> growth rate in carbon	–
ExcZoo _{<i>i</i>, XNut}	Zooplankton <i>i</i> excretion rate of dissolved inorganic matter, XNut = [NH ₄ , PO ₄]	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
FoodZoo _{<i>i</i>, X}	zooplankton food rate in X	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
(X/C) _{FoodZoo_{<i>i</i>}}	Zooplankton food X/C quota	molX molC ⁻¹
RespZoo _{<i>i</i>}	Zooplankton <i>i</i> basal respiration rate	mmolC m ⁻³ d ⁻¹
RespZoo _{<i>i</i>} ^{add}	Zooplankton <i>i</i> additional respiration rate	mmolC m ⁻³ d ⁻¹
MortZoo _{<i>i</i>, X}	Zooplankton <i>i</i> mortality rate, <i>i</i> = [1,2]	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
PredZoo _{3, X}	Zooplankton 3 predation rate	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
UptBac ^{max} _{XNut}	Bacteria maximum uptake rate of dissolved inorganic matter, XNut = [NH ₄ , PO ₄]	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
UptBac _{XNut}	Bacteria uptake rate of dissolved inorganic matter, XNut = [NH ₄ , PO ₄]	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
UptBac _{DOX}	Bacteria uptake rate of dissolved organic X	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
NBP	Net bacterial production	mmolC m ⁻³ d ⁻¹
(X/C) _{FoodBac}	Bacteria food X/C quota	molX molC ⁻¹
(X/C) _{DOM}	Dissolved organic matter X/C quota	molX molC ⁻¹
ExcBac _{XNut}	Bacteria excretion rate of dissolved inorganic matter, XNut = [NH ₄ , PO ₄]	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
RespBac	Bacteria respiration rate	mmolC m ⁻³ d ⁻¹
MortBac _X	Bacteria mortality rate	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
Nitrif	Nitrification rate	mmolN m ⁻³ d ⁻¹
Rem _{XDety}	Remineralisation of XDety, Y = [Small, Large]	mmolX m ⁻³ d ⁻¹
f ^T	Temperature function for phytoplankton growth, zooplankton grazing, bacterial growth, remineralization and nitrification processes	–

Table A3. Equations of the biogeochemical rates of change of the state variables.

Phytoplankton (Phy_i , $i = 1, 2, 3$)	
$\frac{d\text{CPhy}_i}{dt} = \text{GPP}_i - \text{RespPhy}_i - \text{Exu}_{i,C} - \text{MortPhy}_{i,C} - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{CPhy}_i}$	(A1)
$\frac{d\text{NPhy}_i}{dt} = \text{UptPhy}_{i,\text{NH}_4} + \text{UptPhy}_{i,\text{NO}_3} - \text{Exu}_{i,N} - \text{MortPhy}_{i,N} - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{NPhy}_i}$	(A2)
$X = \text{P, Si}$	
$\frac{d\text{XPhy}_i}{dt} = \text{UptPhy}_{i,\text{XO}_4} - \text{Exu}_{i,X} - \text{MortPhy}_{i,X} - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{XPhy}_i}$	(A3)
$\frac{d\text{ChlPhy}_i}{dt} = \text{Synth}_{i,\text{Chl}} - \text{MortPhy}_{i,\text{Chl}} - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{ChlPhy}_i}$	(A4)
Zooplankton (Zoo_i , $i=1,2,3$)	
$\frac{d\text{CZoo}_i}{dt} = \text{GrowthZoo}_{i,C} - \text{MortZoo}_{i,C} - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{CZoo}_i} - \text{RespZoo}_i^{\text{add}}$	(A5)
Bacteria (Bac)	
$\frac{d\text{CBac}}{dt} = \text{UptBac}_{\text{DOC}} - \text{RespBac} - \text{MortBac}_C - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{CBac}}$	(A6)
Particulate organic matter – small detritus (Dets)	
$X \in [\text{C}, \text{N}, \text{P}]$	
$\frac{d\text{XDets}}{dt} = \sum_{i=1}^3 \text{MortPhy}_{i,X} + \sum_{i=1}^3 \text{Eges}_{i,X} + \sum_{i=1}^2 \text{fr}_{\text{Dets}}^{\text{MortZoo}_i} \text{MortZoo}_{i,X} \dots$	(A7)
$\quad + \text{fr}_{\text{Dets}}^{\text{MortZoo}_3} \text{PredZoo}_{3,X} - \text{RemXDets} - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{XDets}}$	
$\frac{d\text{SiDets}}{dt} = \text{MortPhy}_{3,\text{Si}} + \text{fr}_{\text{Dets}}^{\text{Eges}_{\text{Si}}} \cdot \sum_{i=2}^3 \text{Eges}_{i,\text{Si}} - \text{RemSiDets}$	(A8)
$\frac{d\text{ChlDets}}{dt} = \sum_{i=1}^3 \text{MortPhy}_{i,\text{Chl}} + \sum_{i=1}^3 \text{Eges}_{i,\text{Chl}} - \text{RemChlDets}$	(A9)
Particulate organic matter – large detritus (Det_L)	
$X \in [\text{C}, \text{N}, \text{P}]$,	
$\frac{d\text{XDet}_L}{dt} = \sum_{i=1}^2 \left(1 - \text{fr}_{\text{Dets}}^{\text{MortZoo}_i}\right) \text{MortZoo}_{i,X} + \left(1 - \text{fr}_{\text{Dets}}^{\text{MortZoo}_3}\right) \text{PredZoo}_{3,X} \dots$	(A10)
$\quad - \text{RemXDet}_L - \sum_{j=1}^3 \text{Graz}_{j,\text{XDet}_L}$	
$\frac{d\text{SiDet}_L}{dt} = \left(1 - \text{fr}_{\text{Dets}}^{\text{Eges}_{\text{Si}}}\right) \cdot \sum_{i=2}^3 \text{Eges}_{i,\text{Si}} - \text{RemSiDet}_L$	(A11)
Dissolved organic matter (DOM)	
$X \in [\text{C}, \text{N}, \text{P}]$,	
$\frac{d\text{DOX}}{dt} = \sum_{i=1}^3 \text{Exu}_{i,X} + \sum_{i=1}^3 \text{SloppyFeed}_{i,X} + \text{MortBac}_X + \text{RemXDets} + \text{RemXDet}_L - \text{UptBac}_{\text{DOX}}$	(A12)
Dissolved inorganic matter (DIM)	
$\frac{d\text{NO}_3}{dt} = \text{Nitrif} - \sum_{i=1}^3 \text{UptPhy}_{i,\text{NO}_3}$	(A13)
$\frac{d\text{NH}_4}{dt} = \sum_{i=1}^3 \text{ExcZoo}_{i,\text{NH}_4} + \text{ExcBac}_{\text{NH}_4} - \text{Nitrif} - \sum_{i=1}^3 \text{UptPhy}_{i,\text{NH}_4} - \text{UptBac}_{\text{NH}_4}$	(A14)
$\frac{d\text{PO}_4}{dt} = \sum_{i=1}^3 \text{ExcZoo}_{i,\text{PO}_4} + \text{ExcBac}_{\text{PO}_4} - \sum_{i=1}^3 \text{UptPhy}_{i,\text{PO}_4} - \text{UptBac}_{\text{PO}_4}$	(A15)
$\frac{d\text{SiO}_4}{dt} = \text{Exu}_{3,\text{Si}} + \text{RemSiDets} + \text{RemSiDet}_L - \text{UptPhy}_{3,\text{SiO}_4}$	(A16)

Table A4. Biogeochemical fluxes.

1. Phytoplankton	
Gross primary production	$GPP_i = \frac{a_{Chl,Phy_i} \cdot \varphi_{max,Phy_i} \cdot PAR(z) \cdot f_{Phy_i}^T \cdot ChlPhy_i}{1 + \tau_{Phy_i} \cdot \sigma_{Phy_i} \cdot PAR(z) + \tau_{Phy_i} \cdot \frac{k_d}{k_r} \cdot (\sigma_{Phy_i} \cdot PAR(z))^2}$ (A17)
	$\mu_{Phy_i}^{NR} = \frac{1}{C_{Phy_i}} \cdot GPP_i$ (A18)
Nutrient uptake	$UptPhy_{i,NO_3} = V_{Phy_i,N}^{max} \cdot \frac{NO_3}{NO_3 + k_{NO_3,Phy_i}} \cdot \left(1 - (\delta_{i,1} + \delta_{i,2}) \cdot Inhib \cdot \frac{NH_4}{NH_4 + k_{inhib}}\right) \cdot CPhy_i$ (A19)
	$UptPhy_{i,NH_4} = V_{Phy_i,N}^{max} \cdot \frac{NH_4}{NH_4 + k_{NH_4,Phy_i}} \cdot CPhy_i$ (A20)
	$UptPhy_{i,XO_4} = V_{Phy_i,X}^{max} \cdot \frac{XO_4}{XO_4 + k_{XO_4,Phy_i}} \cdot CPhy_i, X \in [P, Si]$ (A21)
	with $V_{Phy_i,X}^{max} = \mu_{Phy_i}^{NR} \cdot (X/C)_{Phy_i}^{max}$, $X \in [N, P, Si]$ and δ the Kronecker symbol (A22)
Exudation of dissolved organic carbon	$Exu_{i,C} = (1 - gml_i) \cdot GPP_i$ (A23)
	with $\begin{cases} gml_i = 0 & \text{if } (X_{lim}/C)_{Phy_i} < (X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min} \text{ or} \\ gml_i = f_{X_{lim},Phy_i}^Q & \text{if } (X_{lim}/C)_{Phy_i} \in \left[(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min}, (X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max}\right] \text{ or} \\ gml_i = 1 & \text{if } (X_{lim}/C)_{Phy_i} > (X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max} \end{cases}$
	where X_{lim} such as $\frac{(X_{lim}/C)_{Phy_i}}{(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max}} = \min\left(\frac{(X_{lim}/C)_{Phy_i}}{(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max}}\right)$, $X \in [N, P, Si]$
	and $\begin{cases} f_{X_{lim},Phy_1}^Q = 1 - \frac{(X_{lim}/C)_{Phy_1}^{min}}{(X_{lim}/C)_{Phy_1}} \\ f_{X_{lim},Phy_i}^Q = \frac{(X_{lim}/C)_{Phy_i} - (X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min}}{(X_{lim}/C)_{Phy_i} - (X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min} + \beta_{X,Phy_i}} & i = 2, 3 \text{ and } X_{lim} \in [N, P] \\ f_{X_{lim},Phy_3}^Q = \frac{(Si/C)_{Phy_3} - (Si/C)_{Phy_3}^{min}}{(Si/C)_{Phy_3} - (Si/C)_{Phy_3}^{min} + \beta_{Si,Phy_3}} \cdot \frac{(N/C)_{Phy_3}^{10}}{(N/C)_{Phy_3}^{10} + (k_{Si})^{10}} \end{cases}$
Exudation of dissolved organic X (N, P) and SiO ₄	$Exu_{i,N} = \sum_{j=1}^2 \left(1 - f_{uptN,Phy_i}^Q\right) \cdot UptPhy_{i,Nut_j}$ (A24)
	$Exu_{i,X} = \left(1 - f_{uptN,Phy_i}^Q\right) \cdot UptPhy_{i,Nut_j}, j = 3, 4 \quad X \in [P, Si]$ (A25)
resulting from nutrient uptake	where $f_{uptX,Phy_i}^Q = \left(\frac{(X/C)_{Phy_i}^{max} - (X/C)_{Phy_i}}{(X/C)_{Phy_i}^{max} - (X/C)_{Phy_i}^{min}}\right)^{0.5}, X \in [N, P, Si]$ (A26)
Respiration	$RespPhy_i = k_{resp,Phy_i} \cdot gml_i \cdot GPP_i + \sum_j r_{Nut_j,Phy_i} UptPhy_{i,Nut_j}$ (A27)
Chlorophyll synthesis	$Synth_{i,Chl} = \rho_{Phy_i,Chl} \cdot \sum_{j=1}^2 UptPhy_{i,Nut_j}$ (A28)
	$\rho_{Phy_i,Chl} = \frac{(Chl/N)_{Phy_i}^{max} \cdot \mu_{Phy_i}}{a_{Chl,Phy_i} \cdot \varphi_{max,Phy_i} \cdot PAR(z) \cdot (Chl/C)_{Phy_i}} \cdot \frac{1 - \frac{(Chl/N)_{Phy_i}}{(Chl/N)_{Phy_i}^{max}}}{1.05 - \frac{(Chl/N)_{Phy_i}}{(Chl/N)_{Phy_i}^{max}}}$ (A29)
	with $\mu_{Phy_i} = gml_i \cdot \mu_{Phy_i}^{NR}$ (A30)
Senescence	$MortPhy_{i,X} = \tau_{mort,Phy_i} \cdot f_{Phy_i}^T \cdot XPhy_i, X \in [C, N, P, Si, Chl]$ (A31)
2. Zooplankton	
Grazing	$Graz_{i,XPrey} = \frac{f_{Zoo}^T \cdot g_{Zoo_i} \cdot \varphi_{Prey,Zoo_i} \cdot (CPrey)^2 \cdot (X/C)_{Prey} \cdot CZoo_i}{k_{g,Zoo_i} \cdot \left(\sum_{Prey} \varphi_{Prey,Zoo_i} CPrey\right) + \sum_{Prey} \varphi_{Prey,Zoo_i} (CPrey)^2}$ (A32)
	$X \in [C, N, P, Si, Chl]$
Sloppy feeding	$SloppyFeed_{i,X} = \Psi_{Zoo} \cdot \sum_{Prey} Graz_{i,XPrey}, X \in [C, N, P]$ (A33)
Egestion	$Eges_{i,X} = (1 - \beta_{Zoo_i}) \cdot (1 - \Psi_{Zoo}) \cdot \sum_{Prey} Graz_{i,XPrey}, X \in [C, N, P]$ (A34)
	$Eges_{i,X} = \sum_{Prey} Graz_{i,XPrey}, X \in [Si, Chl]$ (A35)
Zooplankton growth	$GrowthZoo_{i,C} = k_{c,Zoo_i} \cdot (Graz_{i,CPrey} - Eges_{i,C} - SloppyFeed_{i,C})$ (A36)
Basal respiration	$RespZoo_i = (1 - k_{c,Zoo_i}) \cdot (Graz_{i,CPrey} - Eges_{i,C} - SloppyFeed_{i,C})$ (A37)

Table A4. Continued.

Dissolved inorganic matter excretion and additional respiration	$FoodZoo_{i,C} = k_{c,Zoo_i} \cdot (Graz_{i,CPrey} - Eges_{i,C} - SloppyFeed_{i,C})$	(A38)
	$FoodZoo_{i,X} = (Graz_{i,XPrey} - Eges_{i,X} - SloppyFeed_{i,X}) \quad X \in [N, P]$	(A39)
	$(X/C)_{FoodZoo_i} = \frac{FoodZoo_{i,X}}{FoodZoo_{i,C}}, \quad X \in [N, P]$	(A40)
	1. If the most limiting element is carbon, i.e. $(N/C)_{FoodZoo_i} > (N/C)_{Zoo_i}$ and $(P/C)_{FoodZoo_i} > (P/C)_{Zoo_i}$: $ExcZoo_{i,XNut} = FoodZoo_{i,X} - (X/C)_{Zoo_i} \cdot FoodZoo_{i,C}$, $X \in [N, P]$ and $XNut \in [NH_4, PO_4]$	(A41)
	2. If the food is carbon-enriched and the most limiting element is $X_1 = [N \text{ or } P]$ found by the following conditions $\min_{X \in [N, P]} \left(\frac{(X/C)_{FoodZoo_i}}{(X/C)_{Zoo_i}} \right)$ and $\left(\frac{(X_1/X_2)_{FoodZoo_i}}{(X_1/X_2)_{Zoo_i}} \right) < 1$ then:	
	$\begin{cases} ExcZoo_{i,X_2Nut} = FoodZoo_{i,X_2} - \frac{(X_2/C)_{Zoo_i}}{(X_1/C)_{Zoo_i}} \cdot FoodZoo_{i,X_1} \\ RespZoo_i^{add} = FoodZoo_{i,C} - \frac{1}{(X_1/C)_{Zoo_i}} \cdot FoodZoo_{i,X} \end{cases}$	(A42)
Mortality	For $i \in [1, 2]$ $\begin{cases} MortZoo_{i,C} = \tau_{mort,Zoo_i} \cdot f_{Zoo}^T \cdot CZoo_i \\ MortZoo_{i,X} = (X/C)_{Zoo_i} \cdot MortZoo_{i,C} \end{cases} \quad X \in [N, P]$	(A43)
	For Zoo_3 $\begin{cases} PredZoo_{3,C} = \tau_{pred} \cdot f_{Zoo}^T \cdot (CZoo_3)^2 \\ PredZoo_{3,X} = (X/C)_{Zoo_3} \cdot PredZoo_{3,C} \end{cases} \quad X \in [N, P]$	(A44)
3. Bacteria		
Uptake of dissolved organic matter	$UptBac_{DOX} = \mu_{Bac} \cdot \left(\frac{DOC}{DOC + k_{DOC}} \right) \cdot (X/C)_{DOM} \cdot CBac, \quad X \in [N, P]$	(A45)
Net bacterial production	$NBP = \varepsilon_{Bac} \cdot UptBac_{DOX}$	(A46)
Uptake and release of nutrients	$(X/C)_{FoodBac} = \frac{1}{\varepsilon_{Bac}} (X/C)_{DOM} \quad X \in [N, P]$	(A47)
	$UptBac_{XNut}^{max} = \mu_{Bac} \cdot (X/C)_{Bac} \cdot \frac{XNut}{XNut + k_{XNut,Bac}} \cdot CBac, \quad X \in [N, P]$	(A48)
	1. If the most limiting element is carbon, i.e. $(N/C)_{FoodBac} > (N/C)_{Bac}$ and $(P/C)_{FoodBac} > (P/C)_{Bac}$: $\begin{cases} UptBac_{XNut} = 0 \quad X \in [N, P] \\ ExcBac_{XNut} = UptBac_{DOX} - \varepsilon_{Bac} \cdot UptBac_{DOX} \cdot (X/C)_{Bac} \quad X \in [N, P] \\ NBP = \varepsilon_{Bac} \cdot UptBac_{DOX} \end{cases}$	(A49)
	2. If the food has a deficit in element X_1 with $X_1 = [N \text{ or } P]$, and the element X_2 with $X_2 \neq X_1 = [N \text{ or } P]$ is in excess relative to carbon, i.e. $(X_1/C)_{FoodBac} \leq (X_1/C)_{Bac}$ and $(X_2/C)_{FoodBac} > (X_2/C)_{Bac}$	
	$\begin{cases} UptBac_{X_1Nut} = \min \left[UptBac_{X_1Nut}^{max}, \varepsilon_{Bac} UptBac_{DOX} \cdot (X_1/C)_{Bac} - UptBac_{DOX_1} \right] \\ UptBac_{DOX_2} = 0 \\ ExcBac_{X_1Nut} = 0 \\ ExcBac_{X_2Nut} = UptBac_{DOX_2} - \varepsilon_{Bac} UptBac_{DOX} \cdot (X_2/C)_{Bac} \\ NBP = \frac{UptBac_{DOX_1} + UptBac_{X_1Nut}}{(X_1/C)_{Bac}} \end{cases}$	(A50)
	3. If the food has both deficit in nitrogen and phosphorus and X_1 is the most limiting element with $X_1 = [N \text{ or } P]$, i.e. $(X_1/C)_{FoodBac} \leq (X_2/C)_{Bac}$ and $(X_2/C)_{FoodBac} \leq (X_2/C)_{Bac}$ with $(X_2/X_1)_{FoodBac} \leq (X_2/X_1)_{Bac}$.	
	$UptBac_{X_1Nut}^* = \min \left[UptBac_{X_1Nut}^{max}, NPB \cdot (X_1/C)_{Bac} - UptBac_{DOX_1} \right]$	
	If $UptBac_{DOX_2} \leq (UptBac_{DOX_1} + UptBac_{X_1Nut}^*) \cdot (X_2/X_1)_{Bac}$ then	
	$\begin{cases} UptBac_{X_2Nut} = \min \left[UptBac_{X_2Nut}^{max}, (UptBac_{DOX_1} + UptBac_{X_1Nut}^*) \cdot (X_2/X_1)_{Bac} - UptBac_{DOX_2} \right] \\ ExcBac_{X_2Nut} = 0 \\ UptBac_{X_1Nut} = \min \left[UptBac_{X_1Nut}^*, (UptBac_{X_2Nut}^{max} + UptBac_{DOX_2}) \cdot (X_1/X_2)_{Bac} - UptBac_{DOX_1} \right] \\ ExcBac_{X_1Nut} = 0 \\ NBP = \frac{UptBac_{DOX_1} + UptBac_{X_1Nut}}{(X_1/C)_{Bac}} \end{cases}$	(A51)

Table A4. Continued.

else	$\begin{cases} \text{UptBac}_{X_2\text{Nut}} = 0 \\ \text{ExcBac}_{X_2\text{Nut}} = \text{UptBac}_{\text{DOX}_2} - (\text{UptBac}_{\text{DOX}_1} + \text{UptBac}_{X_1\text{Nut}}) \cdot (X_2/X_1) \\ \text{UptBac}_{X_1\text{Nut}} = \text{UptBac}_{X_1\text{Nut}}^* \\ \text{ExcBac}_{X_1\text{Nut}} = 0 \\ \text{NPB} = \frac{\text{UptBac}_{\text{DOX}_1} + \text{UptBac}_{X_1\text{Nut}}}{(X_1/C)_{\text{Bac}}} \end{cases} \quad (\text{A52})$
Respiration	$\text{RespBac} = \text{NBP} \cdot \left(\frac{1}{\varepsilon_{\text{Bac}}} - 1 \right)$ (A53)
Mortality	$\text{MortBac}_X = \tau_{\text{mort,Bac}} \cdot f_{\text{Bac}}^T \cdot (X/C)_{\text{Bac}} \cdot \text{CBac}, X \in [\text{C}, \text{N}, \text{P}]$ (A54)
4. Other process	
Nitrification	$\text{Nitrif} = \tau_{\text{nitrif}} \cdot \text{NH}_4 \cdot f_{\text{Nitrif}}^T \cdot \left(1 - \frac{\text{PAR}(z)}{\text{PAR}_{\text{surf}}} \right)$ (A55)
Remineralization	$\text{Rem}_{\text{XDetS,L}} = \tau_{\text{rem,XDet}} \cdot \text{XDet}_{\text{S,L}}$ (A56)
Temperature function for phytoplankton, zooplankton and bacterial growth, and nitrification	$f^T(T) = Q_{10} \left(\frac{T - T^{\text{REF}}}{10} \right), Q_{10}$ and T^{REF} empirical constants (A57)

Table A5. Biogeochemical parameters.

Symbol	Description	Unit	Value			Reference
			Phy1	Phy2	Phy3	
Phytoplankton						
$\varphi_{\max, \text{Phy}_i}$	Maximum quantum yield	mmolC J^{-1}	1.3d-4	1.5d-4	2.6d-4	1, 2, c
$a_{\text{Chl}, \text{Phy}_i}$	Chl-specific absorption coeff.	$\text{m}^2 \text{mgChl}^{-1}$	0.032	0.016	0.013	2, c
τ_{Phy_i}	Renewal time of photosystems	d	2.3d-8	3.5d-8	4.7d-8	3, c
σ_{Phy_i}	Cross-section of photosystems	$\text{m}^2 \text{J}^{-1}$	18	12	9	4, 5, c
k_d	Dimensionless photoinhibition rate	–	2.6d-8	2.6d-8	2.6d-8	6
k_r	Rate of repair of photoinhibition damaged PSII	d	2.3d-9	2.3d-9	2.3d-9	6
$(\text{N}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\min}$	Minimal internal N/C quota	molN molC^{-1}	0.05	0.05	0.05	7, 8, 9
$(\text{N}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\max}$	Maximal internal N/C quota	molN molC^{-1}	0.35	0.35	0.35	7, 8, 9
$(\text{P}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\min}$	Minimal internal P/C quota	molP molC^{-1}	0.004	0.002	0.002	8, 9, 10, 11
$(\text{P}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\max}$	Maximal internal P/C quota	molP molC^{-1}	0.005	0.005	0.010	8, 9, 10, 11
$(\text{Si}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\min}$	Minimal internal Si/C quota	molSi molC^{-1}	–	–	0.05	9, 11
$(\text{Si}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\max}$	Maximal internal Si/C quota	molSi molC^{-1}	–	–	0.5	9, 11
$(\text{Chl}/\text{N})_{\text{Phy}_i}^{\max}$	Maximal internal Chl/N quota	molChl molN^{-1}	4.7	5.0	5.0	12, 13, c
Q_{Phy}^{10}	Temperature coefficient	–	2.0	2.0	2.0	14
$T_{\text{Phy}}^{\text{REF}}$	Reference temperature	$^{\circ}\text{C}$	20	20	20	c
$\beta_{\text{N}, \text{Phy}_i}$	Nitrogen parameter for growth rate limitation	molN molC^{-1}	–	0.0072	0.002	c
$\beta_{\text{P}, \text{Phy}_i}$	Phosphorus parameter for growth rate limitation	molP molC^{-1}	–	0.0002	0.0005	c
$\beta_{\text{Si}, \text{Phy}_i}$	Silica parameter for growth rate limitation	molSi molC^{-1}	–	–	0.004	c
k_{Si}	Nitrogen parameter for growth rate limitation by silica	molN molC^{-1}	–	–	0.1	c
$k_{\text{resp}, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for growth	–	0.3	0.25	0.2	13, 15, c
$k_{\text{NO}_3, \text{Phy}_i}$	Half saturation constant for NO_3	mmolN m^{-3}	0.5	0.7	1.0	11, 16, 17, c
$k_{\text{NH}_4, \text{Phy}_i}$	Half saturation constant for NH_4	mmolN m^{-3}	0.1	0.3	0.7	16, 17, c
k_{inhib}	Inhibition coefficient by NH_4	mmolN m^{-3}	0.578	0.578	–	16
Inhib	Inhibition parameter by NH_4	–	0.82	0.82	–	16
$k_{\text{PO}_4, \text{Phy}_i}$	Half saturation constant for PO_4	mmolP m^{-3}	0.3	1.0	1.2	11, 17, 18, c
$k_{\text{SiO}_4, \text{Phy}_i}$	Half saturation constant for SiO_4	mmolSi m^{-3}	–	–	1.2	11, c
$r_{\text{NO}_3, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for NO_3 uptake	molC molN^{-1}	0.397	0.397	0.397	15
$r_{\text{NH}_4, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for NH_4 uptake	molC molN^{-1}	0.198	0.198	0.198	15
$r_{\text{PO}_4, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for PO_4 uptake	molC molP^{-1}	0.155	0.155	0.155	15
$r_{\text{SiO}_4, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for SiO_4 uptake	molC molSi^{-1}	–	–	0.140	15
$\tau_{\text{mort}, \text{Phy}_i}$	Phytoplankton i senescence rate	d^{-1}	0.16	0.13	0.10	19, c
$w_{\text{s}, \text{Phy}_i}$	Sinking rate of Phytoplankton i	m d^{-1}	–	–	0.7	20, c
Zooplankton			Zoo1	Zoo2	Zoo3	
g_{Zoo_i}	Maximum grazing rate	d^{-1}	3.89	3.63	0.43	21, 22, c
$k_{\text{g}, \text{Zoo}_i}$	Half saturation constant	mmolC m^{-3}	5	8.5	20	23, c
$k_{\text{c}, \text{Zoo}_i}$	Net growth efficiency	–	0.8	0.8	0.8	24
Ψ_{Zoo}	Sloppy feeding fraction	–	0.23	0.23	0.23	24
β_{Zoo_i}	Assimilation efficiency	–	0.6	0.6	0.6	24
$(\text{N}/\text{C})_{\text{Zoo}_i}$	Internal N/C quota	molN molC^{-1}	0.18	0.18	0.18	25, 26, 27
$(\text{P}/\text{C})_{\text{Zoo}_i}$	Internal P/C quota	molP molC^{-1}	0.013	0.013	0.013	25, 26, 27, c
$\tau_{\text{mort}, \text{Zoo}_i}$	Natural mortality rate	d^{-1}	0.112	0.086	–	c
τ_{pred}	Predation mortality rate	$\text{m}^3 (\text{mmolC d})^{-1}$	–	–	0.061	c
$f_{\text{Dets}}^{\text{EgesSi}}$	Ratio small/large particulate organic silica in residues of egestion	–	–	0.8	0.8	c
$f_{\text{Dets}}^{\text{MortZoo}_i}$	Ratio small/large detritus in zooplankton loss term	–	1	1	0.95	c
Q_{Zoo}^{10}	Temperature coefficient	–	2.0	2.0	2.0	14
$T_{\text{Zoo}}^{\text{REF}}$	Reference temperature	$^{\circ}\text{C}$	20	20	20	c

Table A5. Continued.

Bacteria				
μ_{Bac}	Maximum DOC uptake	d^{-1}	4.32	20, c
k_{DOC}	Half-saturation for DOC uptake	mmolC m^{-3}	25	23
$k_{\text{NH}_4, \text{Bac}}$	Half-saturation for NH_4 uptake	mmolN m^{-3}	0.2	23, c
$k_{\text{PO}_4, \text{Bac}}$	Half-saturation for PO_4 uptake	mmolP m^{-3}	0.007	29, c
$(\text{N/C})_{\text{Bac}}$	Bacteria internal N/C quota	molN molC^{-1}	0.232	26
$(\text{P/C})_{\text{Bac}}$	Bacteria internal P/C quota	molP molC^{-1}	0.022	30
ε_{Bac}	Bacteria gross growth efficiency	–	0.3	23, c
$\tau_{\text{mort, Bac}}$	Bacteria mortality rate	d^{-1}	0.060	20
Q_{Bac}^{10}	Temperature coefficient	–	2.95	26
$T_{\text{Bac}}^{\text{REF}}$	Reference temperature	$^{\circ}\text{C}$	20	c
Non-living matter				
$\tau_{\text{rem, CDet}}$	Detritus remineralisation rate, C	d^{-1}	0.04	23, c
$\tau_{\text{rem, NDet}}$	Detritus remineralisation rate, N	d^{-1}	0.05	23, c
$\tau_{\text{rem, PDet}}$	Detritus remineralisation rate, P	d^{-1}	0.06	29, c
$\tau_{\text{rem, ChlDet}}$	Detritus remineralisation rate, Chl	d^{-1}	0.1	C
$\tau_{\text{rem, SiDet}}$	Detritus remineralisation rate, Si	d^{-1}	0.005	19
$w_{\text{s, DetS}}$	Small detritus sinking rate	m d^{-1}	0.7	20
$w_{\text{s, DetL}}$	Large detritus sinking rate	m d^{-1}	90	20, c
τ_{nitrif}	Nitrification rate	d^{-1}	0.05	20, c
Q_{nitrif}^{10}	Temperature coefficient for nitrification	–	2.37	26
$T_{\text{nitrif}}^{\text{REF}}$	Reference temperature for nitrification	$^{\circ}\text{C}$	10	c
Q_{rem}^{10}	Temperature coefficient for remineralization	–	2.95	26
$T_{\text{rem}}^{\text{REF}}$	Reference temperature for remineralization	$^{\circ}\text{C}$	20	c

Table A6. Zooplankton grazing parameters.

$\varphi_{\text{Prey,Zoo}_i}$	Bacteria	Phy ₁	Phy ₂	Phy ₃	Zoo ₁	Zoo ₂	sPOM
Zoo ₁	0.35	0.65	0	0	0	0	0
Zoo ₂	0.08	0.06	0.30	0.05	0.35	0.12	0.04
Zoo ₃	0	0	0	0.5	0	0.45	0.05

Parameters of the biogeochemical model and references: (c) Calibration; (1) Babin et al. (1996); (2) Claustre et al. (2005); (3) Laney et al. (2005); (4) Moore et al. (2003); (5) Gorbunov et al. (1999); (6) Oliver et al. (2003); (7) Heldal et al. (2003); (8) Riegman et al. (2000); (9) Geider et al. (1998); (10) Bertilsson et al. (2003); (11) Sarthou et al. (2005); (12) Geider et al. (1997); (13) Sondergaard and Theil-Nielsen (1997); (14) Baretta-Bekker et al. (1997); (15) Cannell and Thornley (2000); (16) Harrison et al. (1996); (17) Tyrrell and Taylor (1996); (18) Timmermans et al. (2005); (19) Fasham et al. (2006); (20) Lacroix and Grégoire (2002); (21) Christaki et al. (2002); (22) Nejtgaard et al. (1997); (23) Hansen et al. (1997); (24) Anderson and Pondaven (2003); (25) Eccleston-Parry and Leadbeater (1994); (26) Vichi et al. (2007); (27) Goldman et al. (1987); (28) Liu and Dagg (2003); (29) Thingstad et al. (1993); (30) Thingstad (2005)

Appendix B

Model description and biogeochemical processes

B1 Phytoplankton processes

The representation of the phytoplankton processes is derived from the model Eco3m presented and validated in Baklouti et al. (2006a, b). This version however was quite simple since it represented one generic compartment of phytoplankton expressed under carbon, nitrogen, and chlorophyll contents with potential limitation of phytoplankton growth by inorganic and organic nitrogen resource only. In the present work, this based-model has been extended to represent the different phytoplankton functional types computed in terms of carbon, nitrogen, phosphorus, silica (only for Phy₃), and chlorophyll contents with potential multi-nutrient limitation for their growth. Moreover, the relative internal composition, i.e. the stoichiometry of each functional type, is considered as variable in accordance with field observations (e.g. Geider and La Roche, 2002; Sañudo-Wilhelmy et al., 2004); and then internal contents of carbon, nitrogen, phosphorus, and silica independently vary in a specified range for a given functional type according to the prevailing conditions in the nutrient resources at a given period.

The processes that drive the dynamic of biomass development of phytoplankton functional types are the gross primary production, autotrophic respiration, chlorophyll synthesis, exudation of dissolved organic carbon, the uptake of nutrient, exudation of dissolved organic matter following the uptake of nutrients and the senescence, e.g. including viral lyses (Tables A2, A3, A4). Other elements constituting phytoplankton (N, P, and Si) are obtained from nutrient uptake. A nutrient deficit leads to the exudation of DOC. Exudation of assimilated nutrient is also possible under dissolved organic matter if there are surpluses of nitrogen, phosphorus, or silica relative to carbon. Another part of

the fixed carbon is consumed by respiration and rejected under the CO₂ form. A respiratory cost is counted due to the nutrient uptake. The chlorophyll synthesis is surely controlled by light, but this process is also affected by the nutrient resource in nitrogen that is required for the building of pigment-protein complexes in chloroplasts. The senescence of phytoplankton gives in fine some detritus of POM.

B2 Zooplankton processes

The zooplankton model is an adapted version of the stoichiometric model developed for heterotrophs by Anderson and Pondaven (2003) and applied in the Ligurian sea by Raick et al. (2005, 2006). The model developed by Raick et al. (2005, 2006) initially considered the cycles of carbon and nitrogen and the present work extended it to the cycles of phosphorus and silica. But the principles at the base of this model were preserved. For instance, the different zooplankton functional types are considered as having the ability to maintain constant their internal composition referring to some previous experimental works (e.g. Hessen, 1990; Urabe and Watanabe, 1992; Sterner and Robinson, 1994). Then the intensity of the excretion and respiration processes will depend on the imbalance in the elemental composition between their biomass and the ingested food. The grazing, egestion, sloppy feeding, excretion, respiration, mortality, and predation by higher trophic level are the main processes driving the dynamics of zooplankton biomass at each time step in the model.

Depending on the zooplankton type considered, zooplankton can ingest some different phytoplankton types, bacteria, organic detritus, and other categories of zooplankton and even feeds on its own group (cannibalism). The size criteria drives the pattern of grazing for a given zooplankton type, which preferentially consumes preys with a size smaller than one or two orders of magnitude (Parsons et al., 1984) according to a classical Holling II law (Gentleman et al., 2003). During grazing, a significant fraction of the consumed prey is not ingested by zooplankton and is directly released under dissolved organic matter; this is the process of “sloppy feeding” (Anderson and Williams, 1998). In the ingested fraction, a portion is egested (production of fecal pellets). A further part of ingested carbon is also respired and feeds the CO₂ pool. Homeostatic regulation of the elemental composition is made via the excretion process and zooplankton then acts as remineralizers under certain trophic conditions by releasing dissolved inorganic matter (phosphate and ammonium). The mortality process is a linear term of the zooplankton content for the nano- and micro-zooplankton and a quadratic term for meso-zooplankton (Fasham et al., 2006). It produces particulate organic matter (small and large detritus).

B3 Bacteria and remineralization processes

The representation of bacteria processes is an advanced version of the model developed in Anderson and Pondaven (2003) and also extended and implemented in the Ligurian sea by Raick et al. (2005, 2006). The latter version accounts for a limitation of bacterial growth by carbon and nitrogen availability only. We further add in the present study a potential control of growth by phosphorus availability that is a characteristic feature of pico-heterotrophs community in NW Mediterranean Sea (Thingstad et al., 1998). Bacteria first absorb dissolved organic matter but they can also assimilate nutrients (ammonium and/or phosphate) if DON and/or DOP are lacking. On the contrary, they can also act as remineralizers by excreting nutrients when they are carbon-limited compared to nitrogen and phosphorus, i.e. when the DOC:DON and/or DOC/DOP ratios are inferior to the C:N and/or P internal ratios (Kirchman et al., 2000). The excretion, the nutrient uptake, and respiration are processes that make possible the control by bacteria of their stoichiometry. The occurrence and the intensity of these processes enable to maintain constant the internal composition of pico-heterotrophs. The processes that drive the dynamics of the bacteria compartment are the uptake of DOM and of nutrients, the excretion of nutrients, respiration, and mortality.

The process of remineralization of POM here stands for the hydrolysis activity of particle-attached bacterial community. We have chosen to represent this type of bacterial process in an implicit way contrary to other pico-heterotrophs processes because global knowledge on ecology and specific activity of the particle-attached bacteria is relatively still missing (Ghiglione et al., 2007). This process feeds DOM pool for CDet, NDet, PDet, and ChlDet and silicates for particles of biogenic silica. The rate of remineralization $\tau_{\text{rem},X\text{Det}}$ is assumed to be depending on the element X considered for detritus but not on its mass.

B4 Coupling between the hydrodynamic and the biogeochemical model

Because an on-line coupling would have been computationally too expensive, simulations with the hydrodynamic model were first performed, storing daily averaged current, turbulent diffusion coefficient, and temperature. Then the biogeochemical model was run using the circulation model results as forcing functions, with a 2-h time step.

The rate of change of the concentration C of each biogeochemical state variable was the sum of a physical rate of change and the biogeochemical one detailed in Table A3.

The physical rate of the concentration C was computed by using the advection-diffusion equation:

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial uC}{\partial x} + \frac{\partial vC}{\partial y} + \frac{\partial (w - w_s)C}{\partial z} = -\frac{\partial F}{\partial z} + S \quad (\text{B1})$$

where u , v , w are the three components of the current velocity, F is the vertical turbulent flux given by $K_z \cdot \frac{\partial C}{\partial z}$, K_z is the vertical diffusivity calculated by the hydrodynamic model, and w_s is the settling velocity. A positive definite, upwind advection scheme is used (with a corresponding diffusion in the direction of the x -component of the current, u , given by $\frac{|u| \cdot \Delta x}{2}$). S represents the sources such as river inputs.

Light availability for the photosynthesis of phytoplankton is computed by distinguishing the parts of light penetrating in low and short wavelength as follows:

$$\text{PAR}(z) = \text{PAR}(z=0) (1 - \text{albedo})$$

$$\left(p_l \cdot \exp \left[- \int_0^z k_{l,w} + k_{l,p} \cdot \text{ChlPhy}(z) + k_{l,s} \cdot \text{PIM}(z) \right] + \dots \right. \\ \left. (1 - p_l) \cdot \exp \left[- \int_0^z k_{s,w} + k_{s,p} \cdot \text{ChlPhy}(z) + k_{s,s} \cdot \text{PIM}(z) \right] \right. \\ \left. + 0.0068 \cdot \text{DOC}(z) - 0.4579 \right) \quad (\text{B2})$$

where $\text{PAR}(z=0)$, the photosynthetically available irradiance at the surface, is assumed to be 43% of the irradiance given by the meteorological ALADIN model. z is the depth. The percent of reflected irradiance, i.e. albedo, is set to 0.05. p_l is the percent of PAR with long wavelength, k_w is the background extinction coefficient of water, k_p is the extinction coefficient due to phytoplankton, and k_s is the extinction coefficient due to suspended inorganic matter. The indices “s” and “l” stand for short and long wavelengths, respectively. An empirical linear relationship, found in the Rhone River plume (J. Para, personal communication, 2010) between light absorption by CDOM and DOC contents in the short wavelength, is used.

Acknowledgements. We are deeply indebted to P. Marsaleix, D. Bonnet and D. Bottjer for the discussions which helped us to improve the model. This work was mainly funded by the French ANR (Agence Nationale de la Recherche) through the CHACCRA project (Climate and Human-induced Alterations in Carbon Cycling at the River-seA connection). The support of the SESAME project (Contract No. GOCE-2006-036949) from the sixth Framework Program of the European Commission is also acknowledged. The BIOPRHOFI cruise was supported by the CNRS-INSU within the framework of the French Programme National d’Environnement Côtier (PNEC). We thank the captain and crew of the R/V *Le Suroît*, but above all, experimenters on board or in the laboratory for providing us reliable measurements: L. Oriol, C. Courties, U. Christaki, P. Raimbault, W. H. Jeffrey, N. Garcia, J. L. Fuda, N. Batailler, B. Rivière and M. Abboudi.

Edited by: L. Bopp



The publication of this article is financed by CNRS-INSU.

References

- Allen, J. I., Holt, J. T., Blackford, J., and Proctor, R.: Error quantification of a high-resolution coupled hydrodynamic-ecosystem coastal-ocean model: Part 2. Chlorophyll-a, nutrients and SPM, *J. Marine Syst.*, 68, 381–404, doi:10.1016/j.jmarsys.2007.01.005, 2007.
- Aller, R. C.: Mobile deltaic and continental shelf muds as suboxic, fluidized bed reactors, *Mar. Chem.*, 61, 143–155, 1998.
- Anderson, T. R. and Pondaven, P.: Non-redfield carbon and nitrogen cycling in the Sargasso Sea: pelagic imbalances and export flux, *Deep-Sea Res. Pt. 1*, 50, 573–591, 2003.
- Anderson, T. R. and Williams, P. J. L. B.: Modelling the Seasonal Cycle of Dissolved Organic Carbon at Station E1 in the English Channel, *Estuar. Coast Shelf S.*, 46, 93–109, 1998.
- Avril, B.: DOC dynamics in the northwestern Mediterranean Sea (DYFAMED site), *Deep-Sea Res. Pt. 2*, 49, 2163–2182, 2002.
- Babin, M., Morel, A., Claustre, H., Bricaud, A., Kolber, Z., and Falkowski, P. G.: Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems, *Deep-Sea Res. Pt. 1*, 43, 1241–1272, 1996.
- Babin, M., Stramski, D., Ferrari, G. M., Claustre, H., Bricaud, A., Obolensky, G., and Hoepffner, N.: Variations in the light absorption coefficients of phytoplankton, nonalgal particles, and dissolved organic matter in coastal waters around Europe, *J. Geophys. Res.*, 108, 3211, doi:10.1029/2001JC000882, 2003.
- Baklouti, M., Diaz, F., Pinazo, C., Faure, V., and Quéguiner, B.: Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for models of marine pelagic ecosystems and description of a new model, *Prog. Oceanogr.*, 71, 1–33, 2006a.
- Baklouti, M., Faure, V., Pawlowski, L., and Sciandra, A.: Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling, *Prog. Oceanogr.*, 71, 34–58, 2006b.
- Baretta-Bekker, J. G., Baretta, J. W., and Ebenhöf, W.: Microbial dynamics in the marine ecosystem model ERSEM II with decoupled carbon assimilation and nutrient uptake, *J. Sea Res.*, 38, 195–211, 1997.
- Bertilsson, S., Berglund, O., Karl, D. M., and Chisholm, S. W.: Elemental composition of marine Prochlorococcus and Synechococcus: Implications for the ecological stoichiometry of the sea, *Limnol. Oceanogr.*, 48, 1721–1731, 2003.
- Bianchi, M., Feliatra, and Lefevre, D.: Regulation of nitrification in the land-ocean contact area of the Rhone River plume (NW Mediterranean), *Aquat. Microb. Ecol.*, 18, 301–312, 1999.
- Bosc, E.: Variations saisonnières et interannuelles de la biomasse phytoplanctonique et de la production primaire en Méditerranée: Evaluation et utilisation des données satellitales de couleur de l'océan, Ph.D. thesis, 2002.
- Breed, G. A., Jackson, G. A., and Richardson, T. L.: Sedimentation, carbon export and food web structure in the Mississippi River plume described by inverse analysis, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 278, 35–51, 2004.
- Calmet, D. and Fernandez, J. M.: Caesium distribution in north-west Mediterranean seawater, suspended particles and sediments, *Cont. Shelf. Res.*, 10, 895–913, 1990.
- Cannell, M. G. R. and Thornley, J. H. M.: Nitrogen States in Plant Ecosystems: A Viewpoint, *Ann. Bot.-London*, 86, 1161–1167, 2000.
- Cathalot, C., Rabouille, C., Pastor, L., Deflandre, B., Viollier, E., Buscail, R., Grémare, A., Treignier, C., and Pruski, A.: Temporal variability of carbon recycling in coastal sediments influenced by rivers: assessing the impact of flood inputs in the Rhône River prodelta, *Biogeosciences*, 7, 1187–1205, doi:10.5194/bg-7-1187-2010, 2010.
- Charles, F., Lantoine, F., Brugel, S., Chrétiennot-Dinet, M. J., Quiroga, I., and Rivière, B.: Seasonal survey of the phytoplankton biomass, composition and production in a littoral NW Mediterranean site, with special emphasis on the picoplanktonic contribution, *Estuar. Coast Shelf S.*, 65, 199–212, 2005.
- Christaki, U., Van Wambeke, F., Christou, E. D., Conan, P., and Gaudy, R.: Food web structure variability in the surface layer, at a fixed station influenced by the North Western Mediterranean Current, *Hydrobiologia*, 321, 145–153, 1996.
- Christaki, U., Courties, C., Karayanni, H., Giannakourou, A., Maravelias, C., Kormas, K. A., and Lebaron, P.: Dynamic Characteristics of Prochlorococcus and Synechococcus Consumption by Bacterivorous Nanoflagellates, *Microb. Ecol.*, 43, 341–352, 2002.
- Christaki, U., Courties, C., Joux, F., Jeffrey, W. H., Neveux, J., and Naudin, J. J.: Community structure and trophic role of ciliates and heterotrophic nanoflagellates in Rhone River diluted mesoscale structures (NW Mediterranean Sea), *Aquat. Microb. Ecol.*, 57, 263–277, 2009.
- Claustre, H.: The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures, *Limnol. Oceanogr.*, 39, 1206–1210, 1994.
- Claustre, H., Babin, M., Merien, D., Ras, J., Prieur, L., Dallot, S., Prasil, O., Dousova, H., and Moutin, T.: Toward a taxon-specific parameterization of bio-optical models of primary production: A case study in the North Atlantic, *J. Geophys. Res.*, 110, C07S12, doi:doi:10.1029/2004JC002634, 2005.
- Cotner, J. B. and Wetzel, R. G.: Uptake of dissolved inorganic and organic phosphorus compounds by phytoplankton and bacterioplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 37, 232–243, 1992.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quinones, R. A., Shannon, L. J., and Verheye, H. M.: Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems, *J. Mar. Sci.*, 57, 603–618, 2000.
- Dagg, M. J., Benner, R., Lohrenz, S., and Lawrence, D.: Transformation of dissolved and particulate materials on continental shelves influenced by large rivers: plume processes, *Cont. Shelf. Res.*, 24, 833–858, 2004.
- Dagg, M. J., Bianchi, T., McKee, B., and Powell, R.: Fates of dissolved and particulate materials from the Mississippi river immediately after discharge into the northern Gulf of Mexico, USA,

- during a period of low wind stress, *Cont. Shelf. Res.*, 28, 1443–1450, 2008.
- Diaz, F., Raimbault, P., Boudjellal, B., Garcia, N., and Moutin, T.: Early spring phosphorus limitation of primary productivity in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions), *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 211, 51–62, 2001.
- Diaz, F., Naudin, J. J., Courties, C., Rimmelin, P., and Oriol, L.: Biogeochemical and ecological functioning of the low-salinity water lenses in the region of the Rhone River freshwater influence, NW Mediterranean Sea, *Cont. Shelf. Res.*, 28, 1511–1526, 2008.
- Durrieu de Madron, X., Abassi, A., Heussner, S., Monaco, A., Aloisi, J. C., Radakovitch, O., Giresse, P., Buscail, R., and Kerhervé, P.: Particulate matter and organic carbon budgets for the Gulf of Lions (NW Mediterranean), *Oceanol. Acta*, 23, 717–730, 2000.
- Eccleston-Parry, J. D. and Leadbeater, B. S. C.: The effect of long-term low bacterial density on the growth kinetics of three marine heterotrophic nanoflagellates, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 177, 219–233, 1994.
- Estournel, C., Kondrachoff, V., Marsaleix, P., and Vehil, R.: The plume of the Rhone: numerical simulation and remote sensing, *Cont. Shelf. Res.*, 17, 899–924, 1997.
- Estournel, C., Broche, P., Marsaleix, P., Devenon, J. L., Auclair, F., and Vehil, R.: The Rhone River Plume in Unsteady Conditions: Numerical and Experimental Results, *Estuar. Coast Shelf S.*, 53, 25–38, 2001.
- Estournel, C., Durrieu de Madron, X., Marsaleix, P., Auclair, F., Julliand, C., and Vehil, R.: Observation and modeling of the winter coastal oceanic circulation in the Gulf of Lion under wind conditions influenced by the continental orography (FETCH experiment), *J. Geophys. Res.*, 108, 8059, doi:10.1029/2001JC000825, 2003.
- Fasham, M. J. R., Flynn, K. J., Pondaven, P., Anderson, T. R., and Boyd, P. W.: Development of a robust marine ecosystem model to predict the role of iron in biogeochemical cycles: A comparison of results for iron-replete and iron-limited areas, and the SOIREE iron-enrichment experiment, *Deep-Sea Res. Pt. 1*, 53, 333–366, 2006.
- Ferrier-Pagès, C. and Rassoulzadegan, F.: Seasonal impact of the microzooplankton on pico- and nanoplankton growth rates in the northwest Mediterranean Sea, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 108, 283–294, 1994.
- Gao, S. and Wang, Y. P.: Changes in material fluxes from the Changjiang River and their implications on the adjoining continental shelf ecosystem, *Cont. Shelf. Res.*, 28, 1490–1500, 2008.
- Gaudy, R., Pagano, M., and Lochet, F.: Zooplankton feeding on seston in the Rhone River plume area (NW Mediterranean Sea) in May 1988, *Hydrobiologia*, 207, 241–249, 1990.
- Gaudy, R., Youssara, F., Diaz, F., and Raimbault, P.: Biomass, metabolism and nutrition of zooplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean), *Oceanol. Acta*, 26(4), 357–372, 2003.
- Geider, R. and La Roche, J.: Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis, *Eur. J. Phycol.*, 37, 1–17, 2002.
- Geider, R. J., MacIntyre, H. L., and Kana, T. M.: Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 143, 187–200, 1997.
- Geider, R. J., Macintyre, H. L., Graziano, L. M., and McKay, R. M. L.: Responses of the photosynthetic apparatus of *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) to nitrogen and phosphorus limitation, *Eur. J. Phycol.*, 33, 315–332, 1998.
- Gentleman, W., Leising, A., Frost, B., Strom, S., and Murray, J.: Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics, *Deep-Sea Res. Pt. 2*, 50, 2847–2875, 2003.
- Ghiglione, J. F., Mevel, G., Pujo-Pay, M., Mousseau, L., Lebaron, P., and Goutx, M.: Diel and Seasonal Variations in Abundance, Activity, and Community Structure of Particle-Attached and Free-Living Bacteria in NW Mediterranean Sea, *Microb. Ecol.*, 54, 217–231, 2007.
- Gilbes, F., Müller-Karger, F. E., and Del Castillo, C. E.: New evidence for the West Florida Shelf Plume, *Cont. Shelf. Res.*, 22, 2479–2496, 2002.
- Goldman, J. G., Caron, D. A., and Dennett, M. R.: Nutrient cycling in a microflagellate food chain: IV. Phytoplankton-microflagellate interactions, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 38, 75–87, 1987.
- Gomez, F. and Gorsky, G.: Annual microplankton cycles in Villefranche Bay, Ligurian Sea, NW Mediterranean, *J. Plankton Res.*, 25, 323–339, 2003.
- Gorbunov, M. Y., Kolber, Z. S., and Falkowski, P. G.: Measuring photosynthetic parameters in individual algal cells by Fast Repetition Rate fluorometry, *Photosynth. Res.*, 62, 141–153, 1999.
- Got, H. and Aloisi, J. C.: The Holocene sedimentation on the Gulf of Lions margin: a quantitative approach, *Cont. Shelf. Res.*, 10, 841–855, 1990.
- Green, R., Bianchi, T. S., Dagg, M. J., Walker, N. D., and Breed, G. A.: An organic carbon budget for the Mississippi River turbidity plume and plume contributions to air-sea CO₂ fluxes and bottom water hypoxia, *Estuar. Coast.*, 29, 579–597, 2006.
- Grégoire, M., Soetaert, K., Nezhlin, N., and Kostianov, A.: Modeling the nitrogen cycling and plankton productivity in the Black Sea using a three-dimensional interdisciplinary model, *J. Geophys. Res.*, 109, C05007, doi:10.1029/2001JC001014, 2004.
- Hansen, P. J., Bjørnsen, P. K., and Hansen, B. W.: Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2–2,000- μ m body size range, *Limnol. Oceanogr.*, 42, 687–704, 1997.
- Harrison, W. G., Harris, L. R., and Irwin, B. D.: The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer: Nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentrations, *Limnol. Oceanogr.*, 41, 16–32, 1996.
- Heldal, M., Scanlan, D. J., Norland, S., Thingstad, F., and Mann, N. H.: Elemental composition of single cells of various strains of marine Prochlorococcus and Synechococcus using X-ray microanalysis, *Limnol. Oceanogr.*, 48, 1732–1743, 2003.
- Herrmann, M.: Prix Prud'homme 2010: “La formation d'eau dense en Méditerranée: interactions d'échelles, changement climatique et écosystèmes”, *La Météorologie*, 70, 1–10, 2010.
- Hessen, D. O.: Carbon, nitrogen and phosphorus status in *Daphnia* at varying food conditions, *J. Plankton Res.*, 12, 1239–1249, 1990.
- James, I. D.: Advection schemes for shelf sea models, *J. Marine Syst.*, 8, 237–254, 1996.
- Joux, F., Servais, P., Naudin, J. J., Lebaron, P., Oriol, L., and Courties, C.: Distribution of Picophytoplankton and

- bacterioplankton along a river plume gradient in the Mediterranean sea, *Vie Milieu*, 55, 197–208, 2005.
- Joux, F., Jeffrey, W. H., Abboudi, M., Neveux, J., Pujo-Pay, M., Oriol, L., and Naudin, J. J.: Ultraviolet Radiation in the Rhône River Lenses of Low Salinity and in Marine Waters of the North-western Mediterranean Sea: Attenuation and Effects on Bacterial Activities and Net Community Production, *Photochem. Photobiol.*, 85, 783–793, 2009.
- Kirchman, D. L., Meon, B., Cottrell, M. T., Hutchins, D. A., Weeks, D., and Bruland, K. W.: Carbon versus iron limitation of bacterial growth in the California upwelling regime, *Limnol. Oceanogr.*, 45, 1681–1688, 2000.
- Kouwenberg, J. H. M.: Copepod Distribution in Relation to Seasonal Hydrographics and Spatial Structure in the North-western Mediterranean (Golfe du Lion), *Estuar. Coast Shelf S.*, 38, 69–90, 1994.
- Lacroix, G. and Grégoire, M.: Revisited ecosystem model (MODECOGeL) of the Ligurian Sea: seasonal and interannual variability due to atmospheric forcing, *J. Marine Syst.*, 37, 229–258, 2002.
- Laney, S. R., Letelier, R. M., and Abbott, M. R.: Parameterizing the natural fluorescence kinetics of *Thalassiosira weissflogii*, *Limnol. Oceanogr.*, 50, 1499–1510, 2005.
- Le Quéré, C., Harrison, S. P., Prentice, I. C., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim Da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J., and Wolf-Gladrow, D.: Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Glob. Change Biol.*, 11, 2016–2040, 2005.
- Leblanc, K., Quéginer, B., Garcia, N., Rimmelin, P., and Raimbault, P.: Silicon cycle in the NW Mediterranean Sea: seasonal study of a coastal oligotrophic site, *Oceanol. Acta*, 26, 339–355, 2003.
- Lefevre, D., Minas, H. J., Minas, M., Robinson, C., Williams, P. J. L. B., and Woodward, E. M. S.: Review of gross community production, primary production, net community production and dark community respiration in the Gulf of Lions, *Deep-Sea Res. Pt. 2*, 44, 801–819, 1997.
- Levy, M., Mémery, L., and André, J. M.: Simulation of primary production and export fluxes in the Northwestern Mediterranean Sea, *J. Mar. Res.*, 56, 197–238, 1998.
- Liu, H. and Dagg, M.: Interactions between nutrients, phytoplankton growth, and micro- and mesozooplankton grazing in the plume of the Mississippi River, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 258, 31–42, 2003.
- Lohrenz, S. E., Redalje, D. G., Cai, W. J., Acker, J., and Dagg, M.: A retrospective analysis of nutrients and phytoplankton productivity in the Mississippi River plume, *Cont. Shelf Res.*, 28, 1466–1475, 2008.
- Ludwig, W., Dumont, E., Meybeck, M., and Heussner, S.: River discharges of water and nutrients to the Mediterranean and Black Sea: Major drivers for ecosystem changes during past and future decades?, *Prog. Oceanogr.*, 80, 199–217, 2009.
- Mallin, M. A., Cahoon, L. B., and Durako, M. J.: Contrasting food-web support bases for adjoining river-influenced and non-river influenced continental shelf ecosystems, *Estuar. Coast. Shelf S.*, 62, 55–62, 2005.
- Marsaleix, P., Estournel, C., Kondrachoff, V., and Vehil, R.: A numerical study of the formation of the Rhône River plume, *J. Marine Syst.*, 14, 99–115, 1998.
- Marsaleix, P., Auclair, F., Floor, J., Herrmann, M., Estournel, C., Pairaud, I., and Ulses, C.: Energy conservation issues in sigma-coordinate free-surface ocean models, *Ocean Modell.*, 20, 61–89, 2008.
- Marty, J. C. and Chiavérini, J.: Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995–2007 and biogeochemical consequences, *Biogeosciences*, 7, 2117–2128, doi:10.5194/bg-7-2117-2010, 2010.
- Marty, J. C., Chiavérini, J., Pizay, M. D., and Avril, B.: Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991–1999), *Deep-Sea Res. Pt. 2*, 49, 1965–1985, 2002.
- Mitra, A.: Are closure terms appropriate or necessary descriptors of zooplankton loss in nutrient-phytoplankton-zooplankton type models?, *Ecol. Model.*, 220, 611–620, 2009.
- Moore, C. M., Suggett, D., Holligan, P. M., Sharples, J., Abraham, E. R., Lucas, M. I., Rippeth, T. P., Fisher, N. R., Simpson, J. H., and Hydes, D. J.: Physical controls on phytoplankton physiology and production at a shelf sea front: a fast repetition-rate fluorometer based field study, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 259, 29–45, 2003.
- Morel, A. and André, J. M.: Pigment Distribution and Primary Production in the Western Mediterranean as Derived and Modeled From Coastal Zone Color Scanner Observations, *J. Geophys. Res.*, 96, 12685–12698, 1991.
- Moutin, T., Raimbault, P., Golterman, H., and Coste, B.: The input of nutrients by the Rhône river into the Mediterranean Sea: recent observations and comparison with earlier data, *Hydrobiologia*, 373–374, 237–246, 1998.
- Moutin, T., Thingstad, T. F., Van Wambeke, F., Marie, D., Slawyk, G., Raimbault, P., and Claustre, H.: Does competition for nanomolar phosphate supply explain the predominance of the cyanobacterium *Synechococcus*?, *Limnol. Oceanogr.*, 47, 1562–1567, 2002.
- Naudin, J. J., Cauwet, G., Chrétiennot-Dinet, M. J., Deniaux, B., Devenon, J. L., and Pauc, H.: River Discharge and Wind Influence Upon Particulate Transfer at the Land-Ocean Interaction: Case Study of the Rhone River Plume, *Estuar. Coast Shelf S.*, 45, 303–316, 1997.
- Naudin, J. J., Cauwet, G., Fajon, C., Oriol, L., Terzic, S., Devenon, J. L., and Broche, P.: Effect of mixing on microbial communities in the Rhone River plume, *J. Marine Syst.*, 28, 203–227, 2001.
- Nejstgaard, J. C., Gismervik, I., and Solberg, P. T.: Feeding and reproduction by *Calanus finmarchicus*, and microzooplankton grazing during mesocosm blooms of diatoms and the coccolithophore *Emiliania huxleyi*, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 147, 197–217, 1997.
- Neveux, J. and Lantoiné, F.: Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique, *Deep-Sea Res. Pt. 1*, 40, 1747–1765, 1993.
- Oliver, R. L., Whittington, J., Lorenz, Z., and Webster, I. T.: The influence of vertical mixing on the photoinhibition of variable chlorophyll a fluorescence and its inclusion in a model of phytoplankton photosynthesis, *J. Plankton Res.*, 25, 1107–1129, 2003.
- Oreskes, N.: The role of quantitative models in science, in: *Models in Ecosystem Science*, edited by: Canham, C. D., Cole, J. J., Lauenroth, W. K., Princeton, 13–31, 2003.

- Pagano, M., Gaudy, R., Thibault, D., and Lochet, F.: Vertical Migrations and Feeding Rhythms of Mesozooplanktonic Organisms in the Rhône River Plume Area (North-west Mediterranean Sea), *Estuar. Coast. Shelf S.*, 37, 251–269, 1993.
- Palomera, I., Olivar, M. P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., Garcia, A., and Morales-Nin, B.: Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review, *Prog. Oceanogr.*, 74, 377–396, 2007.
- Para, J., Coble, P. G., Charrière, B., Tedetti, M., Fontana, C., and Sempéré, R.: Fluorescence and absorption properties of chromophoric dissolved organic matter (CDOM) in coastal surface waters of the northwestern Mediterranean Sea, influence of the Rhône River, *Biogeosciences*, 7, 4083–4103, doi:10.5194/bg-7-4083-2010, 2010.
- Parsons, T., Takahashi, M., and Hargrave, B.: *Biological Oceanographic Processes*, third edn., Pergamon Press, 1984.
- Petrenko, A., Dufau, C., and Estournel, C.: Barotropic eastward currents in the western Gulf of Lion, north-western Mediterranean Sea, during stratified conditions, *J. Marine Syst.*, 74, 406–428, 2008.
- Polimene, L., Pinardi, N., Zavatarelli, M., and Colella, S.: The Adriatic Sea ecosystem seasonal cycle: Validation of a three-dimensional numerical model, *J. Geophys. Res.*, 111, C03S19, doi:10.1029/2005JC003260, 2006.
- Pujo-Pay, M. and Conan, P.: Seasonal variability and export of dissolved organic nitrogen in the northwestern Mediterranean Sea, *J. Geophys. Res.*, 108, 3188, doi:10.1029/2000JC000368, 2003.
- Pujo-Pay, M., Conan, P., Joux, F., Oriol, L., Naudin, J. J., and Cauwet, G.: Impact of phytoplankton and bacterial production on nutrient and DOM uptake in the Rhône River plume (NW Mediterranean), *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 315, 43–54, 2006.
- Qiu, Z. F., Doglioli, A. M., Hu, Z. Y., Marsaleix, P., and Carlotti, F.: The influence of hydrodynamic processes on zooplankton transport and distributions in the North Western Mediterranean: Estimates from a Lagrangian model, *Ecol. Model.*, 221, 2816–2827, 2010.
- Quintana-Seguí, P., Habets, F., and Martin, E.: Comparison of past and future Mediterranean high and low extremes of precipitation and river flow projected using different statistical downscaling methods, *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.*, 11, 1411–1432, doi:10.5194/nhess-11-1411-2011, 2011.
- Radach, G. and Moll, A.: Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system. Part II: Model validation and data needs, *Oceanog. Mar. Biol.*, 44, 1–60, 2006.
- Raïck, C., Delhez, E. J. M., Soetaert, K., and Grégoire, M.: Study of the seasonal cycle of the biogeochemical processes in the Ligurian Sea using a 1D interdisciplinary model, *J. Marine Syst.*, 55, 177–203, 2005.
- Raïck, C., Soetaert, K., and Grégoire, M.: Model complexity and performance: How far can we simplify?, *Prog. Oceanogr.*, 70, 27–57, 2006.
- Ressler, P. H. and Jochens, A. E.: Hydrographic and acoustic evidence for enhanced plankton stocks in a small cyclone in the northeastern Gulf of Mexico, *Cont. Shelf Res.*, 23, 41–61, 2003.
- Riegman, R., Stolte, W., Noordeloos, A. A. M., and Slezak, D.: Nutrient uptake and alkaline phosphatase (ec 3:1:3:1) activity of *emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) during growth under n and p limitation in continuous cultures, *J. Phycol.*, 36, 87–96, 2000.
- Sañudo-Wilhelmy, S. A., Tovar-Sanchez, A., Fu, F. X., Capone, D. G., Carpenter, E. J., and Hutchins, D. A.: The impact of surface-adsorbed phosphorus on phytoplankton Redfield stoichiometry, *Nature*, 432, 897–901, 2004.
- Sarthou, G., Timmermans, K. R., Blain, S., and Tréguer, P.: Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review, *J. Sea Res.*, 53, 25–42, 2005.
- Schlacher, T. A., Connolly, R. M., Skillington, A. J., and Gaston, T. F.: Can export of organic matter from estuaries support zooplankton in nearshore, marine plumes?, *Aquat. Ecol.*, 43, 383–393, 2009.
- Schumacher, J. D., Stabeno, P. J., and Bograd, S. J.: Characteristics of an Eddy Over a Continental Shelf: Shelikof Strait, Alaska, *J. Geophys. Res.*, 98, 8395–8404, 1993.
- Sempéré, R., Charrière, B., Van Wambeke, F., and Cauwet, G.: Carbon Inputs of the Rhône River to the Mediterranean Sea: Biogeochemical Implications, *Global Biogeochem. Cy.*, 14, 669–681, 2000.
- Simpson, J. H.: Physical processes in the ROFI regime, *J. Marine Syst.*, 12, 3–15, 1997.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J.: *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3 edn., W. H. Freeman and Co., New York, 1995.
- Sondergaard, M. and Theil-Nielsen, J.: Bacterial growth efficiency in lakewater cultures, *Aquat. Microb. Ecol.*, 12, 115–122, 1997.
- Sterner, R. W. and Robinson, J. L.: Thresholds for growth in *Daphnia magna* with high and low phosphorus diets, *Limnol. Oceanogr.*, 39, 1228–1232, 1994.
- Tesi, T., Miserocchi, S., Goñi, M. A., and Langone, L.: Source, transport and fate of terrestrial organic carbon on the western Mediterranean Sea, Gulf of Lions, France, *Mar. Chem.*, 105, 101–117, 2007.
- Thingstad, T. F.: Simulating the response to phosphate additions in the oligotrophic eastern Mediterranean using an idealized four-member microbial food web model, *Deep-Sea Res. Pt. 2*, 52, 3074–3089, 2005.
- Thingstad, T. F. and Rassoulzadegan, F.: Nutrient limitations, microbial food webs, and biological C-pumps – suggested interactions in a P-limited Mediterranean, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 117, 299–306, 1995.
- Thingstad, T. F., Skjoldal, E. F., and Bohne, R. A.: Phosphorus cycling and algal-bacterial competition in Sandsfjord, western Norway, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 99, 239–259, 1993.
- Thingstad, T. F., Zweifel, U. L., and Rassoulzadegan, F.: P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwest Mediterranean, *Limnol. Oceanogr.*, 43, 88–94, 1998.
- Timmermans, K. R., Van der Wagt, B., Veldhuis, M. J. W., Maatman, A., and De Baar, H. J. W.: Physiological responses of three species of marine pico-phytoplankton to ammonium, phosphate, iron and light limitation, *J. Sea Res.*, 53, 109–120, 2005.
- Turner, J. T. and Tester, P. A.: Zooplankton feeding ecology: nonselective grazing by the copepods *Acartia tonsa* Dana, *Centropages velificatus* De Oliveira, and *Eucalanus pileatus* Giesbrecht in the plume of the Mississippi River, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 126, 21–43, 1989.
- Tusseau, M. H., Lancelot, C., Martin, J. M., and Tassin, B.: 1-D coupled physical-biological model of the northwestern Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res. Pt. 2*, 44, 851–880, 1997.
- Tyrrell, T. and Taylor, A. H.: A modelling study of *Emiliania*

- huxleyi in the NE atlantic, *J. Marine Syst.*, 9, 83–112, 1996.
- Uitz, J., Claustre, H., Morel, A., and Hooker, S. B.: Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll, *J. Geophys. Res.*, 111, C08005, doi:10.1029/2005JC003207, 2006.
- Urabe, J. and Watanabe, Y.: Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test, *Limnol. Oceanogr.*, 37, 244–251, 1992.
- Van Wambeke, F., Christaki, U., and Gaudy, R.: Carbon fluxes from the microbial food web to mesozooplankton. An approach in the surface layer of a pelagic area (NW Mediterranean Sea), *Oceanol. Acta*, 19, 57–66, 1996.
- Vichi, M., Pinardi, N., and Masina, S.: A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: Theory, *J. Marine Syst.*, 64, 89–109, 2007.
- Vidussi, F., Marty, J. C., and Chiavérini, J.: Phytoplankton pigment variations during the transition from spring bloom to oligotrophy in the northwestern Mediterranean sea, *Deep-Sea Res. Pt. 1*, 47, 423–445, 2000.
- Vidussi, F., Claustre, H., Manca, B. B., Luchetta, A., and Marty, J. C.: Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter, *J. Geophys. Res.*, 106, 19939–19956, 2001.
- Yin, K., Song, X., Sun, J., and Wu, M. C. S.: Potential P limitation leads to excess N in the pearl river estuarine coastal plume, *Cont. Shelf. Res.*, 24, 1895–1907, 2004.
- Zapata, M., Rodriguez, F., and Garrido, J. L.: Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C8 column and pyridine-containing mobile phases, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 195, 29–45, 2000.

V. Modélisation de la dynamique des écosystèmes pélagiques planctoniques au large en Méditerranée nord-occidentale

Les observations satellitales de « couleur de l'océan » disponibles en Méditerranée nord-occidentale mettent en évidence une évolution entre les deux périodes CZCS (1979-1983) et SeaWiFS (1998-2000) que Bosc et al. (2004) et Barale et al. (2008) expliquent par une modification des conditions hydrodynamiques dans la région. De même à l'échelle interannuelle, des observations côtières montrent que la dynamique des écosystèmes planctoniques semble étroitement liée au climat (cf. § 4.3). Toutefois, les mécanismes de transmission de l'information des forçages atmosphériques vers les écosystèmes planctoniques marins sont encore mal compris, ce qu'une approche par modélisation réaliste pourrait permettre d'appréhender.

La particularité principale de la Méditerranée nord-occidentale est l'occurrence d'une convection au large caractérisée par une forte variabilité interannuelle. Ce mécanisme produit un stress mais a aussi un effet stimulant sur les communautés planctoniques. Nous proposons donc dans la suite de ce travail d'étudier le lien entre le mélange vertical induit par les conditions atmosphériques et la variabilité interannuelle de la dynamique des assemblages planctoniques du large en Méditerranée nord-occidentale. Pour ce faire, une simulation longue durée (trente ans) a été mise en place du 1^{er} novembre 1975 au 1^{er} novembre 2005. Nous nous assurerons d'abord que le modèle reproduit bien les différences observées entre les deux séries satellite CZCS (1979-1983) et SeaWiFS (1998-2000). Nous nous focaliserons alors sur la nature du lien entre le mélange vertical et la variabilité interannuelle à décennale des assemblages planctoniques. Le modèle nous permettra en particulier de montrer l'impact du mélange vertical sur un cycle saisonnier par comparaison d'années contrastées, voire extrêmes. D'autres mécanismes peuvent impacter la structure des assemblages planctoniques à l'échelle interannuelle, comme par exemple les vagues de canicule qui donnent lieu à la disparition de certaines espèces. Cependant, le type de modélisation utilisé ici est basé sur la représentation de groupes fonctionnels plutôt que d'espèces, ce qui ne permet pas de représenter de tels effets.

9. Méthodologie

Le modèle biogéochimique est forcé par une simulation hydrodynamique de résolution spatiale 2.5 km réalisée avec le modèle SYMPHONIE. Cette simulation est elle-même initialisée et forcée à ses frontières par une simulation à la résolution 1/8° réalisée avec le modèle hydrodynamique NEMO (Herrmann et al., 2010). Cette simulation basse résolution est forcée en surface par les flux du modèle atmosphérique ARPERA qui réalise une descente dynamique en résolution spatiale (« downscaling » jusqu'à une résolution de 50km) de la réanalyse du modèle climatique ERA40, puis du CEPMMT après 2001 (Centre Européen de Prévision Météorologique à Moyen Terme). La simulation 2.5km est également forcée par les flux atmosphériques du modèle ARPERA moyennés sur 24 heures. Dans cette thèse, chaque année est modélisée à haute résolution en démarrant de la simulation basse résolution au mois d'octobre. Les champs physiques ainsi produits et moyennés sur 24 heures sont ensuite agrégés année après année pour forcer le modèle biogéochimique sur des périodes plus longues (voir ci-dessous). Rappelons enfin que ni le modèle basse résolution, ni le modèle haute résolution ne réalisent d'assimilation de données ce qui rend donc faible la prédictibilité à court terme du système océanique. Par exemple, cela ne permet pas d'espérer que le modèle donne une représentation correcte du positionnement des structures de méso-échelle. En revanche, la variabilité interannuelle des processus les plus directement influencés par l'atmosphère comme le mélange vertical résultant de la convection océanique devrait être assez bien respectée.

9.1. *Etendue spatiale et conditions aux limites*

Les caractéristiques topographiques de la Méditerranée occidentale rendent difficile le choix de la frontière sud du domaine de modélisation. Il n'est en effet pas souhaitable d'avoir une frontière ouverte à proximité d'un détroit comme le canal de Corse ou le canal d'Ibiza et d'y prescrire une dynamique issue d'un modèle à basse résolution. En particulier les échanges au niveau du canal d'Ibiza apparaissent largement contrôlés par la circulation en Mer des Baléares se révélant elle-même dépendante de la résolution du modèle. Afin de s'affranchir au maximum de l'influence

des conditions aux frontières ouvertes sur la zone d'étude de Méditerranée nord-ouest ($0^{\circ}9'10''\text{E} / 40^{\circ}\text{N}-44^{\circ}30'$), le domaine de simulation a donc été étendu de $0^{\circ}40'\text{W}$ à $11^{\circ}40'\text{E}$ et de $36^{\circ}25'\text{N}$ à $44^{\circ}25'\text{N}$, et couvre ainsi la quasi-totalité du bassin occidental (Fig. 3.1). Les seules conditions aux limites ouvertes subsistent par conséquent en sortie de la mer d'Alboran à l'ouest et en mer Tyrrhénienne ainsi qu'à l'ouest du détroit de Sicile.

A ces frontières, on applique pour les variables biogéochimiques excepté pour les nutriments une condition de gradient nul. Pour les nutriments, on utilise la relation densité-nutriment qui a également servi pour établir l'état initial (cf. paragraphe suivant). Au fond, pour prendre en compte les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment, le modèle pélagique est couplé à une version simplifiée du modèle de dynamique benthique intégrée sur la verticale décrit par Soetaert et al. (2000).

9.2. Conditions initiales

Etant donné la longueur de la simulation, il était essentiel d'anticiper une possible dérive du modèle biogéochimique provoquant, en particulier, un appauvrissement en nutriments dans les eaux de fond. En effet, il est crucial que les concentrations de nutriments en profondeur soient bien contraintes tout au long de la simulation car ces stocks conditionnent les quantités de nutriments remontées en surface lors des phases de convections profondes en hiver, et donc la quantité de nutriments disponibles pour l'efflorescence phytoplanctonique. Pour s'affranchir d'un biais potentiel, la période de simulation a donc été morcelée en six tranches de cinq années, chaque période étant initialisée à partir d'un même champ tridimensionnel de variables biogéochimiques. Ce champ de variables biogéochimiques a été obtenu de la façon suivante : à partir d'une initialisation des variables biogéochimiques en tout point de la grille (cf. paragraphe suivant), on effectue une simulation dite de « spin-up » qui consiste à boucler plusieurs fois la simulation d'une même année et ainsi laisser le modèle biogéochimique atteindre un état proche de l'équilibre sur cette année de référence. Le champs tridimensionnel de variables biogéochimiques obtenu en fin de « spin-up » est alors utilisé pour initialiser chacune des six tranches d'années. Notons qu'une étude de sensibilité a

permis de déterminer qu'une durée de deux ans de « spin-up » était suffisante pour obtenir des champs tridimensionnels réalistes.

Les profils verticaux imposés à l'initialisation de cette simulation de « spin-up » peuvent avoir une influence importante sur les futurs résultats de simulations. Dans les zones peu mélangées comme le CNM par exemple, les conditions initiales ont une persistance importante et doivent être contraintes correctement. En effet, la profondeur de la zone mélangée va conditionner la forme des profils verticaux et donc l'augmentation de la concentration en nutriments dans la couche productive. Il est également important de bien représenter les gradients horizontaux entre les eaux pauvres du CNM et les eaux enrichies du centre du bassin.

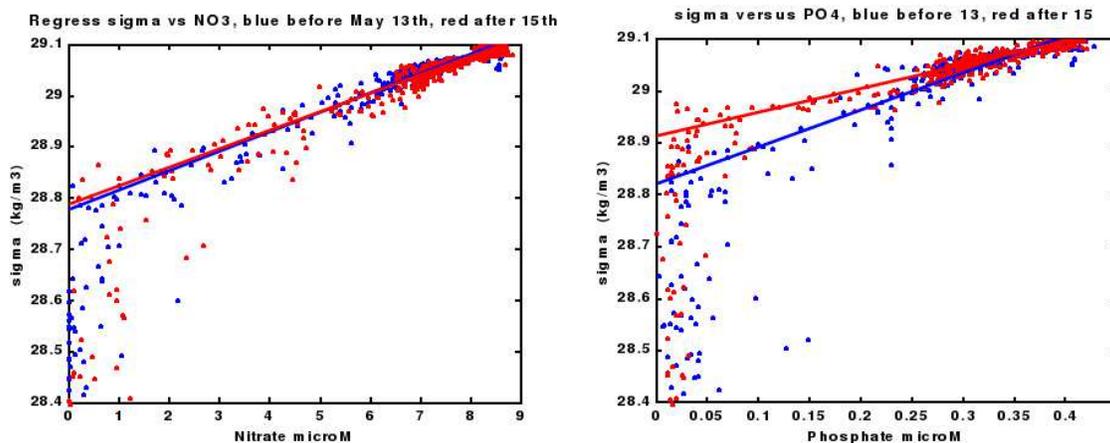


Figure 9. Relation Densité vs. Nutriments observée à la station DYFAMED (comm. pers. Louis Prieur). Nitrate à gauche et phosphate à droite.

Pour cela, nous avons utilisé une relation établie entre des observations d'anomalies de densité des masses d'eau et de concentrations en nutriments entre la côte et la station DYFAMED (Fig. 9, Prieur comm. pers.). Cette relation a donc été utilisée pour initialiser les profils de nutriments sur l'ensemble de la grille à partir des anomalies de densités fournies par le modèle hydrodynamique avec un seuil minimum. Pour les autres variables, une climatologie des profils disponibles à DYFAMED au mois de décembre a été appliquée de manière homogène sur l'ensemble de la grille. Toutefois, afin de limiter l'influence de l'initialisation du spin-up en particulier dans les zones peu mélangées, il a été choisi d'effectuer le spin-up sur une période caractérisée par une forte convection profonde hivernale à l'échelle du bassin de Méditerranée occidentale (novembre 1980 à novembre 1981).

10. Forçages météorologiques et réponse des masses d'eau

En Méditerranée nord-occidentale, l'intensité des forçages atmosphériques en hiver induit la formation de structures de convection plus ou moins profonde suivant les années et de méso-échelle, qui contrôlent la profondeur de la couche de mélange et les apports d'éléments nutritifs rendant possible la production primaire dans la couche euphotique (Lévy, 2003). La convection océanique est le résultat d'une densification des eaux de surface par évaporation et refroidissement, sous l'effet de vents froids et secs en hiver : le Mistral en provenance de la vallée du Rhône et la Tramontane canalisée par les Pyrénées et le Massif Central (Marshall et Schott, 1999). L'évolution spatio-temporelle de la profondeur de la couche de mélange est ainsi *in fine* contrôlée par les flux locaux d'eau (évaporation et précipitation) et de chaleur (sensible et latente) imposés à l'interface air-mer. Ces flux constituent les forçages atmosphériques du modèle hydrodynamique.

La convection océanique est d'abord dépendante du gradient de densité entre la surface et le fond, et donc des caractéristiques hydrologiques (température, salinité) de la colonne d'eau au début de la saison hivernale. L'étape de « pré-conditionnement » est en effet très importante puisqu'elle conditionne le déclenchement et l'intensité du mélange vertical (voir Partie 4.1). Sur les dernières décennies, des observations au sein des couches profondes et intermédiaires (WMDW et LIW) montrent une modification de leurs propriétés hydrologiques, dans le sens d'une augmentation de la température et de la salinité (Rohling et Bryden, 1992 ; Smith et al., 2008 ; Marty et Chiavérini, 2010), induisant une augmentation de la densité de ces masses d'eaux (Skliris et Lascaratos, 2004). Ces modifications en salinité semblent liées à une réduction anthropique des apports d'eau douce par les fleuves (Rohling et Bryden, 1992), mais également à des variations interannuelles des forçages atmosphériques, et plus particulièrement du flux de chaleur (Mertens et Schott, 1998). D'après ces auteurs, la variabilité interannuelle de la convection hivernale influence en effet les caractéristiques hydrologiques des masses d'eaux profondes, et celle-ci serait majoritairement contrôlée par la variabilité des flux de chaleur locaux. Par ailleurs, le 4^{ème} rapport de l'IPCC (2007) rapporte une augmentation combinée des températures atmosphérique et océanique de 0.76°C entre les périodes 1850-1899 et 2001-2005, la mer Méditerranée étant une des régions les plus touchées par ce réchauffement (IPCC, 2007). Cependant, une étude récente menée par Beaugrand (2009) montre que l'augmentation des températures océaniques

ne s'est pas faite de manière linéaire au cours du dernier siècle : le réchauffement de l'océan global s'est accentué à partir de la fin des années 1980 en particulier dans l'hémisphère nord. Selon l'évolution de l'indice NHT (Northern Hemisphere Temperature), les températures de surface des océans de l'hémisphère nord montrent une augmentation abrupte d'environ 0.5°C entre 1976 et 2007 (Fig. 10.1B, extraite de Beaugrand, 2009). Ces températures sont contrôlées par l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) à l'échelle interannuelle mais aussi à plus basse fréquence par l'oscillation océanique multi-décennale Atlantique ; le réchauffement climatique global vient alors s'ajouter aux variabilités naturelles. Cette augmentation de température, qui va à l'encontre de la formation d'eau profonde en Méditerranée nord-occidentale, résulte donc d'un large spectre de variabilités qu'il est difficile de déconvoluer.

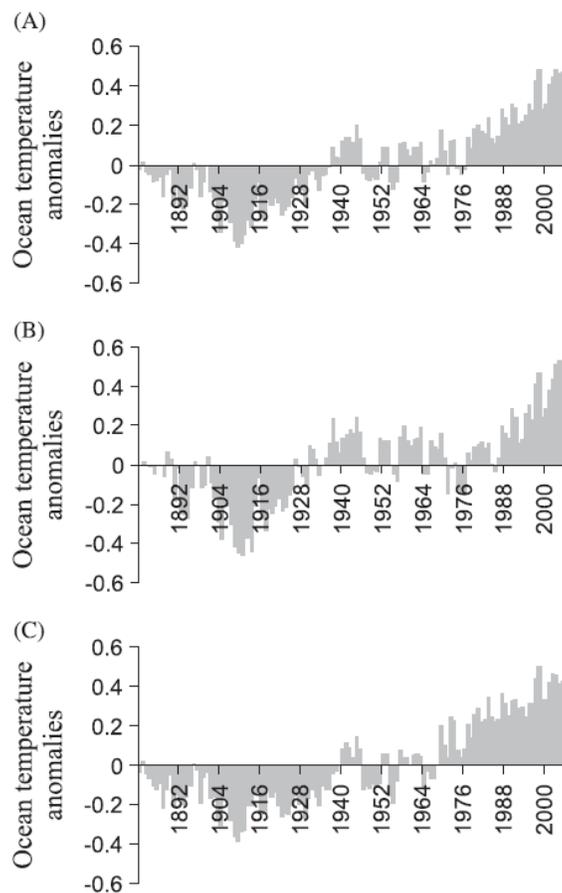


Figure 10.1. Modifications à long terme (1880-2007) des anomalies de températures océaniques de surface observées sur l'océan global (A), l'hémisphère nord (B – indice NHT) et l'hémisphère sud (C), extrait de Beaugrand (2009).

Mode de variabilité climatique dominant en hiver sur l'océan Atlantique (Stenseth et al., 2003), l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) caractérise le climat hivernal européen et semble contrôler étroitement les flux de chaleur air-mer en hiver en Méditerranée occidentale (Rixen et al., 2005), marquant de son empreinte la circulation à grande échelle des masses d'eau en Méditerranée (Quadrelli et al., 2001). L'indice NAO quantifie les fluctuations de pression atmosphérique entre l'anticyclone des Açores (Atlantique nord sub-tropical) et la dépression d'Islande (Atlantique nord sub-polaire). Ces deux centres d'action sont simultanément amplifiés en phase positive et affaiblis en phase négative, modulant le climat européen comme illustré sur la figure 10.2.

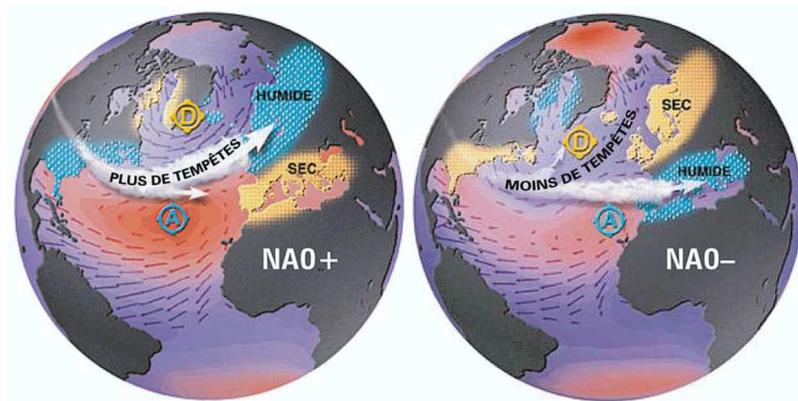


Figure 10.2. Schéma des impacts associés aux deux phases de l'oscillation nord-atlantique (NAO). Figure extraite de Cassou (2004) d'après une compilation des pages descriptives internet du Lamont-Doherty Earth Observatory, Martin Visbeck.

L'intensité de l'oscillation est maximale en hiver, c'est pourquoi l'indice NAO est calculé en effectuant la moyenne de la série mensuelle d'indices NAO fournie par la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration - Climate Prediction Center - 2010) sur les mois de janvier/février/mars (fig. 10.3). Sur les 150 dernières années, une série d'indices calculés pour Lisbonne (Portugal) et Stykkisholmur (Islande) met en évidence une variabilité quasi-décennale depuis 1950 qui privilégie les phases négatives jusqu'à 1970, puis positive depuis les années 1970/1980 (Cassou, 2004). Au cours de notre période d'étude (Fig. 10.3. - 1976-2005), l'indice révèle cependant à la fois une assez forte variabilité interannuelle mais aussi une variabilité à plus basse fréquence. Ainsi, on observe une occurrence préférentielle d'années à NAO négative voire faiblement positive jusqu'en 1989, puis d'années à NAO très majoritairement positive à partir de 1990. Au sein même de cette grande phase à tendance positive

observée depuis 1970 (Cassou, 2004), on détecte donc une modification de régime - autour de 1989- que l'on qualifiera dans la suite de ce travail, de décennale.

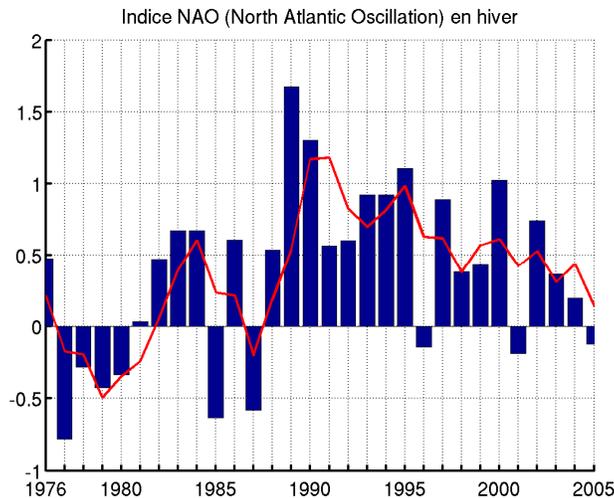


Figure 10.3. Indice annuel NAO (North-Atlantic Oscillation) en hiver, moyenné sur les mois de Janvier/Février/Mars, de 1976 à 2005 (histogramme en bleu) et moyenne glissante sur 2 ans (ligne rouge). Source NOAA-Climate Prediction Center.

En Méditerranée nord-occidentale, la variabilité interannuelle de la convection hivernale sur les dernières décennies n'est ainsi connue qu'à travers quelques rares campagnes d'observations *in situ*. A partir d'une étude de modélisation unidimensionnelle de la couche de mélange sur la zone MEDOC, Mertens et Schott (1998) ont réussi à représenter correctement la variabilité interannuelle de la profondeur de couche de mélange observée entre 1969 et 1994. Sur notre période, il semble que la convection ait été maximale au cours des hivers 1976 à 1988, puis 1993 et 1994. Au contraire, la convection est minimale au cours des hivers 1989 à 1992. Au-delà d'une simple description, leur travail a surtout permis de montrer le contrôle prépondérant exercé par la variabilité interannuelle des flux de chaleur locaux sur la variabilité de la convection profonde en Méditerranée nord-occidentale. Il semble donc que la NAO joue un rôle majeur dans la variabilité interannuelle de la convection (Rixen et al., 2005). Plus récemment, Marty et Chiavérini (2010) ont livré une description de la variabilité interannuelle de la convection en Mer Ligure de 1995 à 2007 à partir d'observations mensuelles à DYFAMED. Sur cette période, la convection a été maximale au cours des hivers 1999 et 2000, puis 2003 à 2007. Ces auteurs expliquent ces maxima par un

déficit d'apports eau douce (peu de précipitations) et suggèrent ainsi un rôle prépondérant de la variabilité des flux d'eau sur la variabilité de la convection. Krahnmann (1997) a montré que le bilan d'eau douce en Méditerranée occidentale était lié à l'indice NAO. Cependant, ce facteur ne semble pas jouer un rôle significatif dans le processus de préconditionnement de la convection (Mertens et Schott, 1998), ce qui nuance l'hypothèse de Marty et Chiavérini (2010).

Les indices NAO et NHT semblent indiquer que la période d'étude retenue dans ce travail est marquée à partir de la fin des années 1980, par une modification des champs de pression atmosphérique sur la région nord-atlantique et par un réchauffement très rapide des eaux de surface océaniques dans l'hémisphère nord. Ces transformations aussi bien dans l'atmosphère que dans l'océan vont potentiellement influencer l'intensité du mélange vertical des masses d'eau en Méditerranée nord-occidentale. Bien que le lien entre l'indice NAO en hiver et l'environnement hydrodynamique local apparaisse changeant sur les dernières décennies (Garcia-Comas et al., 2011), là n'est pas l'objet de notre travail. Dans cette étude, l'objectif est d'appréhender l'impact des forçages hydrodynamiques sur les assemblages planctoniques. Nous pouvons le faire à l'échelle interannuelle voire même à plus long terme (voir ci-dessus). Pour cela, nous avons choisi de construire des indices représentatifs de ces forçages à l'échelle annuelle à partir des sorties du modèle hydrodynamique.

Le volume d'eau dense présent début avril (masse volumique $> 1029.05 \text{ kg/m}^3$) rend compte de l'impact intégré des forçages atmosphériques au cours de la période hivernale. Cet indice (VED, Fig. 10.4) dépend étroitement de l'intensité des flux de chaleurs sensible et latente en hiver : il pourra par conséquent être considéré comme un proxy de l'intensité des plongées d'eau dense et des remontées de nutriments en surface, et finalement de l'intensité du mélange dû à la convection profonde hivernale.

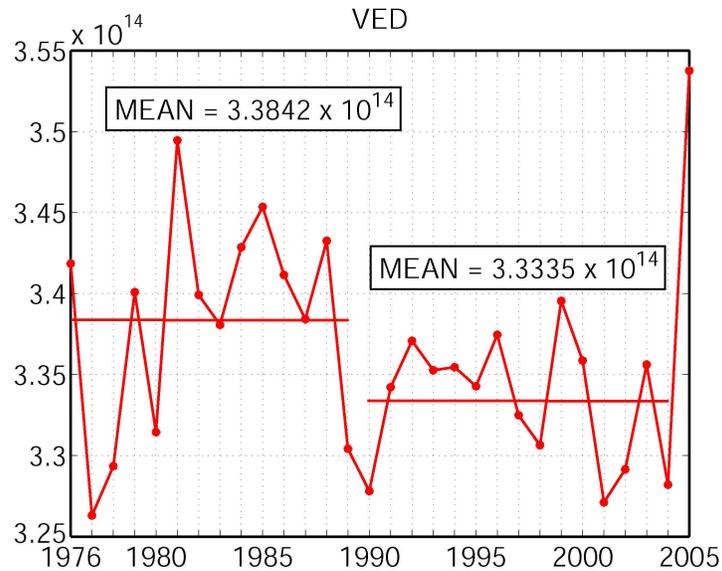


Figure 10.4. Volume d'eau dense (VED) annuel formé en Méditerranée nord-occidentale en avril après la période de mélange vertical hivernal (en m^3), simulé par le modèle hydrodynamique de 1976 à 2005. Les lignes horizontales correspondent aux moyennes sur les sous-périodes 1976-1989 et 1990-2004 (m^3).

D'autre part, le nombre de jours par an (de novembre à novembre pour englober tout l'hiver) au cours desquels la profondeur de la couche de mélange moyennée sur le domaine excède 75 m (MLD75, Fig.10.5) pourra être considéré comme un proxy plus général du mélange vertical, pas nécessairement synonyme de convection profonde. Il représente en fait le forçage physique effectivement imposé aux écosystèmes planctoniques sur la verticale, sous l'effet de coups de vent « ponctuels » par exemple. L'indice MLD75 a donc par construction une variabilité beaucoup plus marquée que VED, mais les deux indices montrent une tendance d'évolution similaire sur la période d'étude (Fig. 10.4 & 10.5).

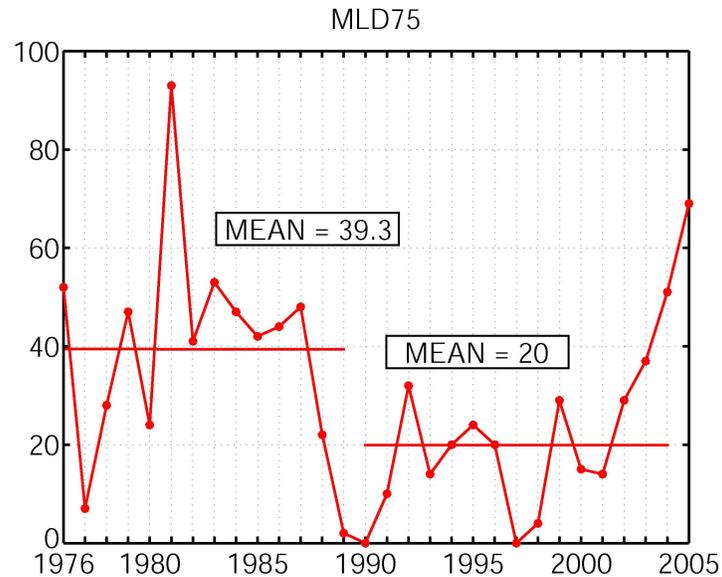


Figure 10.5. Nombre de jours par an où la profondeur de la couche de mélange simulée moyennée sur le bassin de Méditerranée nord-occidentale, excède 75 m (indice MLD75, en jours) de 1976 à 2005. Les lignes horizontales correspondent aux moyennes sur les sous-périodes 1976-1989 et 1990-2004.

L'analyse de l'évolution temporelle des indices VED et MLD75 montre une bonne concordance à la fois avec les observations de Mertens et Schott (1998) et de Marty et Chiavérini (2010). Par ailleurs, on constate une nette diminution à partir de 1989 à la fois des volumes d'eau dense formée et du nombre de jours où la profondeur moyenne de la couche de mélange dépasse 75m (Fig. 10.4 & 10.5). Ces modifications entre les périodes 1976-1989 et 1990-2004 peuvent donc être mises en parallèle avec les changements observés à la fois sur l'indice océanique NHT (Beaugrand, 2009) et atmosphérique NAO en hiver (Fig.10.1). D'autant que l'année 2005 suggère un retour vers une situation convective (Fig. 10.4 & 10.5), en accord avec une chute de l'indice NAO (Fig. 10.3), qui se poursuit actuellement (Herrmann et al., 2010 ; Houpert, 2010). Le changement est moins marqué sur la NAO que sur les indices VED et MLD75 et la variabilité interannuelle ne correspond pas toujours ; on peut rappeler que la NAO n'est qu'un indicateur du climat de l'Atlantique nord et ne détermine pas complètement les forçages atmosphériques plus locaux au sein de notre zone d'étude. En utilisant une série temporelle remontant à 1785, Vicente-Serrano et Lopez-Moreno (2008) ont montré que la position des centres d'action de la NAO évoluait à l'échelle décennale, ce qui participe vraisemblablement à moduler le lien entre NAO et forçages locaux.

Après validation des résultats du modèle biogéochimique par comparaison à des observations satellitales (CZCS et SeaWiFS) et *in situ* à la station DYFAMED en mer Ligurie, nous analyserons d'abord la réponse des écosystèmes planctoniques du large au changement de régime des forçages hydrodynamiques simulé à la fin des années 1980 dans le modèle. Nous mettrons ainsi en parallèle des sorties de stocks et flux biogéochimiques en moyenne annuelle aux indices VED et MLD75. Nous verrons que c'est la variabilité interannuelle des forçages hydrodynamiques qui dirige l'évolution des assemblages planctoniques sur la période de 30 ans étudiée. Afin de mieux comprendre les mécanismes qui contrôlent la réponse annuelle des assemblages et leur variabilité spatiale, nous « descendrons » finalement jusqu'à l'échelle saisonnière. A partir d'une comparaison entre années contrastées, l'influence des forçages hydrodynamiques en période hivernale sur les moyennes annuelles de biomasses sera mise en évidence. Enfin, en raison de sa contribution majeure à la production et à l'exportation vers le fond de carbone organique, la sensibilité spécifique du microphytoplancton à des caractéristiques particulières et/ou extrêmes du mélange sur un cycle saisonnier sera abordée à travers une analyse d'années « extrêmes » suggérant l'existence d'effets de seuil.

11. Validation

Nous cherchons dans un premier temps à nous assurer que le modèle représente correctement les différences observées entre les deux séries satellite CZCS (1979-1982) et SeaWiFS (1998-2000) et attribuées à une modification des conditions hydrodynamiques entre les deux périodes. Afin de s'assurer du réalisme des simulations, les sorties du modèle biogéochimique seront donc confrontées à ces observations satellitales mais aussi à des observations *in situ* à DYFAMED. La robustesse des simulations dépendra en effet également de la valeur des biais et corrélations des résultats du modèle par rapport aux données.

11.1. Comparaison aux observations de l'imagerie satellitale

Les séries temporelles d'images satellite de couleur de l'eau provenant des capteurs CZCS et SeaWiFS ont été retraitées par Antoine et al. (2005) afin de pouvoir être inter-comparées. Les séries journalières de contenus en chlorophylle de surface ainsi retraitées sur les périodes 1979-1983 et 1998-2000 ont été mises à notre disposition (D. Antoine, communication personnelle). La biomasse chlorophyllienne totale du modèle en surface est donc comparée à ces séries temporelles et une attention toute particulière est apportée à la représentation correcte par le modèle des différences déjà observées auparavant entre les deux séries d'observations (Bosc et al., 2004 ; Barale et al., 2008). On signalera le nombre plus faible d'images disponibles pendant la période CZCS, qui limite la possibilité de détecter des variations rapides de chlorophylle.

Nous comparons d'abord les résultats du modèle aux observations au sein des zones MEDOC (4°E-6°E / 41°N-42°30'N – Fig. 3.1 & 11.1) et LIGURE (7°E-9°E / 42°N-43°30'N – Fig. 3.1 & 11.2) où la convection hivernale et l'efflorescence printanière apparaissent les plus marquées à l'échelle de notre zone d'étude (Fig. 3.1B). Les champs de chlorophylle journaliers observés (si disponibles) sont moyennés sur les deux zones en ne considérant que les points non contaminés par les nuages. Au contraire, les champs simulés par le modèle sont moyennés en prenant en compte la totalité des points au sein des deux zones. Pour apprécier plus spécifiquement la cohérence à la fois quantitative et spatiale entre modèle et observations, nous présenterons plus tard des cartes de biais et corrélation.

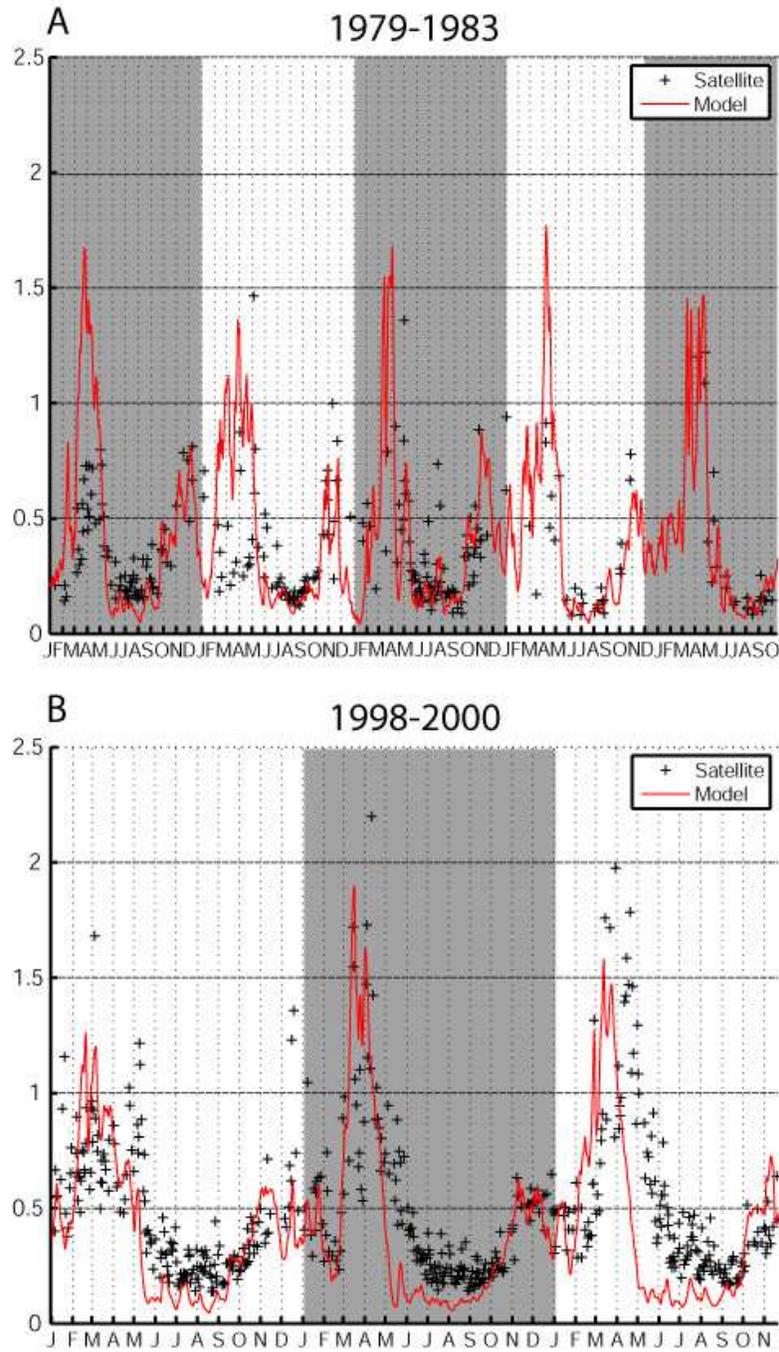


Figure 11.1. Comparaison des moyennes de chlorophylle de surface (mg/m^3) simulées et observées (Antoine et al., 2005) sur la zone MEDOC (4°E - 6°E / 41°N - $42^\circ30'\text{N}$). Périodes 1979-1983 (A) et 1998-2000 (B).

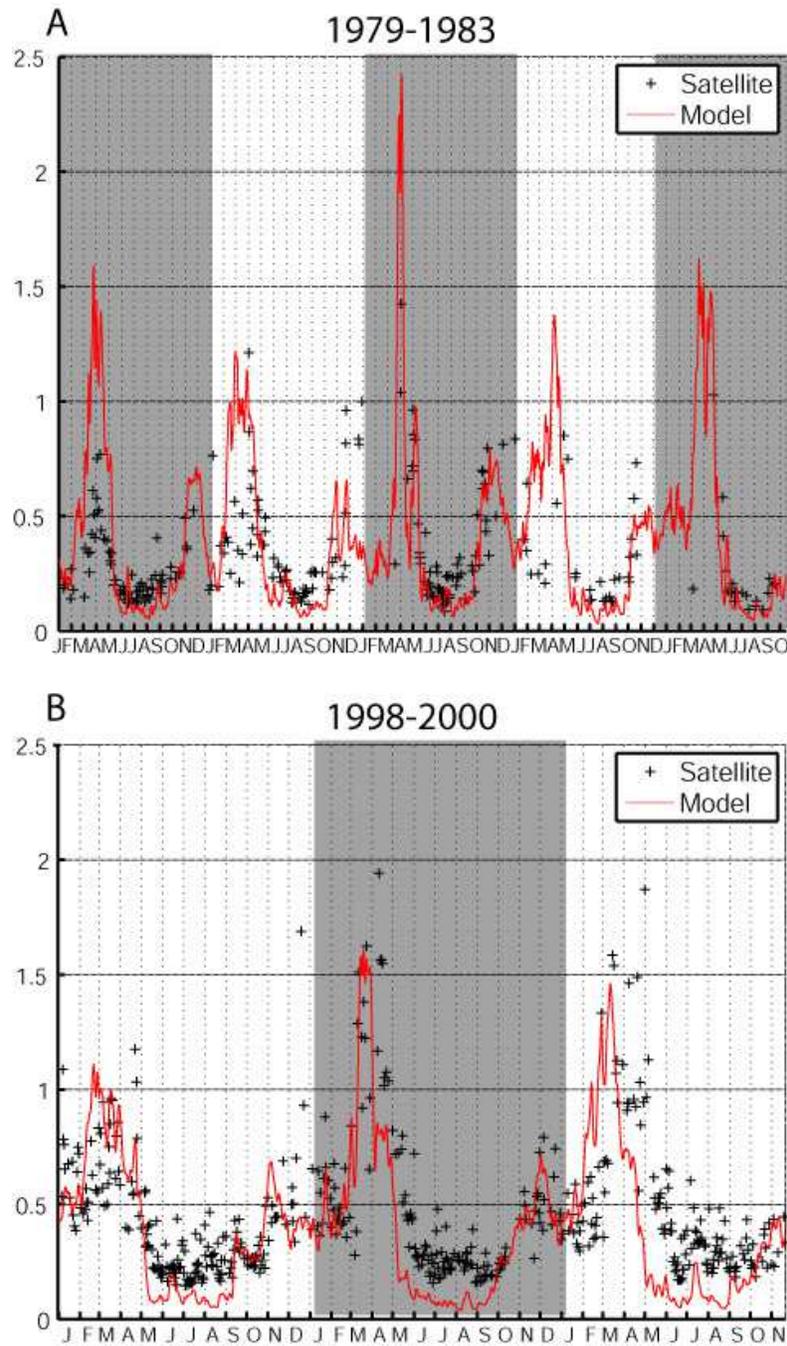


Figure 11.2. Comparaison des moyennes de chlorophylle de surface (mg/m^3) simulées et observées (Antoine et al., 2005) sur la zone LIGURE (7°E - 9°E / 42°N - $43^\circ 30'\text{N}$). Périodes 1979-1983 (A) et 1998-2000 (B).

Sur les zones MEDOC et LIGURE, un maximum automnal (octobre/novembre) est suivi par un autre plus intense en fin d'hiver/début de printemps, fin mars-début avril (Fig. 11.1 & 11.2). Les résultats du modèle sont en général en phase avec les observations au cours des deux périodes. Cependant, le modèle anticipe parfois le déclenchement de l'efflorescence printanière, comme en 2000 sur les deux zones étudiées (Fig. 11.1 & 11.2 – B). Les efflorescences hivernales observées au mois de janvier sur la zone MEDOC pendant la période 1998-2000 sont correctement reproduites par le modèle à la fois quantitativement et en occurrence temporelle. Entre le pic d'efflorescence printanière et le minimum estival, la pente décroissante des concentrations de chlorophylle est bien représentée sur la période 1979-1983 (Fig. 11.1 & 11.2 – A). Toutefois, elle est largement surestimée sur la période 1998-2000 (Fig. 11.1 & 11.2 – B). La période estivale semble moins bien représentée. On verra cependant ci-après que la comparaison avec les observations *in situ* à DYFAMED ne montre pas cette sous-estimation.

La variabilité interannuelle des maxima printaniers est correctement représentée même si ces maxima tendent à être légèrement sous-estimés sur la période 1998-2000 et plutôt surestimés sur la période 1979-1983 (Fig. 11.1 & 11.2). Dans leur ensemble, les représentations modélisées ont toutefois une allure plutôt lissée par rapport aux séries satellites, ce qui vient en partie du sous-échantillonnage des images satellite majoritairement dû à la couverture nuageuse sur la région. Cela pourrait aussi suggérer un manque d'explosivité du modèle par rapport à la réalité du terrain. Enfin, il est probable que la résolution horizontale utilisée (2.5km) soit encore nettement insuffisante pour représenter une partie du spectre dans lequel le couplage entre physique et écosystèmes s'effectue à savoir la sub-mésoéchelle. Les structures frontales seraient ainsi responsables de gradients horizontaux importants et d'une explosivité dont le modèle ne peut rendre compte. L'explosivité de l'efflorescence printanière est cependant bien reproduite et son déclenchement est bien synchronisé avec la série satellitale (cf. ci-dessus). De même, la durée des efflorescences est correctement représentée malgré quelques sous-estimations des concentrations en chlorophylle de surface en fin d'efflorescence printanière sur la période 1998-2000 (Fig. 11.1 & 11.2 – B, cf. ci-dessus).

Une climatologie mensuelle de la chlorophylle de surface (Fig. 11.3) au cours de deux périodes séparées par le changement de régime relevé sur les indicateurs VED et

MLD (Fig. 10.4 & 10.5) montre une représentation correcte des modifications observées dans les grandes lignes entre les séries d'images satellite CZCS et SeaWiFS (Bosc et al., 2004 ; Barale et al., 2008), respectivement fortement convective et peu convective :

- La période convective (1976-1989) est caractérisée dans le modèle par un minimum hivernal très intense de décembre à février dans la zone de convection profonde (Fig. 11.3A), en accord avec le « blue hole » observée par Barale et al. (2008). Cette signature hivernale est même encore visible en mars sur cette période. En comparaison, le « blue hole » n'est clairement visible qu'en janvier sur la période plus faiblement convective (1990-2005, Fig. 11.3B).

- L'efflorescence phytoplanctonique maximale au cœur de la zone de convection profonde est simulée en avril sur la période convective (Fig. 11.3A). En revanche, elle est plus précoce sur la période plus faiblement convective puisqu'elle survient en mars (Fig. 11.3B), comme observé par Bosc et al. (2004). Les cycles saisonniers moyennés sur l'ensemble du domaine et sur la couche 0-100 m montrent en fait un décalage temporel de l'efflorescence phytoplanctonique d'environ 15 jours entre les deux périodes (Fig. 11.4).

- Cependant, l'efflorescence automnale ne montre de caractéristiques différentes entre les deux périodes dans le modèle alors même que les images satellite suggèrent une efflorescence plus marquée sur la période CZCS.

En Annexe B, on pourra également apprécier la capacité du modèle à représenter la réalité vue par satellite en chlorophylle de surface, à partir d'une comparaison des climatologies mensuelles de chlorophylle observées par les capteurs satellite CZCS et SeaWiFS (Fig. B.1) et simulées par le modèle sur les périodes 1979-1983 et 1998-2000 (Fig. B.2).

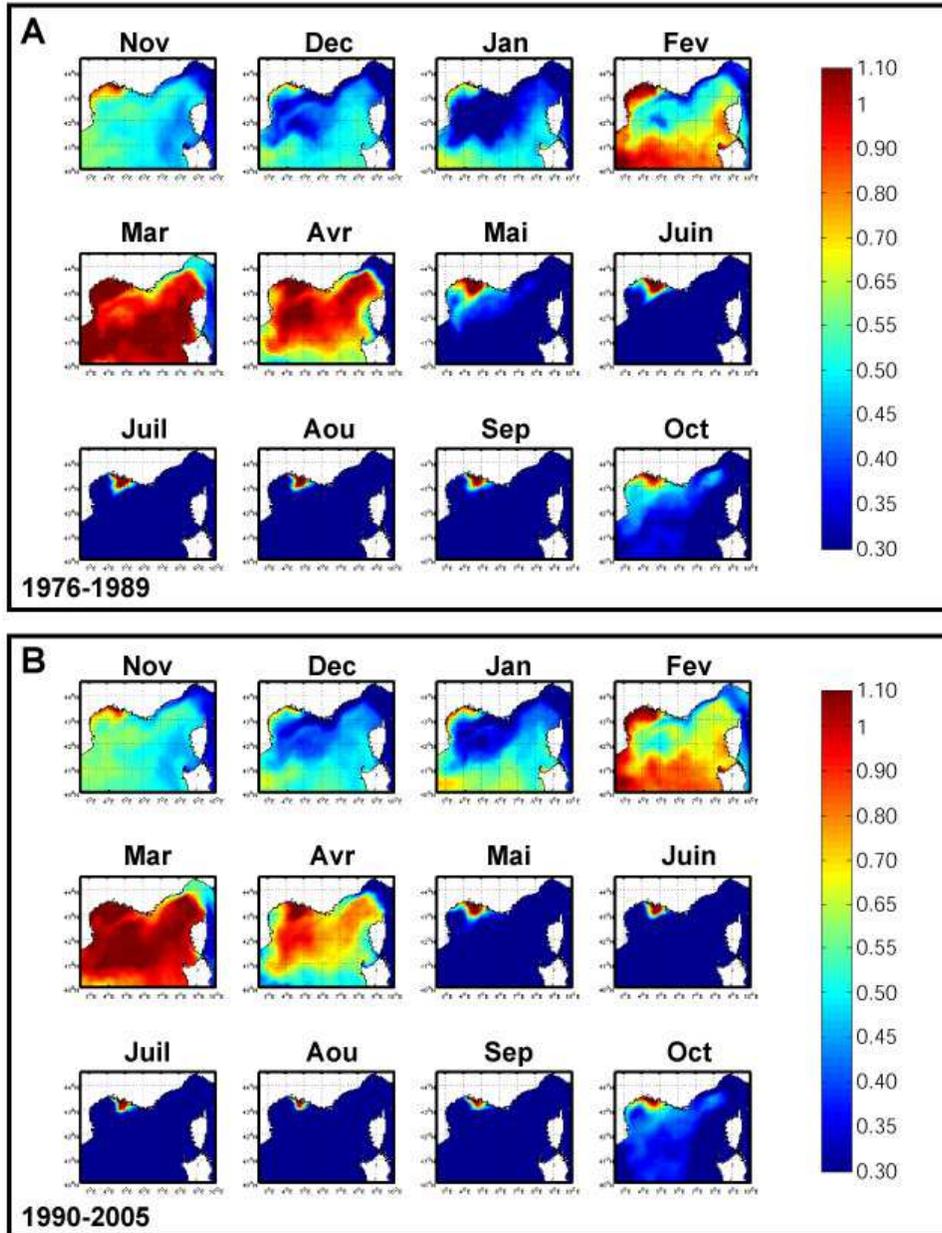


Figure 11.3. Climatologie mensuelle de la chlorophylle de surface (mg/m^3) calculée sur les périodes 1976-1989 (A) et 1990-2005 (B) à partir de sorties journalières du modèle.

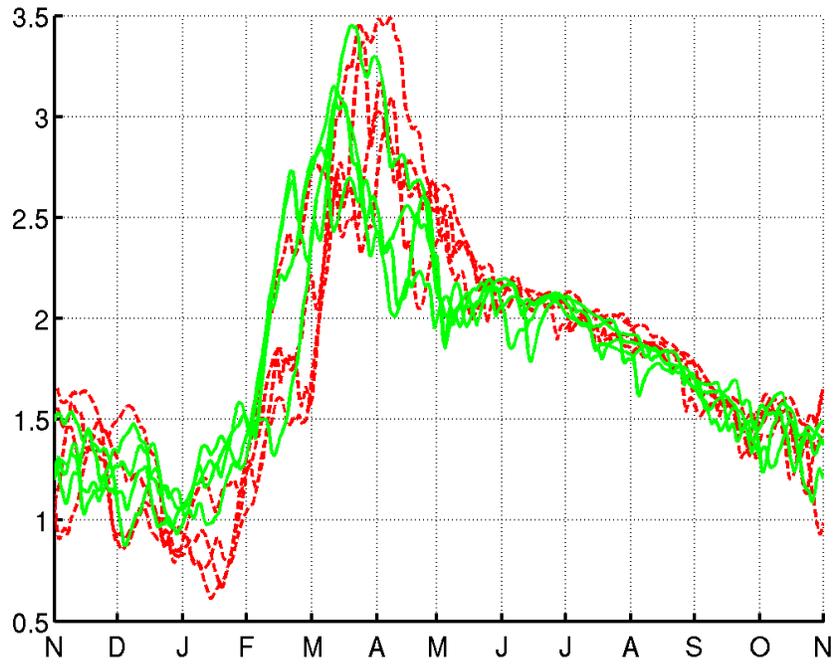


Figure 11.4. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3) simulés au sein de la biomasse phytoplanktonique moyennés sur l'ensemble du domaine et sur la couche de surface (0-100m) pour les années CZCS (1979-1983 en trait pointillé rouge) et SeaWiFS (1998-2000 en trait plein vert).

D'un point de vue spatial, nous avons dressé des cartes de coefficients de corrélation et de biais entre les séries journalières d'images de chlorophylle traitées et fournies par D. Antoine (communication personnelle) pour les périodes 1979-1983 et 1998-2000 et les séries correspondantes simulées par le modèle. Pour chaque pixel d'image satellite, une analyse statistique est effectuée entre les deux séries temporelles données par le modèle et les observations, sur chacune des périodes CZCS et SeaWiFS. Les résultats en termes de corrélation et biais sont assez hétérogènes (Fig. 11.5 & 11.6). Cependant, le biais du modèle en chlorophylle s'avère généralement très faible ($\pm 0.2 \text{ mg/m}^3$) ce qui indique un bon accord quantitatif avec les observations satellitales. L'année 1980 montre par exemple de faibles corrélations à la fois dans les zones LIGURE et MEDOC (Fig. 11.5). Sur la période récente, l'année 2000 montre les corrélations les plus faibles sur l'ensemble de la zone de convection profonde au large (Fig. 11.6). A l'opposé, l'année 1983 affiche des coefficients de corrélation rarement inférieurs à 0.8 peut-être dûs à une faible quantité d'observations. Les corrélations trouvées sont en général supérieures à 0.5 ce qui montre un bon accord global entre modèle et observations. Etant donné un nombre d'échantillons de comparaison très souvent supérieur à 50, leur significativité est quasiment toujours supérieure à 90% et atteint souvent 99% (non montré). Malgré quelques mauvais résultats, la variabilité spatiale de la chlorophylle de surface est ainsi correctement représentée à l'échelle du bassin de Méditerranée nord-occidentale, incluant les zones de convection profonde les plus productives de ce bassin.

11.1. Comparaison aux observations de l'imagerie satellitale

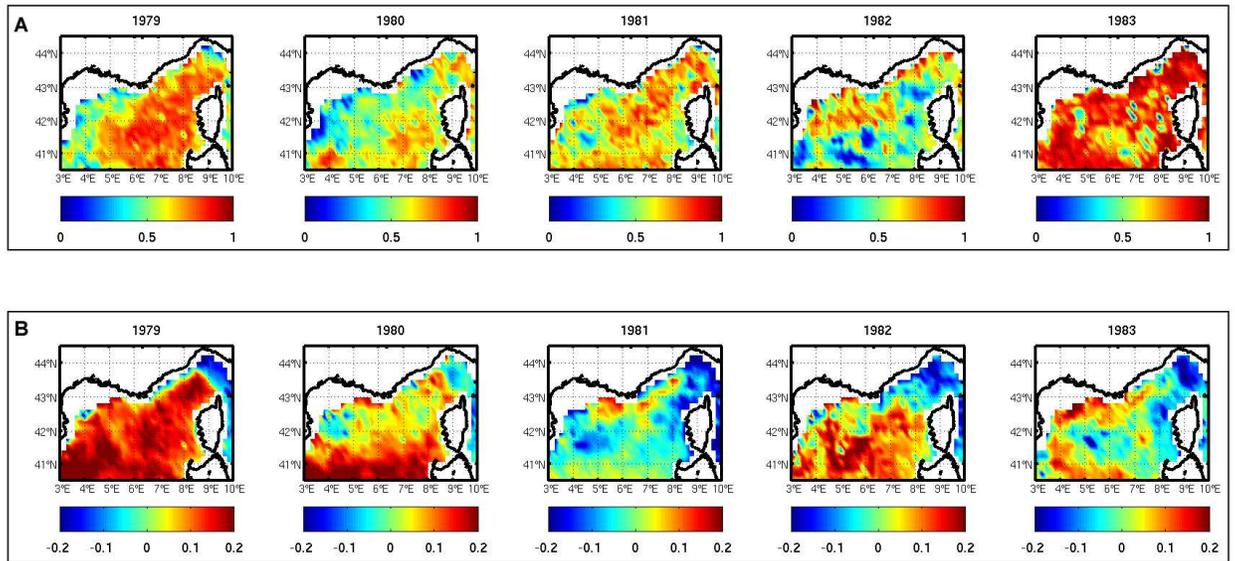


Figure 11.5. Cartes de corrélation (A) et biais (B – mg/m^3) temporels entre les champs de chlorophylle de surface simulés et observés provenant de l'étude d'Antoine et al. (2005) pour les années 1979 à 1983.

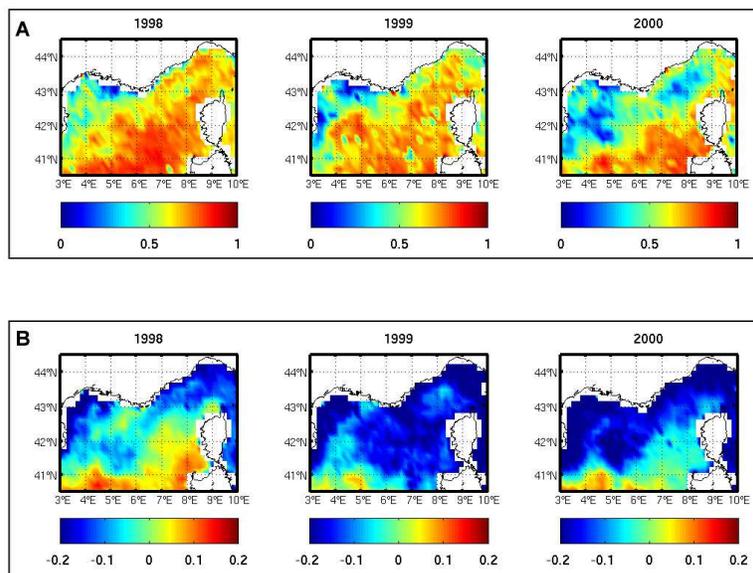


Figure 11.6. Cartes de corrélation (A) et biais (B – mg/m^3) temporels entre les champs de chlorophylle de surface simulés et observés provenant de l'étude d'Antoine et al. (2005) pour la période 1998-2000.

11.2. Comparaison aux données in situ au large

Localisé en surface au cours de l'efflorescence printanière, le maximum de biomasse chlorophyllienne se déplace en profondeur avec l'appauvrissement en nutriments des eaux superficielles au cours de l'été (Marty et al., 2002). Ainsi, au-delà de la surface, une modélisation biogéochimique doit aussi être capable de représenter correctement le cycle annuel de la dynamique planctonique en sub-surface. Pour le vérifier, les données acquises par le service d'observation DYFAMED en une station de mesure fixe située au coeur de la mer Ligure (43°25'N / 7°52'E), sur la radiale Nice-Calvi, ont été utilisées. Une série mensuelle de paramètres biogéochimiques de 1991 à 2005 est en effet disponible (<http://www.obs-vlfr.fr/dyfBase/>) et a déjà été analysée, en particulier par Marty et al. (2002) et Marty et Chiavérini (2010).

On peut d'abord comparer l'évolution du profil de nitrate respectivement simulée par le modèle et observée à DYFAMED par Marty et al. (2002), sous forme de diagramme Hovmöller (Fig. 11.7). De manière générale, l'évolution temporelle du profil de nitrate est correctement représentée par le modèle sur la période 1991-1999. En particulier, l'intensité des contenus en nitrate dans la couche productive (0-100m) est bien reproduite. On notera cependant une sous-estimation des contenus en nitrate dès la base de la couche productive et jusqu'à, au moins, 250m.

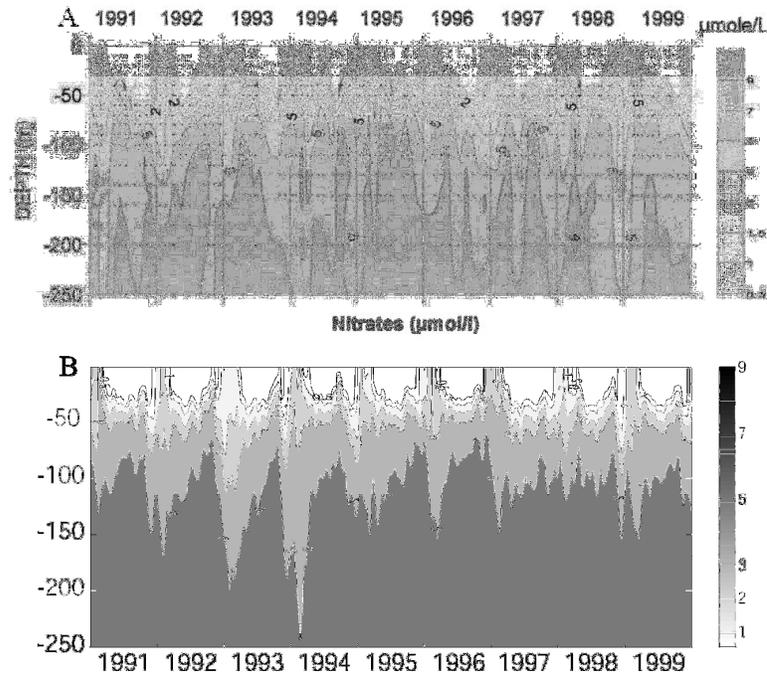


Figure 11.7. Evolution temporelle du profil de nitrate (mmol/m^3) observée (A – échantillonnage mensuel) et simulée (B – lissage sur une fenêtre glissante de 20 jours) à DYFAMED de 1991 à 1999.

L'évolution mensuelle de la profondeur du maximum de chlorophylle (DCM, Deep Chlorophyll Maximum) simulée montre une saisonnalité bien marquée en accord avec les observations (Fig. 11.8). La localisation du maximum en surface au cours de l'hiver est assez bien représentée, de même que la transition de la surface vers la sub-surface du printemps à l'été. Cependant, le modèle sous-estime en général la profondeur du DCM en été par rapport aux observations, avec un biais pouvant atteindre 10 à 15 m sur certaines années. Le modèle de pénétration de la lumière utilisé dans cette étude ne semble donc pas optimal et pourrait être amélioré en particulier pour la période estivale.

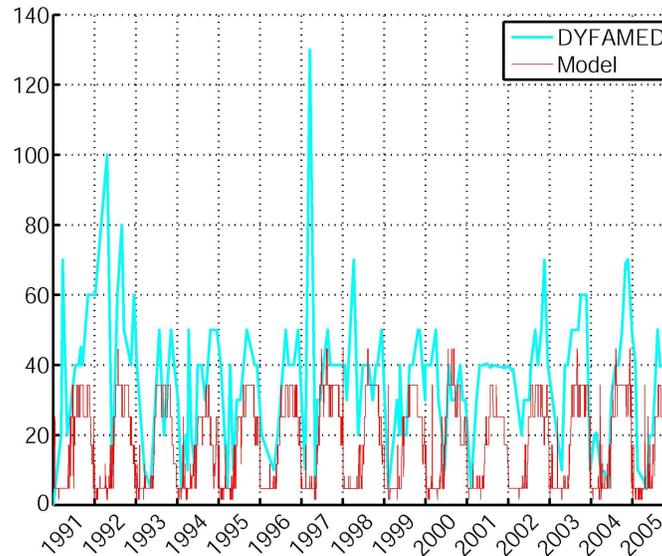


Figure 11.8. Evolution mensuelle de la profondeur du maximum de chlorophylle (m) observée (cyan) et simulée (rouge) à DYFAMED de 1991 à 2005.

L'évolution mensuelle de la biomasse chlorophyllienne au DCM montre généralement une surestimation de la biomasse sur la seconde partie de l'année (Fig. 11.9). Cependant, le cycle annuel est bien représenté. Les biomasses maximales au printemps et minimales en hiver sont aussi globalement en accord avec les observations. Quelques années montrent des pics printaniers sur- ou sous-estimés (1991, 1993, 1999, 2004), mais dans l'ensemble les résultats sont assez convaincants. Le déclenchement de l'efflorescence printanière dans le modèle est lui très bien localisé dans le temps mis à part sur quelques rares années (1991, 2000).

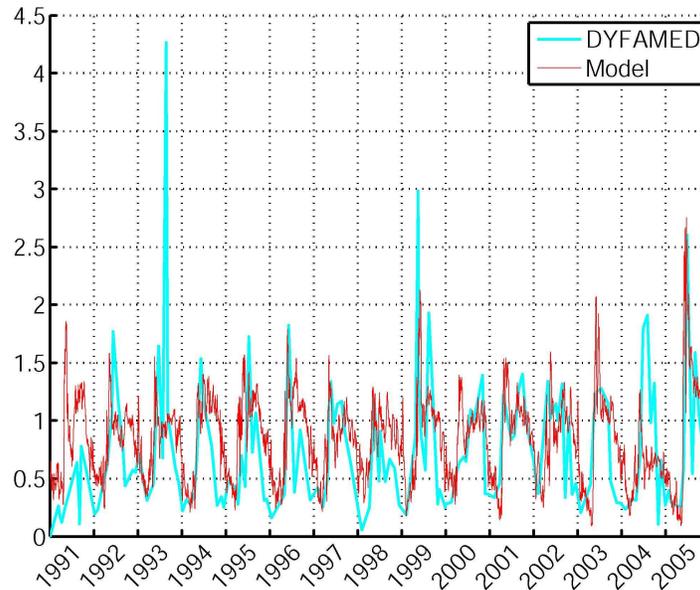


Figure 11.9. Evolution mensuelle de la concentration en chlorophylle (mg/m^3) à la profondeur du maximum de chlorophylle observée (cyan) et simulée (rouge) à DYFAMED de 1991 à 2005.

Finalement, il est intéressant de confronter les résultats du modèle à la fois aux observations de surface *in situ* à DYFAMED et aux données SeaWiFS au même point, disponibles sur la période 1998-2000 (Fig. 11.10). D'une manière globale, le modèle est en bon accord avec les deux séries de données en terme de cycle saisonnier. On peut également faire le constat que l'échantillonnage mensuel des données *in situ* est insuffisant pour capturer toute la fugacité des efflorescences phytoplanctoniques en particulier au printemps, et ainsi ne permet pas d'appréhender les valeurs de biomasses maximales en surface.

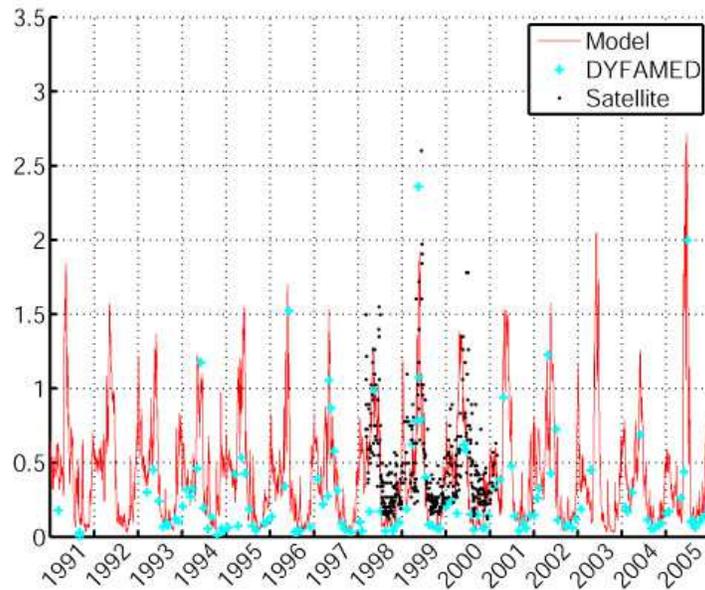


Figure 11.10. Evolution de la concentration en chlorophylle (mg/m^3) de surface à DYFAMED, respectivement observée in situ (cyan), par satellite (noir, Antoine et al., 2005) et simulée (rouge) de 1991 à 2005.

Au-delà de la représentation du développement phytoplanctonique au sein de la colonne d'eau, le modèle doit également représenter de manière réaliste le transfert d'énergie vers les échelons trophiques supérieurs que sont le zooplancton dans notre modèle. Pour cela, on peut confronter les résultats du modèle aux profils verticaux de ciliés (microzooplancton) et nanoflagellés hétérotrophes (nanozooplancton) publiés par Tanaka et Rassoulzadegan (2002 – Fig. 11.11A). On peut constater que le gradient vertical observé est légèrement plus marqué dans le modèle que dans la réalité (Fig. 11.11B). Bien que parfois surestimé en particulier pour le nanozooplancton, l'ordre de grandeur des biomasses de surface est correctement représenté par le modèle. Au contraire, le modèle sous-estime les biomasses hétérotrophes en-dessous de 100m, ce qui accentue le gradient vertical par rapport aux observations. Quoi qu'il en soit, l'évolution saisonnière de la forme des profils est correctement représentée par le modèle, en particulier concernant le microzooplancton : schématiquement, un minimum en surface en janvier est suivi par un enrichissement progressif jusqu'à un maximum observé en surface en mai, ce maximum étant ensuite observé en profondeur en août.

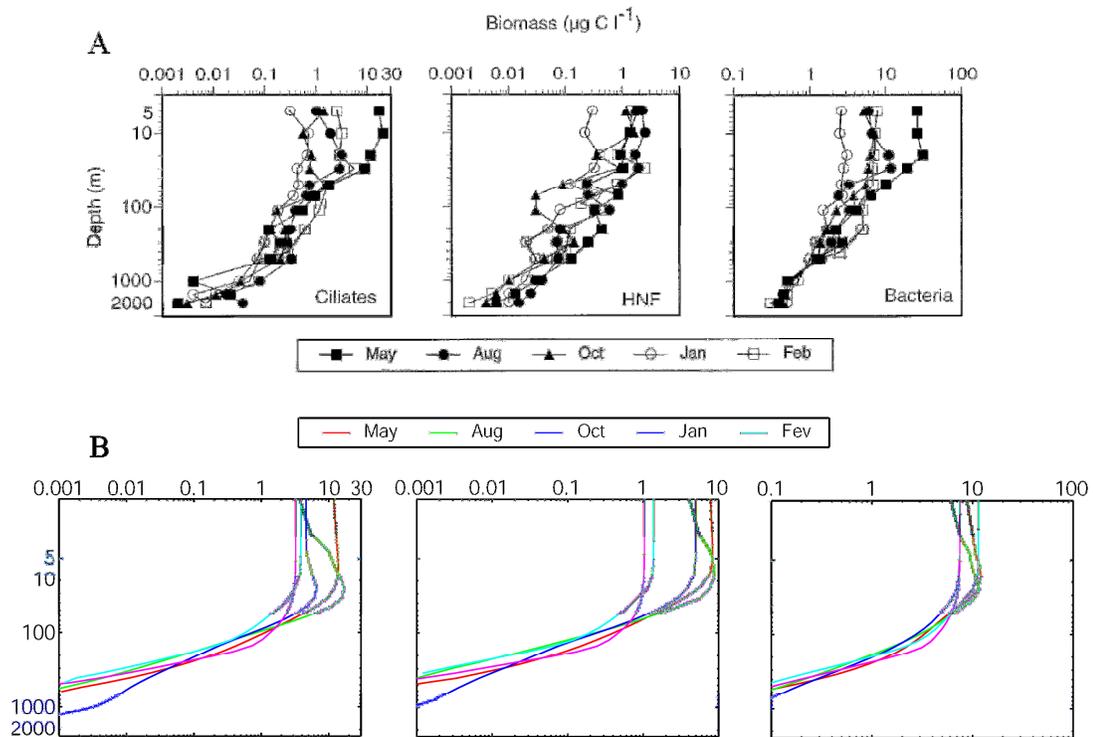


Figure 11.11. Profils de biomasses hétérotrophes observées par Tanaka et Rassoulzadegan (2002 - A) et simulées par le modèle (B) de mai 1999 à février 2000 (échelles identiques). De gauche à droite : ciliés (microzooplancton), nanoflagellés hétérotrophes (HNF – nanozooplancton) et bactéries.

La validation présentée ici montre que le modèle est capable de représenter de manière réaliste la variabilité spatio-temporelle de la biomasse chlorophyllienne sur deux périodes distinctes du point de vue des forçages hydrodynamiques (périodes CZCS et SeaWiFS). Le modèle représente correctement la variabilité interannuelle dans des régions clés du point de vue hydrodynamique au large, à savoir les zones MEDOC et LIGURE; et ce tant au niveau du déclenchement que de l'intensité des événements d'efflorescence phytoplanctonique. De plus, les résultats du modèle sont en accord avec des observations de nitrate, chlorophylle et biomasses hétérotrophes au point DYFAMED et sur l'ensemble de la colonne d'eau, en terme de cycle saisonnier et de variabilité interannuelle. En particulier, les évolutions saisonnières des profondeurs de maximum de chlorophylle et de biomasses hétérotrophes sont correctement représentées ce qui démontre une dynamique réaliste du modèle en profondeur.

En raison du faible nombre d'observations disponibles des autres variables du modèle, en particulier du zooplancton de grande taille (mésozooplancton dans notre modèle), nous n'avons pas poussé la validation plus loin. Dans les sections suivantes, nous replacerons toutefois nos résultats dans les gammes de variations observées. Notons qu'une validation plus complète à partir des données à DYFAMED (nutriments, répartition du phytoplancton par classe de taille, matière organique particulaire et dissoute, bactéries) est présentée par Ulses et al. (2011, in prep).

Finalement, une partie de notre travail se focalise sur la dynamique de la pompe biologique. Les résultats du modèle en termes de flux vertical de POC ont donc été confrontés à des données de piège à sédiment acquises à la station DYFAMED sur la période 1987-1999 (en partie publiées par Stemmann et al., 2002), à 200m et 1000m de profondeur (Fig. 11.12). Les résultats du modèle montrent une variabilité très importante du flux vertical à 200m dans le modèle par rapport aux données de piège (Fig. 11.12A), ce qui ne permet pas de statuer sur la capacité du modèle à représenter correctement la variabilité et l'intensité de la pompe biologique. En revanche, malgré quelques exceptions, le modèle reproduit fidèlement les flux verticaux de POC à 1000m à la fois en variabilité et en intensité (Fig. 11.12B). Puisque le flux vertical de POC à 1000m est davantage représentatif de l'intensité des exportations de carbone vers le fond que le flux vertical de POC à 200m, le modèle apparaît donc capable de représenter de manière réaliste la dynamique de la pompe biologique en mer Ligurienne.

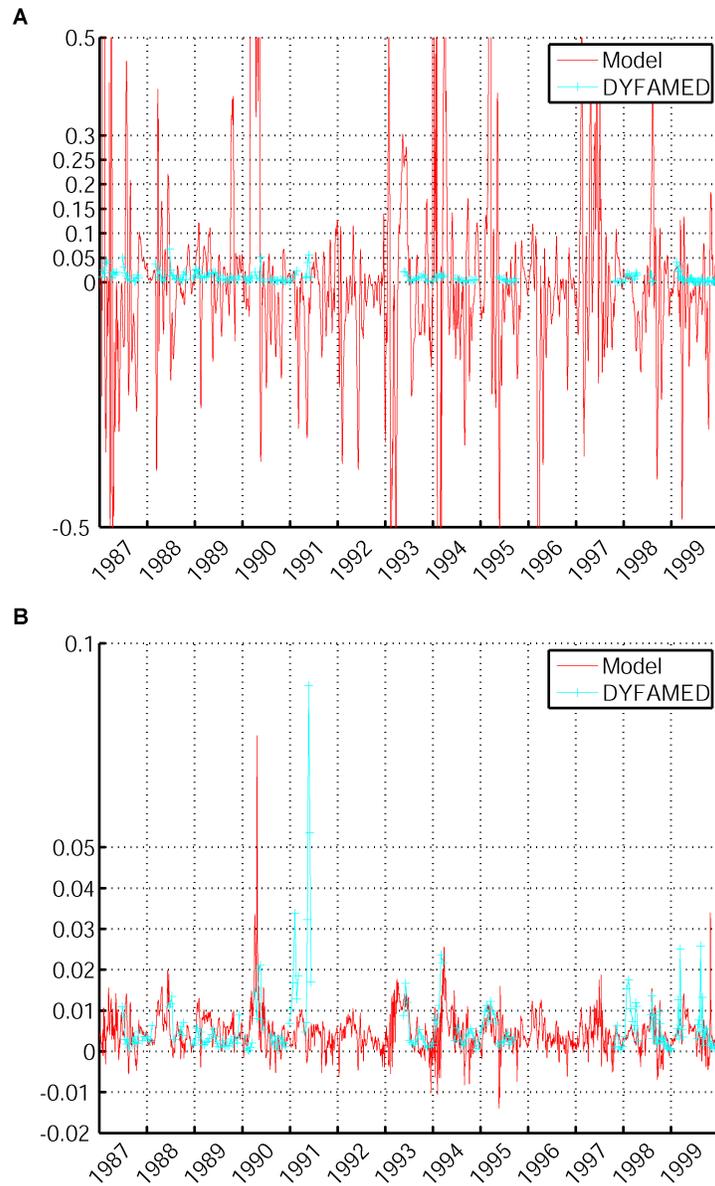


Figure 11.12. Evolution du flux vertical de POC ($\text{mg}/\text{m}^2/\text{jour}$, positif vers le bas) à DYFAMED aux profondeurs 200m (A) et 1000m (B), respectivement observée in situ (cyan) et simulée (rouge) de 1987 à 1999.

12. De la variabilité décennale à interannuelle des écosystèmes en Méditerranée nord-occidentale

Des observations sur les dernières décennies, en particulier en Méditerranée nord-occidentale, ont mis en évidence une réponse nette de quelques indicateurs biologiques (intensité d'efflorescence phytoplanctonique, abondance des stocks de zooplancton, méduses, anchois...) à la variabilité climatique observée sur l'Atlantique nord (Gomez et Gorsky, 2003 ; Conversi et al., 2010 ; Molinero et al., 2008 ; Goberville et al., 2010 ; Beaugrand, 2009). Cependant, ces observations *in situ* ont été effectuées pour la plupart en zone côtière. La nature de la réponse des écosystèmes planctoniques en zone profonde est donc principalement documentée au travers de l'observation satellitale (Bosc et al., 2004 ; Barale et al., 2008), malheureusement limitée à la surface et sur des périodes finalement assez restreintes. Le rôle des forçages hydrodynamiques dans la transmission de l'information atmosphérique aux écosystèmes planctoniques est donc encore mal connu au large.

Pour répondre à cette question, nous utilisons les indices VED et MLD75 (décrits en Partie 10) comme étant représentatifs du forçage hydrodynamique à l'échelle annuelle sur notre simulation longue de trente ans. Pour rappel, l'indice VED (Fig. 10.4 VED) est considéré comme un proxy de l'intensité des plongées d'eau dense et des remontées de nutriments en surface, et donc finalement du mélange dû à la convection profonde hivernale. En revanche, MLD75 (Fig.10.5 MLD75) est un proxy plus général du mélange vertical, pas nécessairement synonyme de convection profonde.

A ces indices de mélange sont comparées les anomalies standardisées des moyennes annuelles (novembre à novembre) des stocks et flux biogéochimiques moyennés sur la couche productive de surface (0-100m) ainsi que sur des zones appropriées à l'analyse. Pour cela, on définit le domaine EHP rassemblant les points de bathymétrie supérieure à 200m (EHP pour domaine Entier Hors Plateaux, Fig. 3.1B), ainsi que les zones MEDOC (4°E-6°E / 41°N-42°30'N) et LIGURE (7°E-9°E / 42°N-43°30'N) qui subissent précisément les forçages atmosphériques les plus intenses du bassin nord-occidental et sont le lieu des maxima d'efflorescence printanière (Bosc et al., 2004 ; Barale et al., 2008). Les anomalies standardisées des moyennes annuelles

correspondent aux anomalies à une moyenne calculée sur l'ensemble de la période, que l'on divise ensuite par l'écart-type sur la période. Ces représentations des contenus en nutriments et en biomasses en carbone de phytoplancton, zooplancton et bactéries hétérotrophes, des matières organiques particulaire et dissoute, du bilan annuel de production primaire brute (intégrée sur 0-100m) et des températures, sont présentées sur les figures 12.1 à 12.6. Par ailleurs, les évolutions en valeurs absolues sont présentées en Annexe C (Fig. C.1 à C.6).

Nous présentons ici les résultats du modèle biogéochimique en décrivant dans un premier temps la variabilité décennale à l'échelle du domaine EHP (courbes noires sur les figures 12.1 à 12.6). Une attention particulière est portée à la détection éventuelle d'une réponse au changement de régime hydrodynamique observé à la fin des années 1980 (Fig. 10.4 & 10.5). A cette fin, les séries d'anomalies standardisées des moyennes annuelles de stocks et flux biogéochimiques sont respectivement moyennées sur les deux périodes 1976-1989 et 1990-2004 (lignes horizontales pointillées sur figures 12.1 à 12.6). Les changements observés entre les deux périodes pourraient en effet être biaisés par la prise en compte au sein de la période peu convective de l'année 2005, dont les caractéristiques hydrodynamiques se rapprochent plutôt de celles de la période convective (Fig. 10.4 & 10.5). Dans la suite, nous appellerons par abus de langage « convective » et « peu convective » les deux périodes 1976-1989 et 1990-2004, respectivement.

12.1. Détection de la variabilité décennale sur l'ensemble du domaine profond (EHP)

Sur le domaine EHP, les contenus en nitrate, phosphate et silicate présentent une tendance d'évolution négative au tournant des années 1989 et 1990 (Fig. 12.1, *resp.* A, B & C). En accord avec l'affaiblissement des forçages hydrodynamiques (voir Partie 10, Fig. 10.4 & 10.5), ces contenus en nutriments sont en effet inférieurs sur la seconde période de 1.24, 1.44 et 0.93 unité standard, respectivement. Par ailleurs, cette tendance est moins marquée concernant l'ammonium, de l'ordre de 0.12 unité standard (Fig. 12.1D).

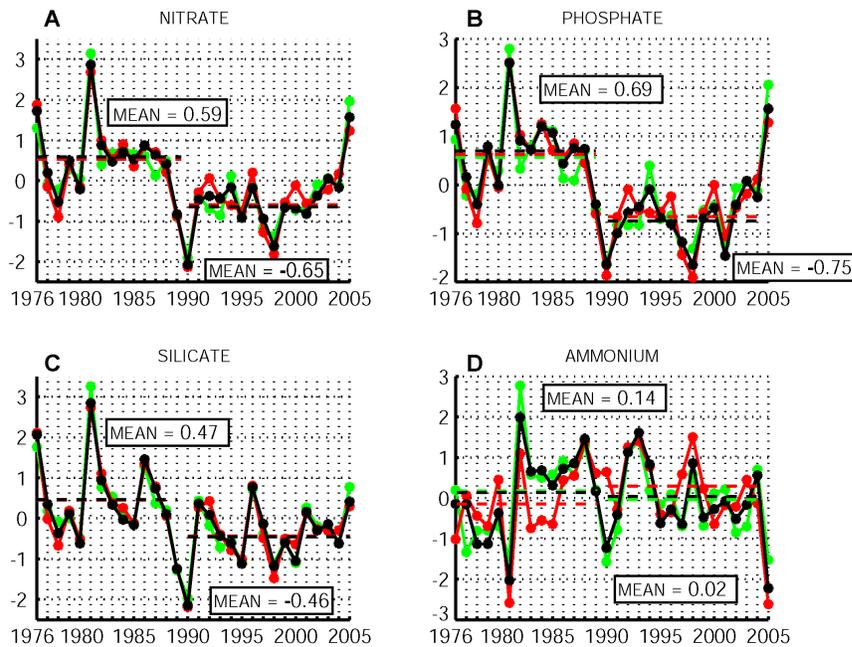


Figure 12.1. Moyennes annuelles des contenus en nutriments (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Nitrate (A), phosphate (B), silicate (C) et ammonium (D). Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert. Les lignes horizontales pointillées correspondent aux moyennes sur les sous-périodes 1976-1989 et 1990-2004 (unité standard).

De la même manière, la biomasse phytoplanctonique totale montre une diminution de l'ordre de 0.59 unité standard (Fig. 12.2A) résultant d'une évolution similaire du pico- et microphytoplancton (Fig. 12.2, resp. B & D). A l'opposé, le nanophytoplancton montre une tendance assez marquée à l'augmentation entre les deux périodes (Fig. 12.2C). Le modèle met donc en évidence qu'entre les deux périodes, il existe une diminution du groupe microphytoplancton compensée en partie par l'augmentation du groupe nanophytoplancton. Le transfert de biomasse est cependant incomplet puisque la biomasse globale diminue de la période convective vers la période peu convective. Ce résultat est en accord avec les observations côtières faites sur une échelle interannuelle à décennale par Gomez et Gorsky (2003) and Béthoux et al. (2002). Ces études mettent en évidence un lien entre le signe de l'indice NAO et la structure des assemblages phytoplanctoniques : au cours des années à indices NAO faiblement positifs ou négatifs (période convective 1976-1989), les espèces siliceuses (diatomées) dominent l'efflorescence printanière tandis qu'au cours des années à indice NAO

12.1. Détection de la variabilité décennale sur l'ensemble du domaine profond

fortement positif (période peu convective 1990-2004), l'assemblage phytoplanctonique est davantage dominé par les espèces non-siliceuses tels que les flagellés autotrophes.

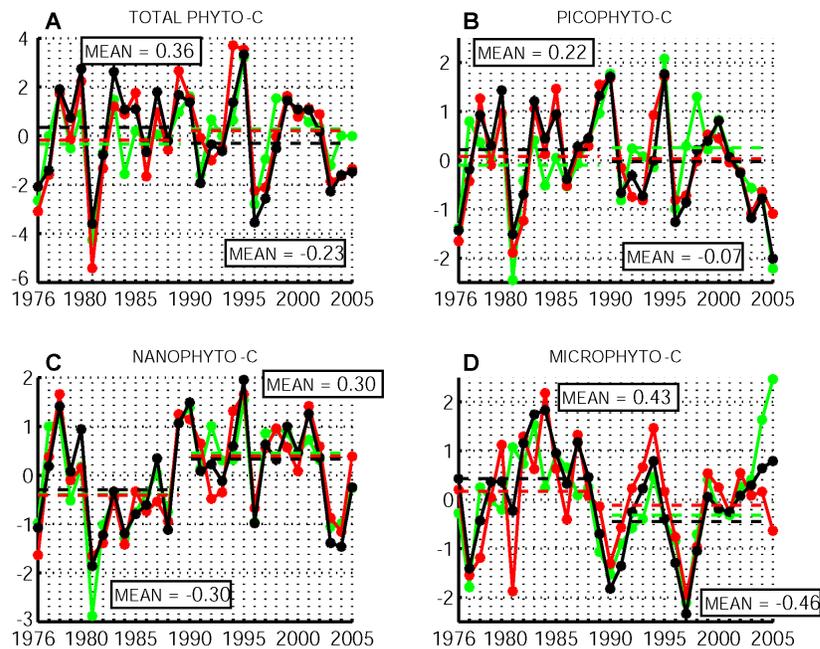


Figure 12.2. Moyennes annuelles des biomasses phytoplanctoniques en carbone (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Biomasse totale (A), picophytoplancton (B), nanophytoplancton (C) et microphytoplancton (D). Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

De manière générale, la diminution de biomasse totale détectée (0.59 unité standard) est moins importante que pour les nutriments (>0.93 unité standard, hormis l'ammonium). Ainsi, l'évolution de la biomasse phytoplanctonique n'apparaît pas complètement liée à l'évolution de la disponibilité en nutriments entre les deux périodes. A l'inverse des nutriments et de la majorité des biomasses phytoplanctoniques, le bilan de production primaire brute (PPB) annuelle montre une augmentation de l'ordre de +0.69 unité standard entre les deux périodes (Fig. 12.3). L'impact d'une augmentation des températures (Fig. 12.4, +1.47 unité standard) pourraient expliquer cette évolution positive. Par ailleurs, une modification de la croissance et/ou structure des assemblages phytoplanctoniques rendrait la production primaire peu sensible à un affaiblissement des apports en nutriments (Gomez et Gorsky, 2003).

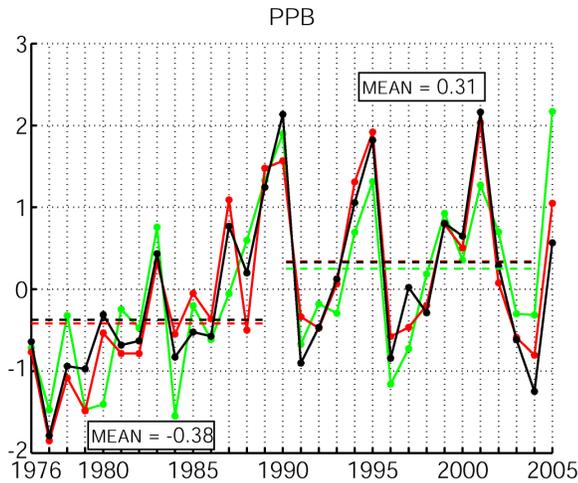


Figure 12.3. Bilan annuel de Production Primaire Brute (PPB, unité standard) cumulée sur la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

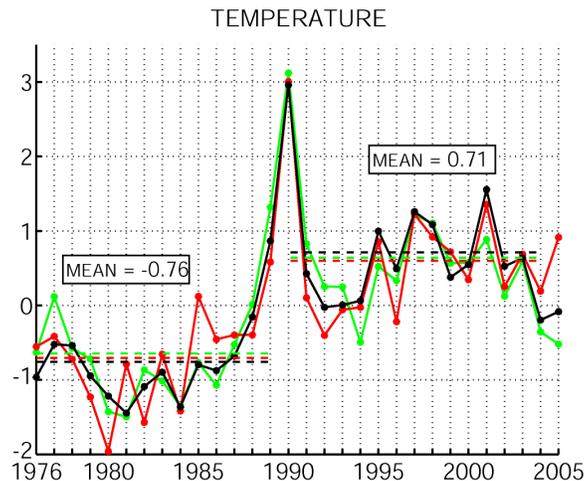


Figure 12.4. Moyennes annuelles de température (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

La biomasse zooplanctonique totale, quant à elle montre une augmentation nette entre les deux périodes (Fig. 12.5A). Le nanozooplancton montre l'augmentation la plus importante (1.03 unité standard, Fig. 12.5B) tandis que le microzooplancton montre une évolution nettement moins significative (0.18 unité standard, Fig. 12.5C). La biomasse du mésozooplancton montre au contraire une augmentation assez importante d'une période à l'autre (Fig. 12.5D, 0.62 unité standard).

12.1. Détection de la variabilité décennale sur l'ensemble du domaine profond

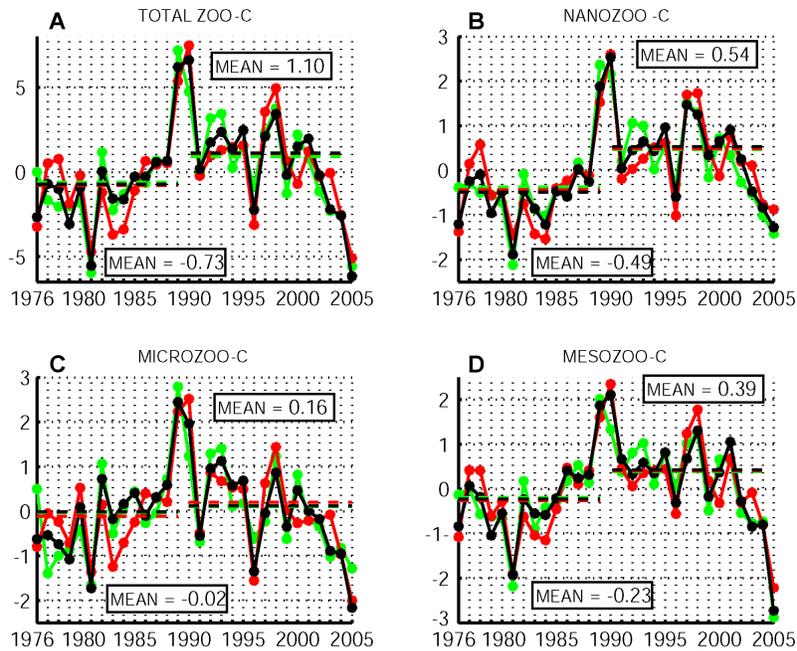


Figure 12.5. Moyennes annuelles des biomasses zooplanctoniques en carbone (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Biomasse totale (A), nanozooplankton (B), microzooplankton (C) et mésozooplankton (D). Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

Les échelons trophiques supérieurs jouent un rôle majeur dans le contrôle des biomasses phytoplanctoniques en surface. Une pression de broutage plus importante en période peu convective pourrait ainsi masquer une productivité primaire accrue (Fig. 12.3). Au sein d'une zone d'intense mélange vertical, Sverdrup (1953) notent en effet qu'en présence de zooplancton, la biomasse de phytoplancton peut rester faible en dépit d'une intense production primaire. D'après les résultats des simulations, la classe de taille intermédiaire (microzooplankton) serait assez indépendante de l'évolution des forçages hydrodynamiques et montrerait donc les capacités adaptatives les plus importantes parmi les groupes zooplanctoniques modélisés. En revanche, le zooplancton de grande taille apparaît clairement favorisé en surface en situation peu convective (en moyenne annuelle au large) et défavorisé en situation convective.

Les résultats du modèle en terme de mésozooplankton apparaissent en désaccord avec l'évolution des abondances totales de copépodes observées au point B en mer Ligurienne (43°41'N / 7°19'E, zone côtière) par plusieurs auteurs (Molinero et al., 2008 ; Vandromme et al., 2010 ; Garcia-Comas et al., 2011).

Sur la période 1966-1993, l'évolution de l'abondance totale de copépodes au point B apparaît dirigée par les espèces de copépodes d'été-automne (*Temora Stylifera*, *Oithona spp.*, *Oncaea spp.*) qu'une situation peu convective semblerait défavoriser (Molinero et al., 2008). D'après ces auteurs, une modification abrupte de ces biomasses de copépodes autour de la fin des années 1990 serait expliquée par une augmentation de la stratification par rapport aux années 1980. En favorisant le phytoplancton de petite taille, une situation peu convective favoriserait les organismes de types méduses ainsi que leur pression de broutage sur les espèces de copépodes d'été/automne, ce qui diminuerait leur biomasse (contrôle top-down). Cependant, la dynamique des méduses et de leur pression de broutage sur le mésozooplancton n'est pas explicitement représentée dans le modèle, ce qui ne nous permet pas de simuler un tel mécanisme.

Les études récentes de Vandromme et al. (2010) et Garcia-Comas et al. (2011), basées sur des observations au point B respectivement sur les périodes 1995-2005 et 1974-2003, confirment par ailleurs les observations d'abondance totale de copépodes effectuées par Molinero et al. (2008). Mais d'après ces auteurs, les copépodes seraient plutôt favorisés en situation convective par le biais d'apports en nutriments plus importants en situation convective (contrôle bottom-up). Bien que le point B soit situé en zone côtière, il est en effet influencé par les conditions en mer ouverte en terme d'apport en nutriments, en raison de sa proximité de fonds atteignant 2000m (Molinero et al., 2008).

A l'inverse, les espèces de copépodes de printemps (*Centropages Typicus*, *Acartia Clausi*) seraient moins exposées à la pression de broutage imposée par les méduses grâce à une répartition spatiale plutôt dirigée vers le large (Molinero et al., 2008). Ces observations sembleraient donc conforter les résultats du modèle puisqu'elles suggèrent que les espèces de copépodes de printemps soient en fait favorisées au large en situation peu convective.

Finalement, il apparaît hasardeux de comparer des résultats de simulation au large à des observations côtières. D'abord, le modèle ne peut pas représenter une influence accrue des méduses en zone côtière. De plus, le mélange vertical des eaux côtières ne peut être comparé à celui des eaux du large puisque la profondeur au point B est limitée à 80m. Au-delà de l'influence des méduses, une comparaison de nos résultats au large à des observations en zone côtière est donc discutable puisque les organismes planctoniques ne subissent pas les mêmes forçages hydrodynamiques. Le mélange vertical pourrait par exemple modifier de manière mécanique les interactions

proies/prédateurs entre phytoplancton et zooplancton (Behrenfeld, 2010). Un contraste de mélange vertical entre la côte et le large induirait par conséquent une modification de la relation entre mélange vertical et biomasse zooplanctonique en allant de la côte vers le large.

Principalement contraints par l'exsudation du phytoplancton associée à la productivité primaire (Avril, 2002) et par la prédation zooplanctonique (messy-feeding, non montré), les concentrations en carbone organique dissout (DOC, pour Dissolved Organic Carbon) montrent des valeurs significativement plus élevées de l'ordre de 1.36 unité standard (Fig. 12.6A) en période plus faiblement convective. Par conséquent, il existe aussi une réponse à la modification des forçages hydrodynamiques de la production annuelle de DOC et son accumulation dans la couche de surface, et potentiellement son exportation vers le domaine profond (cf. § VI). Par ailleurs, alors qu'une augmentation d'une amplitude similaire (1.26 unité standard) est détectée sur l'azote organique dissout (DON, Fig. 12.6B), le phosphore organique dissout (DOP) montre une augmentation beaucoup plus limitée de l'ordre de 0.48 unité standard (Fig. 12.6C). Puisqu'en première approximation la dynamique des matières organiques dissoutes est contrôlée par le phytoplancton (Avril, 2002), ce déséquilibre élémentaire pourrait donc être dû à une limitation croissante en phosphate au cours de la période faiblement convective peut-être en raison de conditions hydrodynamiques moins propices aux remontées de nutriments à partir du début des années 1990.

Les concentrations en carbone organique particulaire (SPOC et LPOC, POC pour Particulate Organic Carbon) sont contrôlées dans le modèle par la mortalité des groupes planctoniques d'une part, et par le broutage zooplanctonique et la reminéralisation d'autre part (cf. § 6). SPOC et LPOC montrent respectivement une augmentation de l'ordre de 0.60 et une diminution de 0.76 unité standard (Fig. 12.6D & E). Alors que l'évolution des concentrations en SPOC semble plutôt dominée par celle de la mortalité planctonique, c'est l'inverse pour les concentrations en LPOC qui sont davantage influencées par les processus de broutage et de reminéralisation. Les changements d'une période à l'autre sont toutefois moins marqués que pour la fraction dissoute. Du point de vue de l'exportation de carbone vers le fond, une situation peu

convective semblerait donc favoriser l'accumulation de matière dissoute au détriment de la fraction particulaire (cf. § VI).

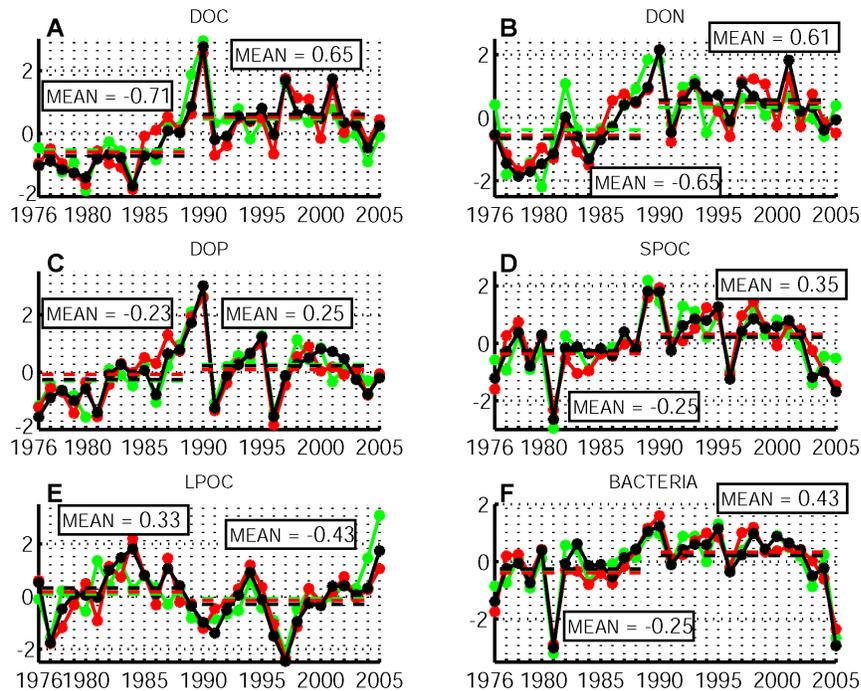


Figure 12.6. Moyennes annuelles des contenus en carbone (unité standard) au sein des matières organiques dissoute (DOC (A), également en azote et phosphore : DON (B) et DOP (C)) et particulaire (SPOC=Small POC (D) ; LPOC=Large POC (E)) ainsi que de la biomasse bactérienne (F) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

La biomasse bactérienne augmente de l'ordre de 0.68 unité standard (Fig. 12.6F), vraisemblablement sous l'influence d'une disponibilité accrue en matière organique dissoute et de la température. Les processus de reminéralisation et de régénération plus intenses en période peu convective caractérisent cette période, et pourraient donc expliquer pourquoi les concentrations en ammonium ne diminuent que faiblement (Fig. 12.1D) en dépit d'une consommation sans doute accrue du nanophytoplancton, seul groupe fonctionnel en augmentation entre les deux périodes.

On peut légitimement se demander si ces évolutions à basse fréquence sont le résultat d'un effet intégrateur du phytoplancton agissant à l'échelle décennale, ou d'une

réaction instantanée de l'écosystème planctonique aux conditions hydrodynamiques agissant donc à l'échelle interannuelle. Un test de sensibilité au choix du découpage des tranches de cinq ans a ainsi été effectué pour répondre à cette question. En pratique, nous avons décalé de deux années le départ de chaque simulation, puis lancé cinq simulations (période 1977-2002) avec le même état initial que la simulation de référence. Nous présentons sur la figure 12.7 la comparaison entre le test de sensibilité et la simulation de référence pour le contenu en nitrate, les biomasses phytoplanctonique et zooplanctonique totales ainsi que le bilan annuel de PPB sur la couche productive de surface.

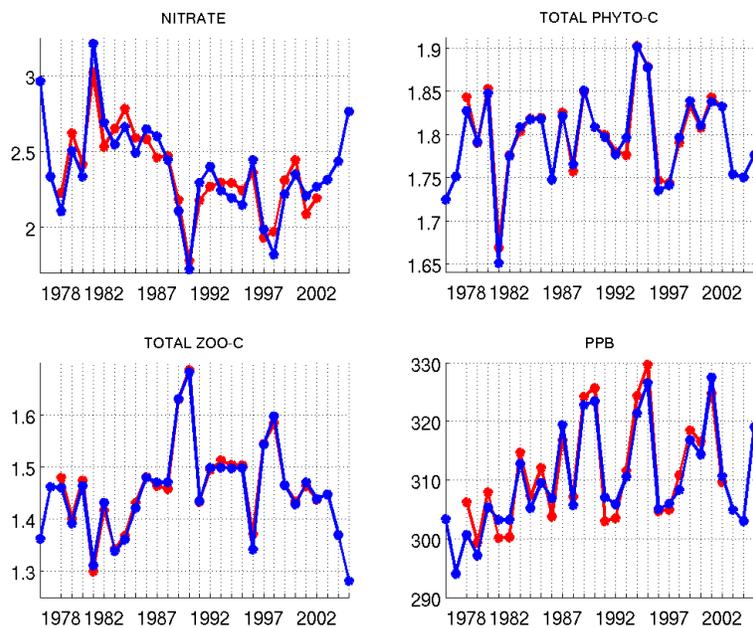


Figure 12.7. Comparaison entre la simulation de référence (bleu) et un test de sensibilité au découpage temporel des tranches de simulations (rouge). Moyennes annuelles des contenus en nitrate (A - mmol/m^3) et en carbone au sein du phytoplancton (B - mmol/m^3) et du zooplancton (C - mmol/m^3), et bilan annuel de Production Primaire Brute (PPB - $\text{mgC/m}^2/\text{an}$) cumulée sur la couche de surface (0-100 m), de 1976 à 2005.

Nous constatons une très faible sensibilité des résultats sur toutes les variables biogéochimiques présentées précédemment (Fig. 12.1 à 12.6), ce qui tend à montrer que toutes les années de simulation sont indépendantes entre elles. La variabilité décennale des assemblages planctoniques et des concentrations en matière organique

et inorganique serait donc liée en grande partie à l'occurrence d'années peu convectives en période convective et d'années très convectives en période peu convective. Cela tendrait donc à démontrer que le mode dominant de variabilité des écosystèmes planctoniques de Méditerranée nord-occidentale serait plutôt interannuel que décennal, l'écosystème planctonique ne montrant pas d'effet intégrateur d'une année sur la suivante. C'est sur cette hypothèse que repose la suite de ce travail.

12.2. Quid de la variabilité spatiale ?

Les changements détectés sur le domaine EHP sont généralement retrouvés à l'échelle des zones MEDOC et LIGURE (Fig. 12.1 à 12.6). Cependant, certaines variables font exception. Par exemple, l'ammonium montre une légère augmentation sur la zone MEDOC (Fig. 12.1D) entre les deux périodes contrairement à la tendance rapportée sur le domaine EHP. L'ammonium s'accumule donc dans la zone MEDOC en période faiblement convective. Cette accumulation n'est pas liée directement à une diminution du processus de convection car au moment où la convection est la plus importante -en hiver- la production d'ammonium par les processus de régénération/reminéralisation est minimale. Cette accumulation résulte davantage du fonctionnement dynamique du réseau planctonique et en particulier d'un décalage temporel entre les processus de production et de consommation en période estivale stratifiée. On observe que les groupes phytoplanctoniques ne « profitent » pas de cette accumulation d'ammonium et en particulier le groupe nanophytoplancton qui ne montre pas d'augmentation significative de biomasse par rapport à celle notée sur le domaine EHP. Ce résultat confirme que les espèces phytoplanctoniques consommatrices ne sont pas présentes au moment où l'ammonium est produit. Au cours de cette période, on n'observe pas d'augmentations significatives des différents groupes de zooplancton donc l'absence des populations phytoplanctoniques consommatrices d'ammonium ne s'explique pas par un contrôle de type « top-down ». En revanche, leur absence pourrait davantage être due à une absence de la ressource phosphate (contrôle « bottom-up »). En condition de phosphore limitant, la régénération d'azote (ammonium) par les bactéries et le zooplancton est également accrue.

Par ailleurs, la biomasse phytoplanctonique totale montre une inversion des tendances d'évolution entre le groupe formé par les zones MEDOC et LIGURE et le domaine EHP (Fig. 12.2A). Dans les zones de mélange maximal, les biomasses phytoplanctoniques sont en moyenne plus faibles que sur l'ensemble du domaine (EHP) au cours de la période convective et plus forte en période peu convective (Fig. 12.2B, C & D). Ceci suggère un effet localement « néfaste » de la convection profonde hivernale sur les zones MEDOC et LIGURE. Un mélange vertical modéré serait plus efficace pour stimuler la productivité primaire, en accord avec la tendance observée sur le bilan annuel de PPB (Fig. 12.3). Les valeurs de biomasse plus élevées détectées sur les zones MEDOC et LIGURE au cours de la période peu convective confirmeraient cette hypothèse, tandis que le domaine EHP, dans cette configuration, ne recevrait pas assez d'apports de nutriments depuis le fond.

Les champs de chlorophylle totale de surface simulés par le modèle et moyennés au cours des deux périodes est présenté sur la figure 12.8. Une modification de la variabilité spatiale entre les deux périodes est clairement observée. La période plus convective (Fig. 12.8A ; 1976-1989) est davantage impactée par le mélange hivernal intense sur la zone MEDOC (« blue hole ») sous la forme d'une anomalie négative au point de convergence du Mistral et de la Tramontane. Au contraire, la zone LIGURE montre une concentration en chlorophylle supérieure en raison du mélange plus intense que sur la période peu convective, à l'origine d'apports plus importants de sels nutritifs. En dehors des zones de convection profonde, la signature de chlorophylle semble finalement plus intense et étendue au cours de la période plus convective (Fig. 12.8). Ces résultats confirment les travaux théoriques antérieurs de Lévy et al. (1999) qui mettaient en évidence un développement phytoplanctonique intense sur le pourtour des cheminées de convection dans la zone MEDOC.

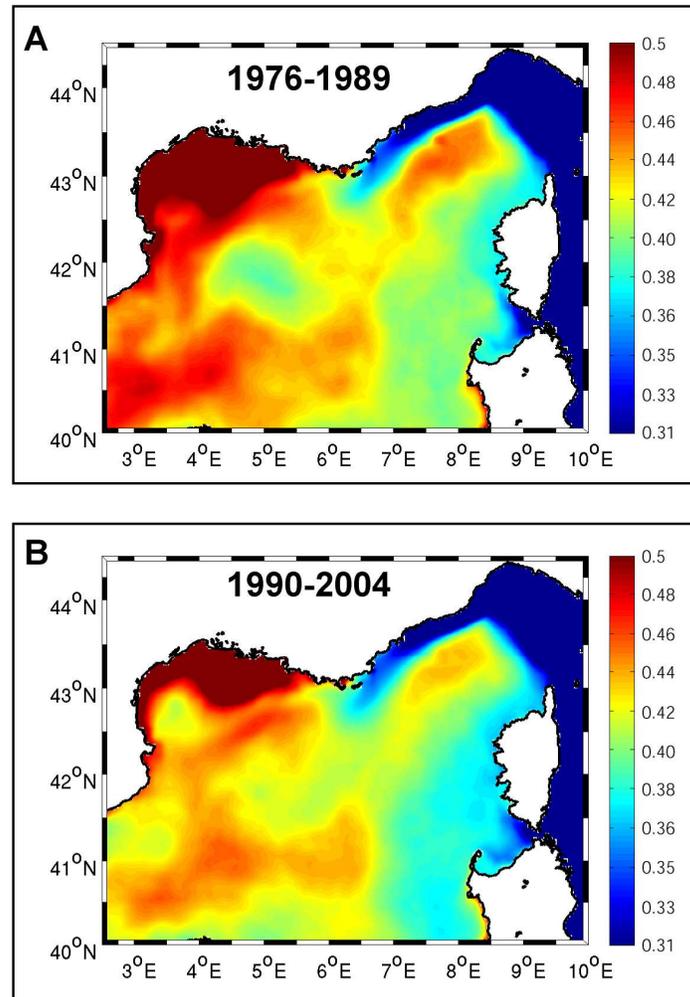


Figure 12.8. Moyenne de la chlorophylle de surface (mg/m^3) calculée sur les périodes 1976-1989 (A) et 1990-2005 (B).

Au sein même des deux périodes (convective puis plus faiblement convective), la variabilité interannuelle de l'écosystème planctonique est cependant très marquée comme en atteste la série de biomasse phytoplanctonique totale sur le domaine EHP (Fig. 12.2A, courbe noire). Certaines années de la période convective (1976, 1977, 1981) montrent en effet des caractéristiques correspondant à celles de la période peu convective, et inversement (1994, 1995, 1999). De même, les années 1996, 2003, 2004 et 2005 affichent par exemple des biomasses zooplanctoniques totales plutôt faibles et qui sont donc antagonistes avec une moyenne plus élevée sur cette période-là (Fig. 12.5A).

12.3. Ecosystèmes et mélange vertical à l'échelle interannuelle

L'impact des forçages hydrodynamiques sur la variabilité interannuelle des écosystèmes planctoniques est à présent considéré à l'échelle du domaine EHP. Pour ce faire, nous analysons la relation statistique entre les séries d'indices globaux du mélange vertical annuel (VED et MLD75, Fig. 10.4 & 10.5) et les séries de stocks et flux biogéochimiques en moyenne annuelle sur le domaine EHP de 1976 à 2005 (Fig. 12.1 à 12.6). Les coefficients de corrélation de Pearson et leur significativité sont présentés dans le tableau 1 (Pearson, 1896).

12.3. Ecosystèmes et mélange vertical à l'échelle interannuelle

Correlation Biogeochemistry				
vs.	VED		MLD75	
Convection		Significativité		Significativité
Picophytoplankton-C	- 0.38	95%	- 0.48	99%
Nanophytoplankton-C	- 0.56	99%	- 0.49	99%
Microphytoplankton-C	+ 0.50	99%	+ 0.45	99%
Total Phytoplankton-C	- 0.04	nulle	- 0.06	nulle
Bacteria-C	- 0.69	99%	- 0.88	99%
Nanozooplankton-C	- 0.64	99%	- 0.72	99%
Microzooplankton-C	- 0.40	95%	- 0.64	99%
Mesozooplankton-C	- 0.65	99%	- 0.83	99%
Total Zooplankton-C	- 0.53	99%	- 0.74	99%
Small Particulate Organic Carbon (SPOC)	- 0.61	99%	- 0.74	99%
Large Particulate Organic Carbon (LPOC)	+ 0.52	99%	+ 0.54	99%
Total Particulate Organic Carbon (POC)	- 0.61	99%	- 0.74	99%
Dissolved Organic Carbon (DOC)	- 0.36	95%	- 0.37	95%
Nitrate	+ 0.77	99%	+ 0.82	99%
Ammonium	- 0.12	nulle	- 0.42	98%
Phosphate	+ 0.78	99%	+ 0.79	99%
Silicate	+ 0.57	99%	+ 0.59	99%
Production Primaire Brute annuelle	- 0.15	nulle	- 0.17	nulle
Export of Particulate Organic Carbon	+ 0.82	99%	+ 0.92	99%
Export of Dissolved Organic Carbon	+ 0.78	99%	+ 0.91	99%

Tableau 1. Coefficients de corrélation entre d'une part les moyennes annuelles de paramètres biogéochimiques du modèle sur le domaine EHP (couche 0-100 m), d'autre part les indices de convection hivernale et de mélange vertical annuel (VED et MLD75).

Significativité des corrélations : 99% = significative / >90% et <99% = peu significative / <90% = nulle

De manière générale, les corrélations calculées sont légèrement plus élevées avec l'indice MLD75 qu'avec VED. Cela met donc en évidence l'importance des évènements de mélange ponctuel résultant de coups de vent transitoires, à travers les forçages mécaniques et les apports modérés de nutriments qu'ils engendrent, par opposition à la convection profonde hivernale (voir § 12.2). Seules les biomasses de nano- et microphytoplancton sont davantage corrélées à l'indice VED qu'à MLD75, ce qui suggérerait au contraire un impact prépondérant de la convection hivernale sur ces organismes en moyenne annuelle (voir ci-dessous).

En accord avec leur variabilité décennale, les contenus en nitrate, phosphate et silicate sont trouvés significativement corrélés à VED et MLD75 (Tab. 1). Au contraire, les contenus en ammonium ne sont pas corrélés à VED. Alors que les contenus en nitrate, phosphate et silicate en surface à la fin de l'hiver sont en grande partie pilotés par l'intensité des apports de fond, les contenus en ammonium sont plus majoritairement contrôlés par l'activité d'excrétion du zooplancton et de la boucle bactérienne, dont les biomasses sont anti-corrélées aux indices de mélange vertical (voir ci-dessous). Cependant, il existe une anti-corrélation peu significative entre l'ammonium et MLD75. Par conséquent, il semble que la production d'ammonium soit également contrôlée de manière plus directe par les mélanges de faible intensité pouvant intervenir au fil de la saison estivale, qui reste la période privilégiée de production de l'ammonium dans la couche de surface.

D'une manière générale, l'ensemble des variables liées à la boucle microbienne telles que les bactéries et les protistes prédateurs montre une anti-corrélation significative avec MLD75 en moyenne annuelle. Ce résultat démontre que même les mélanges modérés qui peuvent intervenir en période stratifiée viennent perturber de manière importante l'activité de la boucle microbienne.

Sur l'ensemble du domaine, les biomasses de pico- et nanophytoplancton sont significativement anti-corrélées à VED et MLD75. Au contraire, le microphytoplancton apparaît positivement corrélé au mélange vertical (corrélation significative) ce qui est en accord avec l'écologie de ce type de phytoplancton (Sarhou et al., 2005). Par ailleurs, les biomasses des nano- et microphytoplancton dominant l'écosystème phytoplanctonique en biomasse (resp. ~47% et ~41%, Fig. 12.9A), tandis que celle du picophytoplancton est d'un ordre de grandeur inférieur (~12%, Fig. 12.9A). Ces

résultats sont relativement en bon accord avec les mesures de Marty et Chiavérini (2010) qui montrent une distribution également stable d'une année à une autre et se répartissant comme suit : 18% pour le pico-, 45% pour le nano- et 37% pour le microphytoplancton. Bien que la contribution du picophytoplancton soit sous-estimée dans le modèle, la distribution des classes de taille supérieure et la domination du nanophytoplancton en moyenne annuelle sont correctement représentées. Ainsi dominée par les groupes nano- et microphytoplancton, la biomasse phytoplanctonique totale n'est pas corrélée aux indices VED et MLD75, ce qui souligne des réponses totalement différentes des groupes fonctionnels de phytoplancton aux forçages hydrodynamiques (Fig. 12.9B).

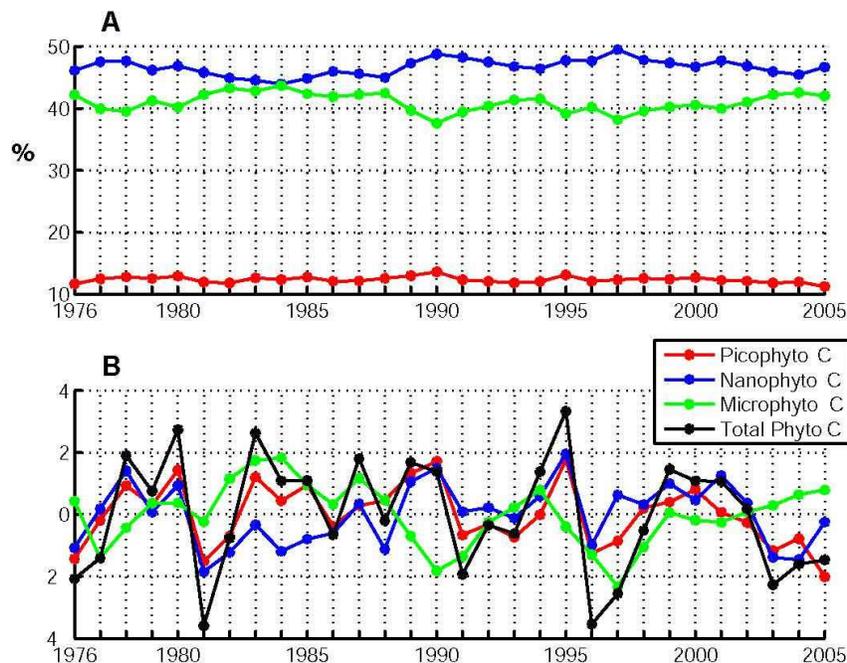


Figure 12.9. Contribution de chaque classe de taille phytoplanctonique à la biomasse chlorophyllienne totale (A - %) et moyennes annuelles standardisées de la biomasse phytoplanctonique en carbone (B - unité standard), sur le domaine EHP dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Picophytoplancton (rouge), nanophytoplancton (bleu), microphytoplancton (vert) et biomasse totale (noir).

Une corrélation significativement négative est trouvée entre les biomasses de nano- et microphytoplancton (Tab. 2). Les biomasses de ces deux groupes seraient donc en opposition de phase à l'échelle interannuelle. D'après le tableau 1, ces deux

groupes présentent des corrélations plus élevées à l'indice VED qu'à MLD75 ce qui pourrait indiquer que la convection profonde hivernale pilote davantage cette dynamique entre les deux groupes que les mélanges de plus faibles intensités. Ces deux groupes contribuant de façon majoritaire à la biomasse totale chlorophyllienne, la structure des communautés phytoplanctoniques pourrait être en grande partie déterminée par l'intensité des forçages atmosphériques en hiver.

Correlation within plankton ecosystems	
Picophytoplankton-C vs. Total Phytoplankton-C	+ 0.69
Nanophytoplankton-C vs. Total Phytoplankton-C	+ 0.49
Microphytoplankton-C vs. Total Phytoplankton-C	+ 0.58
Picophytoplankton-C vs. Nanophytoplankton-C	+ 0.63
Picophytoplankton-C vs. Microphytoplankton-C	+ 0.02
Nanophytoplankton-C vs. Microphytoplankton-C	- 0.42
Nanozooplankton-C vs. Total Zooplankton-C	+ 0.89
Microzooplankton-C vs. Total Zooplankton-C	+ 0.97
Mesozooplankton-C vs. Total Zooplankton-C	+ 0.94
Nanozooplankton-C vs. Microzooplankton-C	+ 0.76
Nanozooplankton-C vs. Mesozooplankton-C	+ 0.89
Microzooplankton-C vs. Mesozooplankton-C	+ 0.84

Tableau 2. Coefficients de corrélation entre les différentes classes de taille phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Significativité à 95% = 0.30 // Significativité à 99% = 0.35.

Une corrélation significative entre les biomasses de pico- et nanophytoplancton (Tab. 2) indique une dynamique écologique similaire pour ces deux groupes et en particulier vis-à-vis du mélange vertical pour lequel ils montrent une réponse identique (Tab. 1). Pourtant, à la différence du nanophytoplancton, le picophytoplancton ne montre aucune corrélation significative avec le microphytoplancton, ce qui suggère des dynamiques écologiques distinctes mais pas opposées entre ces deux derniers groupes. Le picophytoplancton est adapté aux environnements oligotrophes et généralement favorisé en situation de forte stratification (Marty et al., 2002). Au

contraire, les fortes concentrations en nutriments et l'éclairement fluctuant qui caractérisent les situations convectives sont les conditions idéales de développement du microphytoplancton (Kiorboe, 1993 ; Sarthou et al., 2005). Par conséquent, l'émergence de tel ou tel groupe phytoplanctonique à un instant donné va dépendre en grande partie de la disponibilité en nutriments, et donc indirectement du mélange vertical pour les zones du large en tout cas. Selon son intensité, la convection profonde hivernale contrôlerait ainsi au premier ordre la prédominance du nanophytoplancton ou du microphytoplancton à l'échelle annuelle, alors que la biomasse picophytoplanctonique resterait assez indépendante de ce processus. Elle occuperait en effet de manière dominante la zone euphotique une fois celle-ci appauvrie en sels nutritifs, et ce, quelle que soit l'intensité du mélange hivernal.

La structure des assemblages phytoplanctoniques apparaît donc finalement assez variable à l'échelle interannuelle. La structure des assemblages zooplanctoniques l'est aussi (Fig. 12.5) mais les corrélations entre les biomasses zooplanctoniques sont beaucoup plus fortes et toutes positives (Tab. 2). La structure de la communauté des groupes de zooplancton apparaît comme ayant une dynamique beaucoup plus homogène et univoque vis-à-vis d'une perturbation du milieu, ici la ressource en proies. Une observation approfondie de la figure 12.5 montre par ailleurs que la variabilité interannuelle des biomasses tend à diminuer lorsque la taille du prédateur augmente (du nano- vers le mésozooplancton). Cette différence de dynamique entre les assemblages zooplanctoniques et phytoplanctoniques est imputable à la fois à la quantité de ressources disponibles mais aussi à la diversité disponible. La quantité de proies disponibles va bien entendu induire les variations observées sur les différents stocks de zooplanctons modélisés (Fig. 12.5) mais ces variations s'atténuent avec la taille du prédateur car la diversité des proies augmente avec la taille du prédateur. Le cas d'un prédateur consommant un prédateur plus petit ayant un spectre de prédation important (*e.g.* mésozooplancton vs. microzooplancton) joue également un rôle stabilisateur. Ces dynamiques sont totalement en accord avec les travaux théoriques d'écologie sur les relations prédateurs-proies qui montrent que le généralisme confère une capacité d'adaptation importante et donc un avantage écologique par rapport à la spécialisation (revue de Gentleman et al., 2003). Les ressources nutritives des groupes phytoplanctoniques ainsi que les facteurs environnementaux auxquels ils sont soumis (lumière, température...) sont beaucoup plus fluctuants à la fois spatialement et

temporellement. La diversité des ressources nutritives est aussi plus limitée. Ces variations haute fréquence et cette faible diversité expliqueraient la variabilité importante de la structure des communautés phytoplanctoniques d'une année à l'autre.

En conclusion, il n'existerait pas de relation à l'échelle interannuelle entre la biomasse phytoplanctonique totale et les indices de convection hivernal et de mélange vertical (Tab. 1). Cependant, la structure même de l'écosystème phytoplanctonique serait contrôlée, au moins en partie, par le mélange vertical. En particulier, la variabilité interannuelle de la convection profonde hivernale serait à l'origine d'une bascule entre les biomasses de nano- et microphytoplancton en moyenne annuelle. D'autre part, le mélange aurait un impact négatif sur les biomasses d'organismes hétérotrophes et le recyclage de la matière organique dans la couche de surface à l'échelle interannuelle.

On peut donc supposer que les variabilités spatiale et temporelle des écosystèmes planctoniques soient directement (pour les autotrophes) ou indirectement (pour les hétérotrophes) guidées par le mélange vertical. Afin de mieux comprendre l'origine de leur variabilité interannuelle, nous pouvons dans une première approche restreindre le point de vue à une étude comparative du cycle saisonnier de deux années contrastées, respectivement « peu convective » et « convective ». De plus, une distinction est possible entre mélange vertical et convection profonde hivernale, en particulier concernant la bascule entre nano- et microphytoplancton. A ce titre, il pourra aussi être intéressant de distinguer leurs impacts respectifs.

13. Du cycle saisonnier à la variabilité interannuelle

Le but de cette partie est de comprendre l'influence du mélange vertical sur la structure des écosystèmes planctoniques à l'échelle d'un cycle saisonnier, susceptible d'expliquer la variabilité spatiale à l'échelle du bassin nord-occidental mais aussi la variabilité interannuelle à décennale des écosystèmes en moyenne annuelle. Nous chercherons donc à comparer les cycles saisonniers de deux années respectivement « peu convective » et « convective ». Bien entendu, les flux de chaleur air-mer à l'origine du mélange vertical ont une influence sur l'état thermique de la couche productive. Cependant, nous choisissons de comparer deux années homogènes du point de vue de la température et du changement de régime observé en 1989 (Fig. 12.4 et indice NHT - Beaugrand, 2009). Nous comparons donc les cycles saisonniers (novembre à novembre) des années 1990 et 1999, respectivement « peu convective » et « convective ». La couche de mélange moyenne n'est jamais significative au cours de l'année 1990 (< 50 m, Fig. 13.1), ce qui explique des valeurs minimales des indices VED et MLD75 (Fig. 10.4 & 10.5). Au contraire, l'année 1999 affiche une intense convection hivernale (Fig. 13.1) : la couche de mélange moyenne dépasse 250 m de profondeur en moyenne et demeure significative (> 50 m) de la fin de l'automne jusqu'au milieu du mois de mars. L'évolution annuelle de la profondeur de couche de mélange au cours de l'année 1999 est donc particulièrement caractéristique d'une évolution que l'on pourrait qualifier de « typique » (Fig. 13.1).

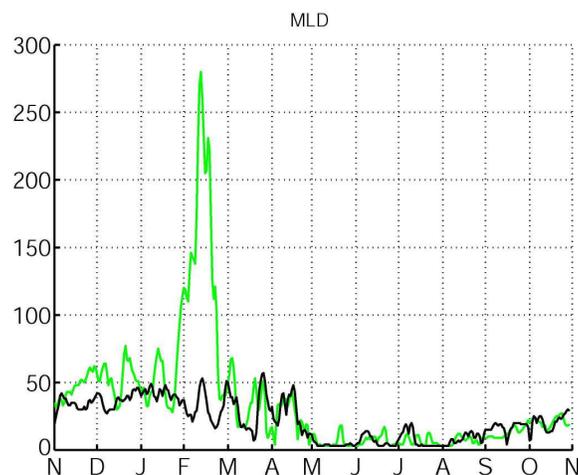


Figure 13.1. Profondeur de la couche de mélange (m) simulée par le modèle hydrodynamique et moyennée sur le bassin de Méditerranée nord-occidentale pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999).

D'autres années de la période considérée montrent également des indices VED et MLD75 élevés (1992, 2003, 2005 ; Fig. 10.4 & 10.5). Cependant, l'année 1992 montre une profondeur moyenne maximale de couche de mélange plus faible qu'en 1999 et nous verrons par la suite que l'évolution de la couche de mélange affiche des caractéristiques particulières en 2003 et 2005 (cf. § 13.3). Nous dégagerons donc ici de grandes tendances concernant l'impact du mélange vertical. Nous pourrions alors considérer que celles-ci restent valables entre des années peu convectives et convectives au-delà de ces deux années particulières.

Nous nous plaçons sur la zone MEDOC où les forçages atmosphériques induisent le mélange vertical maximal. Les températures plus faibles (Fig. 13.2) et des concentrations en nutriments nettement plus élevées dans les couches superficielles au cours de l'hiver 1999 (Fig. 13.3) illustrent les conséquences du mélange plus intense. Afin de prendre en compte l'évolution des assemblages planctoniques dans la couche euphotique sur l'ensemble de leur cycle annuel, depuis la surface au printemps jusqu'à la base supérieure de la thermocline en été vers 60 m (Marty et al., 2002), on considère dans un premier temps les moyennes verticales sur 0-100m.

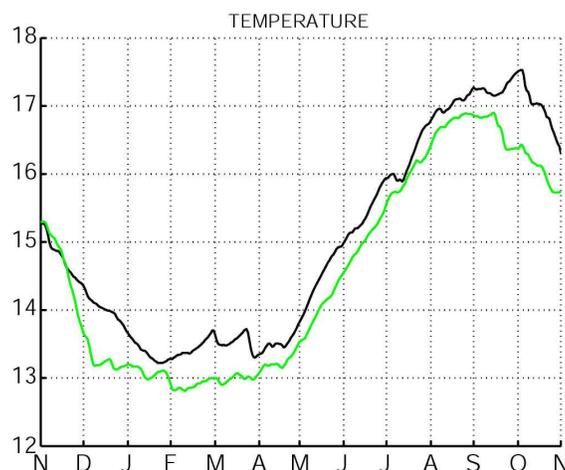


Figure 13.2. Cycle annuel de la température (°C) moyennée sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999).

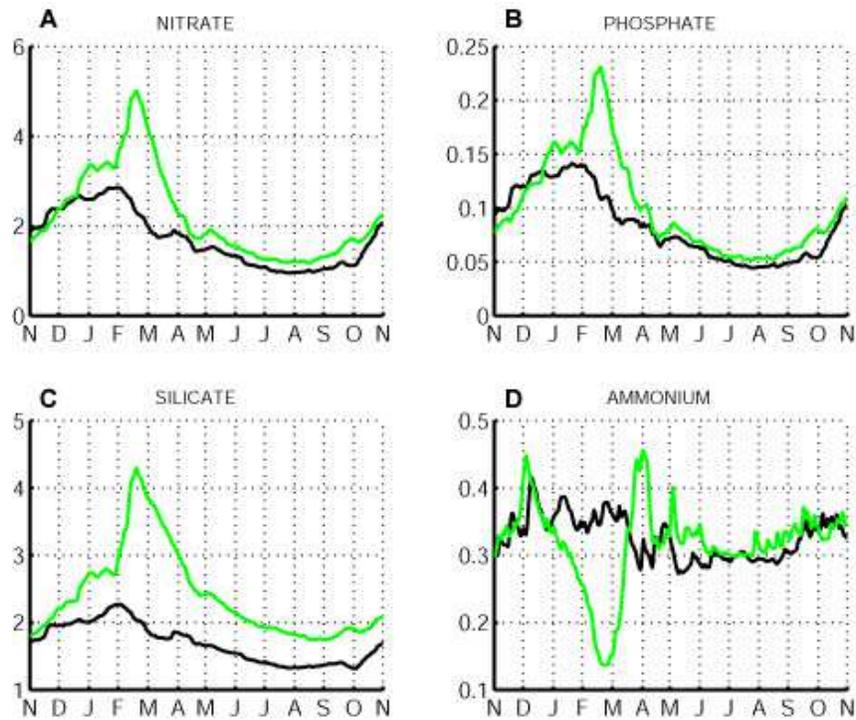


Figure 13.3. Cycle annuel des contenus en nutriments (mmol/m^3) moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Nitrate (A), phosphate (B), silicate (C) et ammonium (D).

Dans un premier temps, nous comparerons donc les années 1990 et 1999. Ensuite, on appréhendera l'impact de la convection sur l'ensemble de la période par contraste spatial du mélange vertical entre les zones MEDOC et LIGURE. On s'intéressera enfin à des années à convection aux caractéristiques extrêmes.

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

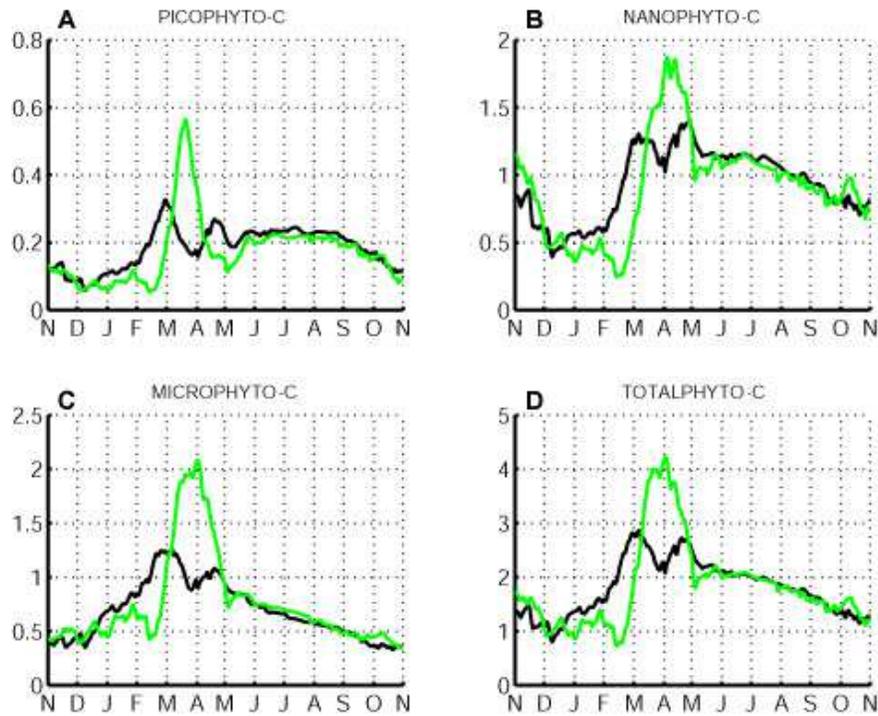


Figure 13.4. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations phytoplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999).. Picophytoplancton (A), nanophytoplancton (B) et microphytoplancton (C) et biomasse totale (D).

On remarque d'abord que l'évolution des biomasses phytoplanctoniques en surface sont pour les deux années très proches entre la fin du printemps et la fin de l'automne, i.e. de fin mai à mi-décembre (Fig. 13.4), date à laquelle la couche de mélange s'approfondit davantage et de manière significative sur l'année convective (Fig. 13.1). L'impact du mélange vertical se fait donc majoritairement ressentir sur l'hiver et le printemps comme suggéré par la comparaison (Fig. 11.4) entre les périodes CZCS (1979-1982) et SeaWiFS (1998-2000).

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

D'une manière générale, l'efflorescence phytoplanctonique démarre lentement dès la mi-décembre 1989, pour l'année 1990. En revanche, elle est rendue impossible jusqu'à la mi-février en 1999 du fait d'un intense mélange vertical (Fig. 13.4). Tandis que l'efflorescence printanière démarre rapidement dès début février avec un maximum de biomasse fin février en 1990, elle est ainsi retardée d'un mois en 1999 avec un maximum fin mars. Les valeurs de biomasse au cours de l'efflorescence sont cependant supérieures en 1999 par rapport à 1990. Les biomasses maximales respectives des groupes nano- et microphytoplancton sont en effet supérieures de 35% et 67%. Si on considère par ailleurs la différence de biomasses observé en moyenne au printemps, bien que le pic d'efflorescence soit décalé entre les deux années considérées, on obtient une valeur supérieure en 1999 de l'ordre de 19% et 39% *resp.* pour les groupes nano- et microphytoplancton (Tab. 3). En moyenne annuelle, une forte convection profonde hivernale favorise donc davantage le groupe microphytoplancton par rapport à celle du nanophytoplancton au cours de l'efflorescence printanière. Ces résultats sont en accord avec les corrélations établies à l'échelle interannuelle pour le microphytoplancton mais pas pour le nanophytoplancton (Tab. 1). Ce paradoxe apparent s'explique si on distingue la dynamique des deux groupes entre les périodes hivernale et printanière.

Biomass deviation due to mixing (%) (Year 1999 – Year 1990)		Spring (%)	Winter (%)	
Nanophytoplankton –C	Maxima	+35%	Minima	- 37 %
	Mean	+ 19 %		
Microphytoplankton-C	Maxima	+67 %	Minima	+9 %
	Mean	+ 39 %		

Tableau 3. Différence des maxima de biomasse au printemps et minima de biomasse en hiver entre l'année 1999 (convective) et 1990 (peu convective), et moyenne des différences sur la période de l'année où la biomasse phytoplanctonique est supérieure en 1999 par rapport à 1990 – au printemps.

Un fort mélange en hiver défavorise le développement du groupe nanophytoplancton au contraire du microphytoplancton, comme en attestent des

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

minima hivernaux de biomasse très inférieurs en 1999 par rapport à 1990 pour le nanophytoplancton (-37%) alors qu'ils sont supérieurs pour le microphytoplancton (+9%). Le microphytoplancton est en effet adapté aux environnements instables et riches en sels nutritifs (Kiorboe, 1993 ; Sarthou et al., 2005). L'efflorescence printanière pourtant plus importante en année de forte convection dans le cas du groupe nanophytoplancton ne suffit pas à compenser le déficit accumulé en hiver. Par conséquent, la réponse négative du nanophytoplancton au mélange vertical en moyenne annuelle (Tab. 1) est expliquée essentiellement par sa dynamique hivernale.

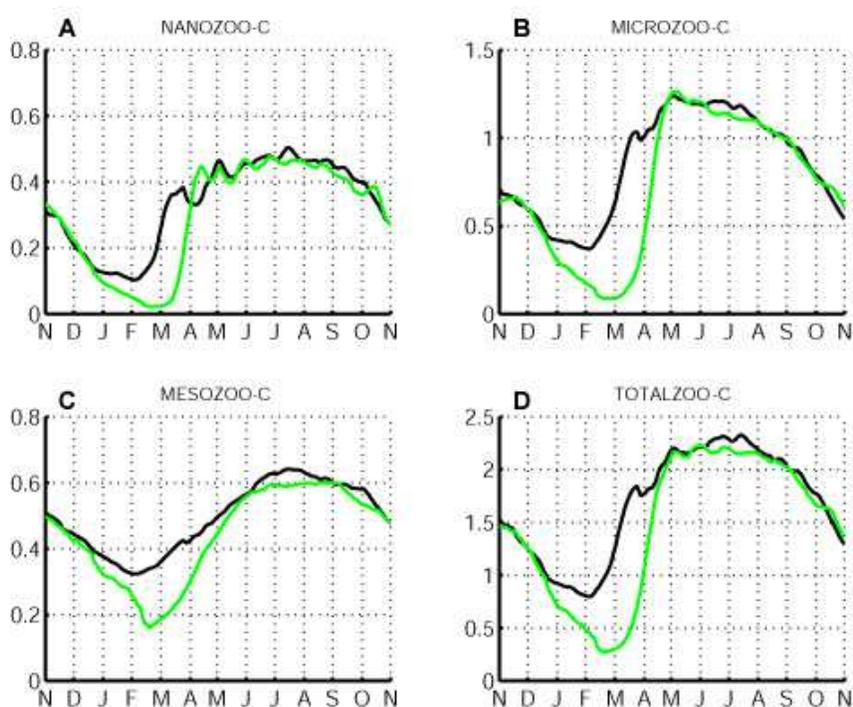


Figure 13.5. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations zooplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Nanozooplancton (A), microzooplancton (B), mésozooplancton (C) et biomasse totale (D).

La figure 13.5 présente l'évolution des biomasses zooplanctoniques sur les deux années 1990 et 1999 moyennées sur 0-100m et la zone MEDOC. Les gammes observées en mer Ligure (station DYFAMED) sont pour le nanozooplancton de 0.03-0.3 mmol/m^3 , pour le microzooplancton de 0.02-0.5 mmol/m^3 et pour le mésozooplancton de 0.1-1.5 mmol/m^3 (Tanaka et Rassoulzadegan, 2002 ; Licandro et Icardi, 2009). Le

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

peu d'observations disponible dans la littérature nous permet donc de dire que le modèle représente correctement les ordres de grandeur observés, de même que l'on avait montré (voir Partie 11.2) que le modèle représente correctement l'évolution saisonnière de profils de nano- et microzooplancton à la station DYFAMED.

L'ensemble des biomasses zooplanctoniques montrent des valeurs plus faibles principalement au cours de l'hiver 1999 par rapport à 1990 (Fig. 13.5). Dans le détail la période de déplétion va de janvier à fin mars pour le nanozooplancton, de janvier à fin avril pour le microzooplancton, le mésozooplancton retrouve des biomasses équivalentes à partir du mois de juin (Fig. 13.5A, B & C). Une forte convection profonde hivernale provoque donc une diminution des biomasses zooplanctoniques en surface plus durable que celles notées sur les groupes autotrophes, vraisemblablement par dilution et un découplage temporel entre le développement des proies et celui des prédateurs (Behrenfeld, 2010). Le mélange vertical induit en effet une dilution du phytoplancton et du zooplancton dans la colonne d'eau. Etant donné que le taux de broutage du zooplancton est fonction du carré de la biomasse de ses proies (incluant le phytoplancton), comme paramétrisé dans le modèle (voir Partie IV - Table A.4, Eq. A.32), le taux de broutage est alors réduit par le mélange vertical en hiver puis au début du printemps. A partir d'une série d'images satellite, Behrenfeld (2010) suggère ainsi que ce découplage proie/prédateur soit à l'origine du déclenchement de l'efflorescence printanière phytoplanctonique dans une zone d'intense mélange vertical (Atlantique subarctique), remettant en question l'hypothèse principale de Sverdrup (1953). En effet, celui-ci expliquait plutôt le déclenchement de l'efflorescence printanière par un accès à la lumière accru du phytoplancton dès l'affaiblissement du mélange vertical en fin d'hiver.

D'après les résultats du modèle, les biomasses zooplanctoniques de surface au printemps seraient donc défavorisées en situation convective à travers un impact mécanique direct du mélange vertical sur les interactions proie/prédateur ; et ces résultats sont en accord avec les observations de copépodes de printemps (*Centropages Typicus*, *Acartia Clausi*) effectuées par Garcia-Comas et al. (2011) au point B (voir Partie 12.1). Bien que le mélange vertical soit limité par une profondeur de 80m au point B, seule l'hypothèse émise ci-dessus semble à même d'expliquer un

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

impact négatif du mélange vertical sur la biomasse zooplanctonique au printemps (Molinero et al., 2008). En définitive, c'est cette déplétion hivernale qui expliquerait la relation entre mélange vertical et zooplancton simulée par le modèle à l'échelle interannuelle et décennale (voir Parties 12.1 et 12.3).

Par ailleurs, les résultats du modèle montrent que la période de déplétion hivernale du zooplancton augmente avec sa taille, ce qui est en accord avec les observations faites par Ribera d'Alcala et al. (2004). Cette dynamique s'explique en effet par un développement plus lent et différent (stades larvaires, juvéniles,...) chez les métazoaires zooplanctoniques (copépodes, gélatineux...) que chez les protistes prédateurs (hétéroflagellés, ciliés). Par conséquent, c'est essentiellement la dynamique hivernale qui contrôle la variabilité interannuelle observée sur les moyennes annuelles (Fig. 12.5).

Les contenus en SPOC et DOC suivent finalement l'évolution saisonnière des biomasses phyto- et zooplanctonique (Fig. 13.6A & B). Cependant, une disponibilité moindre de DOC en surface au cours de l'année 1999 ne semble pas pouvoir expliquer une biomasse bactérienne beaucoup plus faible par rapport à celle de 1990 (Fig. 13.6C). L'effet mécanique de dilution joue en effet à la fois sur le DOC et les bactéries avec un maximum de dilution vers la mi-février. La concentration en DOC augmente ensuite grâce à un mélange plus faible et une production croissante liée au déclenchement de l'efflorescence phytoplanctonique. Elle se stabilise alors à la fin du mois de mars et a même tendance à légèrement décroître en réponse à une nouvelle augmentation de la biomasse bactérienne (consommatrice de DOC). Celle-ci entame ensuite une phase décroissante permettant à nouveau une accumulation de DOC dans la zone 0-100m. A partir de cette période, cette accumulation traduit une limitation de la croissance des bactéries hétérotrophes par la disponibilité en phosphate (Thingstad et al., 1998). L'influence mécanique du mélange vertical, qui transporte les bactéries au sein de masses d'eau profonde moins riche en DOC labile, semblerait plutôt expliquer l'effet négatif des forçages hydrodynamiques en moyenne annuelle sur la biomasse bactérienne (cf. § 12.3).

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

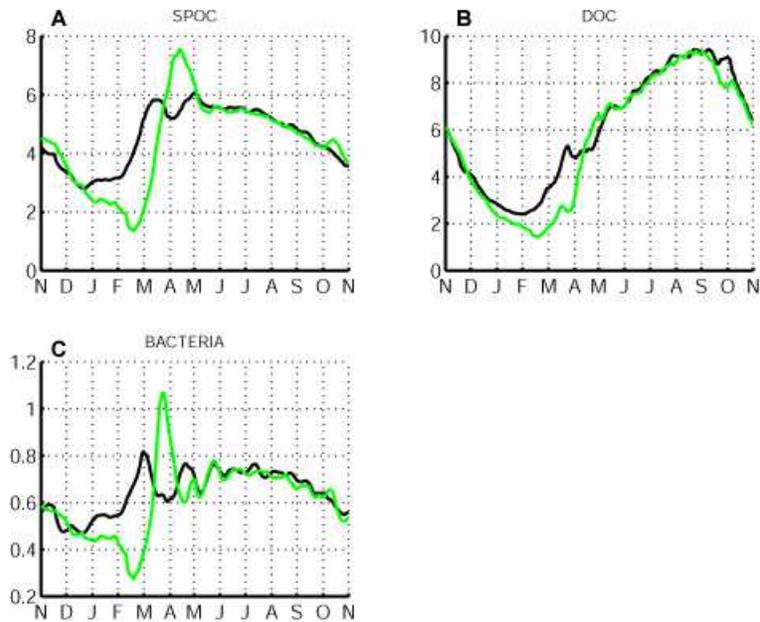


Figure 13.6. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein de la matière organique particulaire et dissoute et des populations bactériennes, moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Carbone organique particulaire de petite taille (A), carbone organique dissout (B) et biomasse bactérienne (C).

Nous expliquons ici l'influence majeure de la période hivernale sur les valeurs annuelles de biomasses planctoniques en surface. La convection profonde hivernale favorise le microphytoplancton par rapport au nanophytoplancton dont les valeurs minimales en hiver expliquent la corrélation négative au mélange vertical à l'échelle interannuelle. De la même manière, les biomasses zooplanctonique et bactérienne sont en moyenne annuelle déterminées par leurs biomasses hivernales. Par ailleurs, les biomasses à la fois autotrophes et hétérotrophes sont réduites à leur minimum en période hivernale. Les écosystèmes planctoniques de Méditerranée nord-occidentale semblent donc réinitialisés chaque hiver par l'environnement hydrodynamique, ce qui expliquerait l'indépendance des années de simulation entre elles (voir Partie 12.3).

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

En situation de mélange vertical intense, le processus mécanique de dilution peut prendre une importance significative. Il est par conséquent incontournable de considérer également la dynamique saisonnière des communautés planctoniques à l'échelle de l'ensemble de la colonne d'eau. Les biomasses des différents groupes phytoplanctoniques moyennées sur l'ensemble de la colonne d'eau ne montrent pas de diminution significative au maximum de mélange vertical en février 1999 (Fig. 13.7), alors même qu'une chute marquée est pourtant détectée sur les populations de la couche 0-100m (Fig. 13.4). Le développement du phytoplancton a toujours lieu en surface mais sa biomasse est immédiatement redistribuée sur toute la colonne d'eau par le mélange vertical, ce qui suggère in fine une productivité primaire plus intense en situation convective en réponse à des apports plus importants en nutriments (contrôle bottom-up).

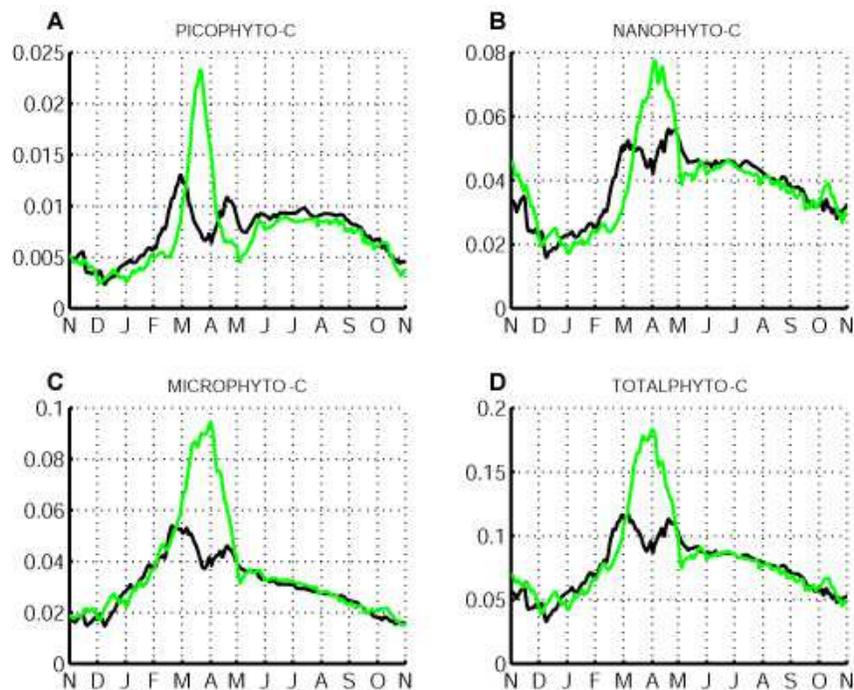


Figure 13.7. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations phytoplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la colonne d'eau pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Picophytoplancton (A), nanophytoplancton (B) et microphytoplancton (C) et biomasse totale (D).

Contrairement aux groupes phytoplanctoniques, les biomasses zooplanctoniques montrent une différence toujours significative au cours de la période hivernale entre une

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

année convective et une année peu convective, lorsque la totalité de la colonne d'eau est considérée (Fig. 13.8). Les différences observées en hiver entre année convective et peu convective sont nettement réduites quand on considère toute la colonne d'eau par rapport à la couche 0-100m (Fig. 13.5). Toutefois, l'impact négatif du mélange vertical sur les biomasses zooplanctoniques en surface apparaît robuste et n'est pas le fruit d'une dilution sur la colonne d'eau, intensifiée par le mélange vertical.

Ces résultats démontrent également que, contrairement aux groupes phytoplanctoniques, le mélange vertical n'est pas le seul facteur influençant la diminution de biomasses de zooplancton en hiver, par dilution des proies par rapport aux prédateurs. Il est probable que le paramètre ressource en proies, et en particulier la raréfaction du stock des proies (due au mélange vertical pour les autotrophes), soit également à l'origine de la dynamique hivernale des prédateurs comme cela l'a été récemment souligné par Behrenfeld (2010). L'influence du facteur « ressource en proies » semble d'ailleurs être plus prégnante pour les protistes prédateurs (différence plus grande, Fig. 13.8C) que pour le mésozooplancton. Cette différence de réponse est à rechercher dans les préférences de prédation pour chaque zooplancton et la disponibilité en proies correspondantes. Par exemple au cours d'une année convective, la quantité de microphytoplancton, qui est une des proies préférées du mésozooplancton, va rester plutôt importante en période hivernale (cf. Tab. 1). Cela va donc soutenir en priorité le développement du mésozooplancton et la répartition verticale de sa biomasse hivernale dépendra davantage que les autres catégories de prédateurs du mélange vertical (Fig. 13.8, écart le plus faible) que du facteur « ressource en proies ». C'est exactement l'opposé pour les plus petites catégories de zooplancton (Fig. 13.8A & B).

13.1. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par comparaison de deux années contrastées

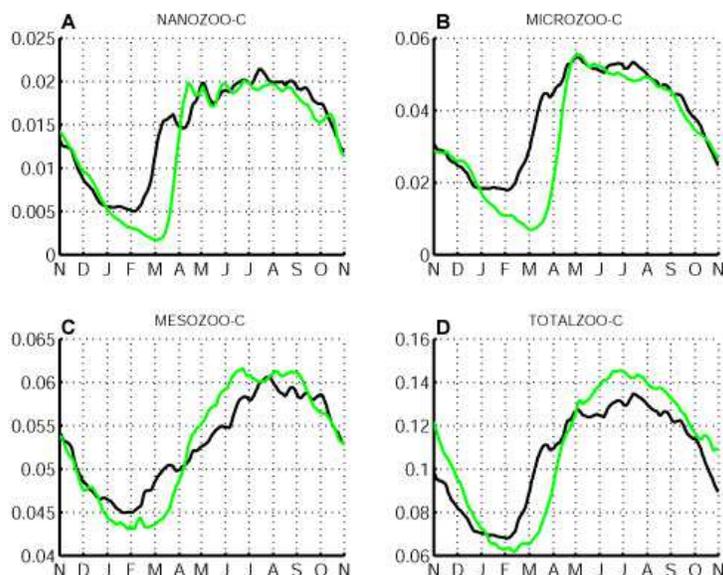


Figure 13.8. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations zooplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la colonne d'eau pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Nanozooplancton (A), microzooplancton (B), mésozooplancton (C) et biomasse totale (D).

On peut finalement constater que la biomasse mésozooplanctonique en été/automne est favorisée en situation convective, ce que l'on ne constate pas sur les biomasses de nano- et microzooplancton. Ce résultat semblerait donc aller dans le sens d'un contrôle bottom-up du mésozooplancton d'été/automne, rappelant les observations de Vandromme et al. (2010) et Garcia-Comas et al. (2011). Dans notre cas, une productivité primaire plus intense au printemps en situation convective, à l'échelle de la colonne d'eau (Fig. 13.7), serait en fait transférée vers les échelons trophiques supérieurs en profondeur au cours de l'été puis l'automne.

13.2. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par contraste spatial de mélange vertical

L'intensité du mélange vertical conditionne vraisemblablement le fonctionnement des communautés planctoniques. En ce sens, on peut également se servir du contraste spatial de mélange vertical entre les zones MEDOC et LIGURE pour apprécier l'impact de la convection sur la dynamique saisonnière des assemblages planctoniques. Considérons l'écart (calculé sur une base journalière) entre les séries temporelles des stocks biogéochimiques moyennés sur 0-100m correspondant à ces deux zones (Ecart = MEDOC – LIGURE). On observe une saisonnalité claire et robuste tout au long de la simulation (Fig. 13.9 à 13.11). Les différences entre les deux séries montrent une succession de phases positive et négative au cours d'un cycle annuel (novembre à novembre) qui prouvent un fonctionnement biogéochimique en bascule entre les deux zones.

13.2. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par contraste spatial de mélange vertical

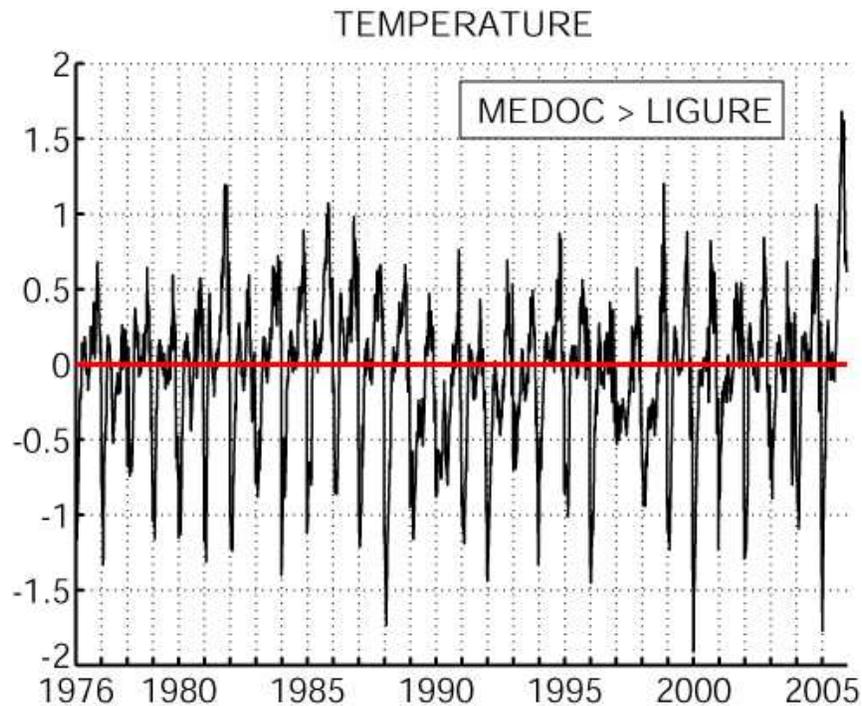


Figure 13.9. Différence entre les séries temporelles de température ($^{\circ}\text{C}$) moyennée sur la couche de surface (0-100m) et respectivement sur les zones MEDOC et LIGURE (Différence = MEDOC – LIGURE). Découpage des années de novembre à novembre.

L'écart en température est négatif en hiver entre les deux zones (MEDOC < LIGURE) en raison d'un mélange vertical plus important sur MEDOC. En revanche en été et surtout en automne, l'écart devient positif du fait de l'extrême stratification de la zone LIGURE à cette période de l'année (Marty et Chiavérini, 2010) et de la présence d'eau froide sous la thermocline peu épaisse (impact potentiel du pompage d'Ekman induit par le rotationnel de vent, voir Andersen et Prieur, 2000).

13.2. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par contraste spatial de mélange vertical

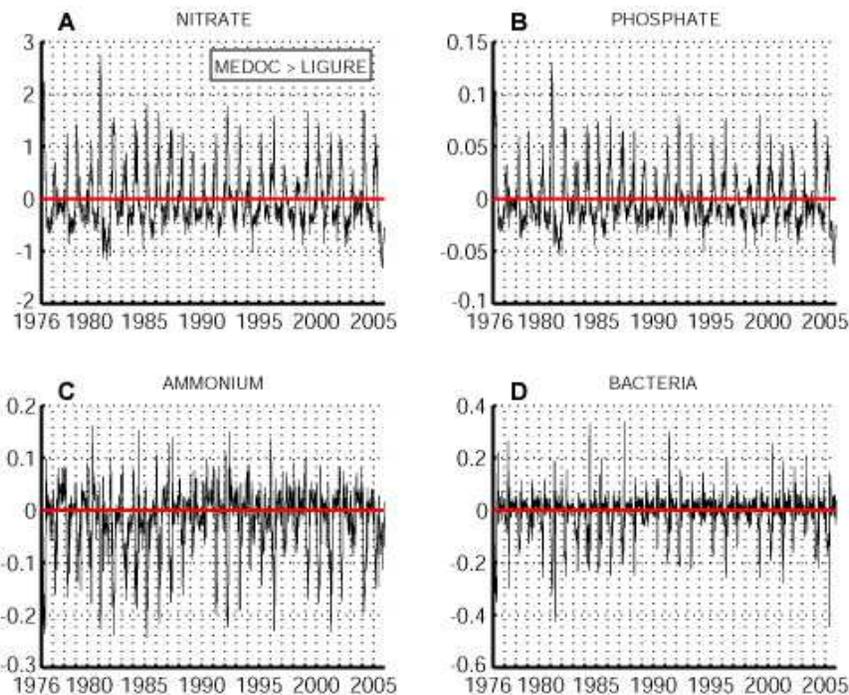


Figure 13.10. Différence en mmol/m^3 entre les séries temporelles de contenus en nitrate (A), phosphate (B), ammonium (C) et biomasse bactérienne (D) moyennés sur la couche de surface (0-100m) et respectivement sur les zones MEDOC et LIGURE (Différence = MEDOC – LIGURE). Découpage des années de novembre à novembre.

De même, les concentrations en nitrate et phosphate montrent des écarts positifs en hiver puis négatifs en été (Fig. 13.10A & B), ce qui traduit des apports plus importants de nutriments sur MEDOC que sur LIGURE, combinés à une consommation moins importante par le phytoplancton en hiver et plus importante en été. Les concentrations totales en phytoplancton et zooplancton ainsi que les matières organiques particulaire et dissoute résultant des processus de sénescence, de prédation et d'exsudation, montrent un cycle saisonnier reproductible chaque année (Fig. 13.11) : Une différence négative en hiver est imputable au mélange vertical plus important sur MEDOC. A partir du déclenchement de l'efflorescence printanière et jusqu'à l'automne suivant, un écart positif indique alors une activité accrue du réseau trophique et une productivité plus intense sur la zone MEDOC. Cependant, nous verrons par la suite que certaines années de simulation se distinguant du point de vue du mélange vertical peuvent modifier cette vision simplifiée.

13.2. Impact de la convection sur le cycle saisonnier par contraste spatial de mélange vertical

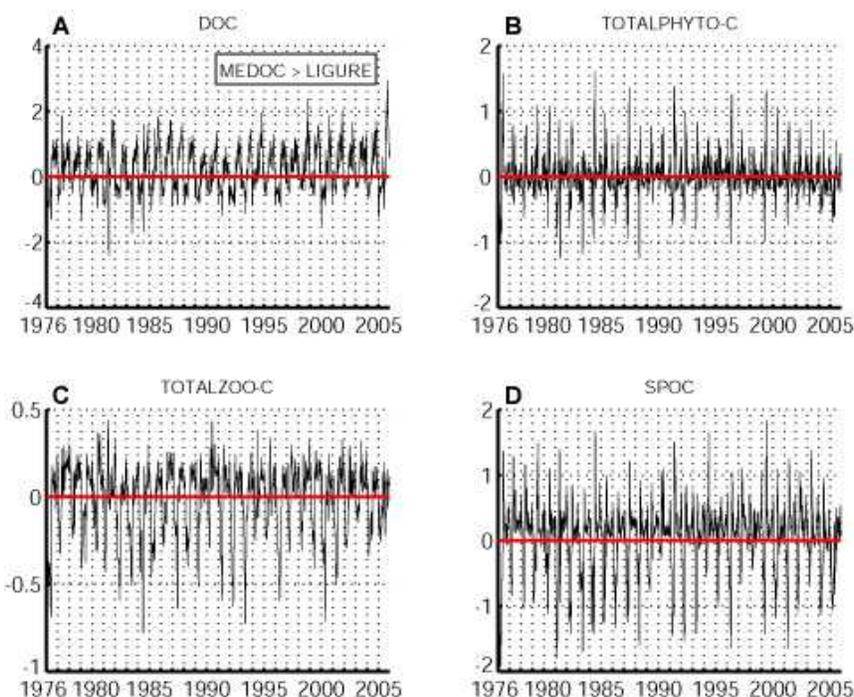


Figure 13.11. Différence en mmol/m^3 entre les séries temporelles de carbone organique dissout (A), de biomasses phytoplanctonique (B) et zooplanctonique (C) totales ainsi que de contenus en carbone organique particulaire de petite taille (D) moyennés sur la couche de surface (0-100m) et respectivement sur les zones MEDOC et LIGURE (Différence = MEDOC – LIGURE). Découpage des années de novembre à novembre.

13.3. Sensibilité du microphytoplancton au mélange vertical

Des évènements de sédimentation massive impliquant le microphytoplancton ont souvent été observés au cours de la période hivernale en mer Ligure (Miquel et al., 1994 ; Stemmann et al., 2002). Le microphytoplancton est généralement favorisé à l'échelle de la colonne d'eau en situation convective ce qui pourrait par suite impacter les exportations de carbone organique vers le fond. Sur certaines années de simulation, la biomasse microphytoplanctonique de surface montre cependant une relation significativement opposée au mélange vertical en moyenne annuelle sur la zone MEDOC : alors que l'indice MLD75 a une valeur élevée en 1981 par exemple (Fig. 10.5), la biomasse microphytoplanctonique atteint au contraire une valeur très faible

cette année-là (Fig. 12.2D & 13.12A). Dans la même ligne, la période 2003-2005 affiche une tendance opposée entre mélange vertical (MLD75) et microphytoplancton. L'indice MLD75 est ainsi plus élevé en 1981, 2003, 2004 et 2005 par rapport à 1999 (Fig. 10.5), alors même que ces quatre années affichent une biomasse microphytoplanctonique plus faible qu'en 1999 en moyenne annuelle sur MEDOC (Fig. 12.2D). Enfin, l'année 1980 montre une dynamique opposée à celle des années 1981 et 2003-2005, puisqu'une forte biomasse est alors associée à un minimum de mélange vertical annuel (Fig. 12.2D). Pour autant, conformément à la corrélation positive mise en évidence à l'échelle plus large du domaine EHP, la biomasse microphytoplanctonique augmente avec l'intensité du mélange vertical au sein de la zone LIGURE sur ces années singulières (Fig. 12.2D). Ces anomalies détectées sur MEDOC contribuent vraisemblablement à limiter la corrélation positive trouvée avec l'indice MLD75 à l'échelle du domaine EHP (Tab. 1). Un effet de seuil pourrait en définitive expliquer l'absence de détection de ces anomalies sur la zone LIGURE dans la mesure où la convection y est généralement plus limitée.

La spécificité affichée des années décrites ci-dessus semble liée à des forçages hydrodynamiques extrêmes et/ou particuliers. Nous présentons donc ici une série de processus pouvant justement expliquer ces spécificités. L'impact d'une convection hivernale extrême est d'abord identifié et le rôle des échelons trophiques supérieurs mis en évidence. Les effets d'un coup de vent ponctuel au cours de l'efflorescence printanière sont ensuite décrits, de même que la réponse des écosystèmes à l'intensité de la restratification suivant la période de convection profonde. Pour les années considérées dans cette analyse (1981, 2003, 2004, 2005 et 1980 ; 1999 jouant le rôle de référence d'une année « typique » du point de vue de la convection), nous présenterons des figures spécifiques pour expliquer chacun des processus présentés (Fig. 13.12 à 13.18). Cependant, les représentations complètes des cycles annuels de profondeur moyenne et maximale de couche de mélange ainsi que de l'évolution correspondante des contenus en nitrate et des biomasses phyto- et zooplanctoniques par groupes fonctionnels (couche 0-100m) sont disponibles en Annexe D (Fig. D.1 à D.6).

13.3.1. Impact de la convection profonde hivernale

Nous nous intéresserons d'abord à l'impact d'une convection aux caractéristiques extrêmes sur la période hivernale. A partir de l'analyse de l'année convective 1999, qui est la référence pour cette partie (cf. § 13.1), nous avons pu établir l'impact défavorable du mélange vertical sur le développement phytoplanctonique en surface à l'exception du groupe microphytoplancton dont le développement se fait généralement du début à la fin de la période de convection hivernale (Fig. 13.4C).

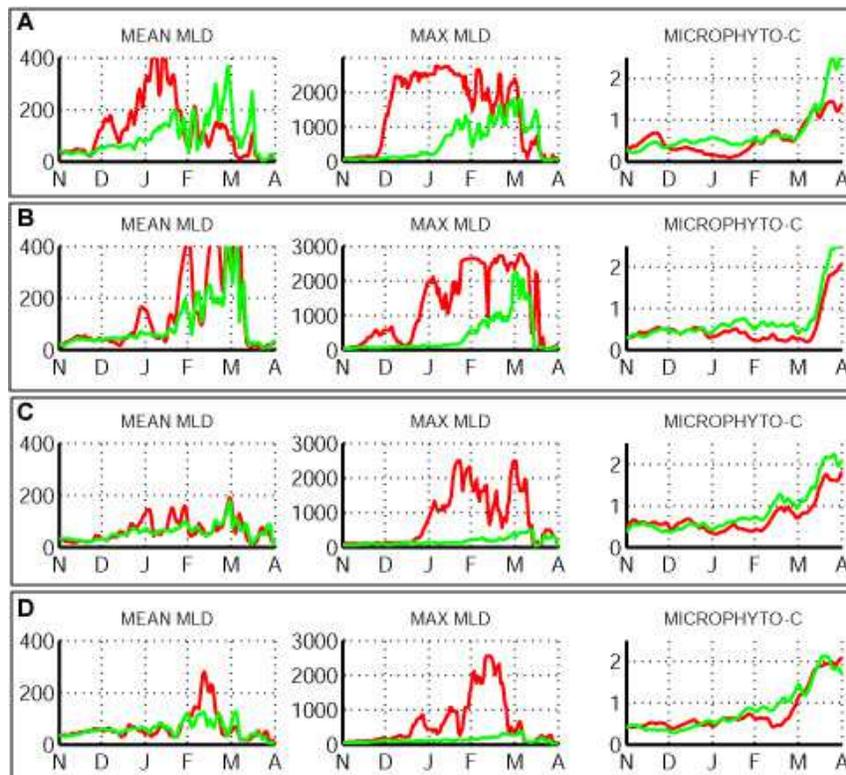


Figure 13.12. Profondeurs moyenne (MLD MEAN) et maximale (MLD MAX) de la couche de mélange (m) et contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton au cours de l'hiver (Novembre à Mars), moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert). Années 1981 (A), 2005 (B), 2004 (C) et 1999 (D) comme référence.

Le développement du microphytoplancton en période hivernale peut cependant ne pas se produire – ou très faiblement - sur la zone MEDOC lors d'épisodes de convection particulièrement intenses et/ou longs, alors même qu'il se produit sur LIGURE (Fig. 13.12). Les années 1981 et 2005 (*resp.* Fig. 13.12A & B) montrent une tendance négative de la biomasse microphytoplanctonique en hiver correspondant à un

maximum de profondeur moyenne de couche de mélange. Cette tendance est donc vraisemblablement due à une convection étendue et intense, comme le suggèrent par ailleurs des indices VED élevés (Fig. 10.4) ; l'année 2004 est pour sa part caractérisée par un mélange hivernal modéré mais très long (Fig. 13.12C), confirmé par des valeurs respectivement faible de l'indice VED et forte de MLD75 (Fig. 10.4 & 10.5). Le phytoplancton de grande taille semble donc paradoxalement défavorisé par un épisode extrême de convection profonde hivernale, ce qui confirmerait l'existence d'un seuil de convection (intensité et durée) au-delà duquel la biomasse microphytoplanctonique est défavorisée. Détecté uniquement sur la zone MEDOC, ce seuil ne serait pas atteint sur la zone LIGURE où les forçages atmosphériques sont moins intenses.

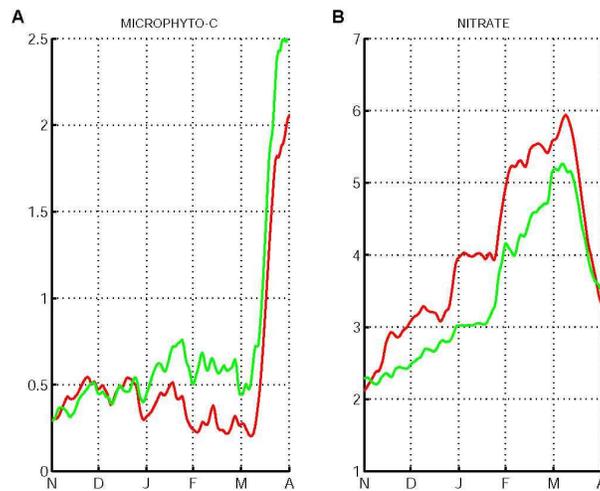


Figure 13.13. Contenus en nitrate (A) et en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton (B) de décembre à mai 2005, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

De plus, en particulier début mars 2005 (Fig. 13.13), on observe sur le microphytoplancton un écart significatif entre MEDOC et LIGURE. Au-delà d'un impact direct sur les valeurs de biomasses tout au long de l'hiver, la convection hivernale a aussi un impact sur les concentrations en début d'efflorescence printanière (Fig. 13.13A). Puisque la production primaire dépend de la biomasse phytoplanctonique elle-même, la convection hivernale conditionne donc aussi l'intensité et l'explosivité de cette efflorescence. En 2005, l'écart observé au moment de l'efflorescence printanière entre les maxima de biomasses microphytoplanctoniques sur MEDOC et LIGURE (Fig.

13.13A) pourrait donc en partie s'expliquer par des biomasses plus faibles sur MEDOC au déclenchement de l'efflorescence, du fait d'un mélange hivernal plus intense et ceci, malgré une quantité de nutriments disponibles plus importante (Fig. 13.13B).

13.3.2. Convection profonde hivernale et durée de l'efflorescence printanière : rôle des échelons trophiques supérieurs

Les échelons trophiques supérieurs pourraient être à l'origine d'une limitation de la durée de l'efflorescence printanière du microphytoplancton. L'année de référence convective 1999 montre en effet, conformément à des apports plus importants de nutriments par mélange, une efflorescence microphytoplanctonique principale légèrement plus longue sur la zone MEDOC que LIGURE (Fig. 13.14A). Au cours des années 1981 et 2005, caractérisées par une convection hivernale extrêmement intense, l'efflorescence printanière n'est, au contraire, pas plus longue sur MEDOC que sur LIGURE (Fig. 13.14B & C), et ce, malgré des concentrations en nutriments proches (Fig. 13.14B) voire même plus élevées (Fig. 13.14C) sur MEDOC. Alors que les concentrations en zooplancton au déclenchement du pic d'efflorescence et pendant celle-ci sont plus faibles dans la zone MEDOC que LIGURE en 1999 (Fig. 13.14A), on note qu'elles sont équivalentes voire supérieures sur MEDOC, respectivement sur les années 2005 et 1981 (Fig. 13.14C & B). Pourtant, la convection hivernale a un impact négatif sur la température et la dispersion des proies donc ce processus devrait au contraire limiter le développement zooplanctonique. Il existerait donc un contrôle supplémentaire du développement microphytoplanctonique par l'abondance du zooplancton au début du printemps. Le zooplancton, s'il est particulièrement abondant en fin d'hiver, pourrait contrôler l'efflorescence dès le début du printemps et en réduire par la suite sa durée globale. Essayons à présent de comprendre ce résultat produit par le modèle.

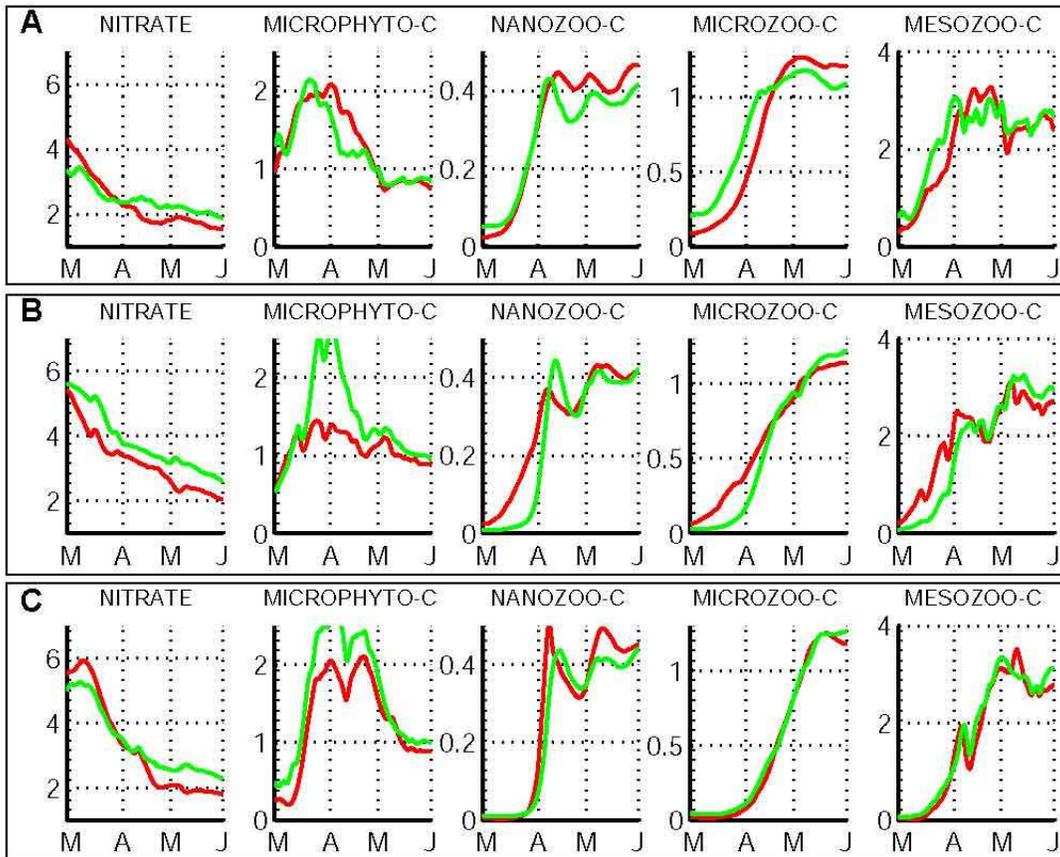


Figure 13.14. Contenus en nitrate (mmol/m^3) et en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton et des différentes classes de taille de zooplancton, de mars à mai, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert). Années 1999 (A), 1981 (B) et 2005 (C).

Si l'on s'intéresse à la colonne d'eau dans son ensemble, on constate en particulier que le mésozooplancton (prédateur principal du microphytoplancton) affiche en profondeur une signature différente de celle des prédateurs de taille inférieure (Fig. 13.15) sur la zone MEDOC. En accord avec les résultats précédents (cf. § 13.1), la convection profonde hivernale est indirectement défavorable aux nano- et microzooplancton (Fig. 13.15A & B) car elle ne favorise pas l'abondance de proies favorables à ces protistes prédateurs : les biomasses hivernales sont ainsi beaucoup plus faibles au cours d'années convectives comme 1999, 1981 et 2005 par rapport aux autres années de simulation, en particulier 1990.

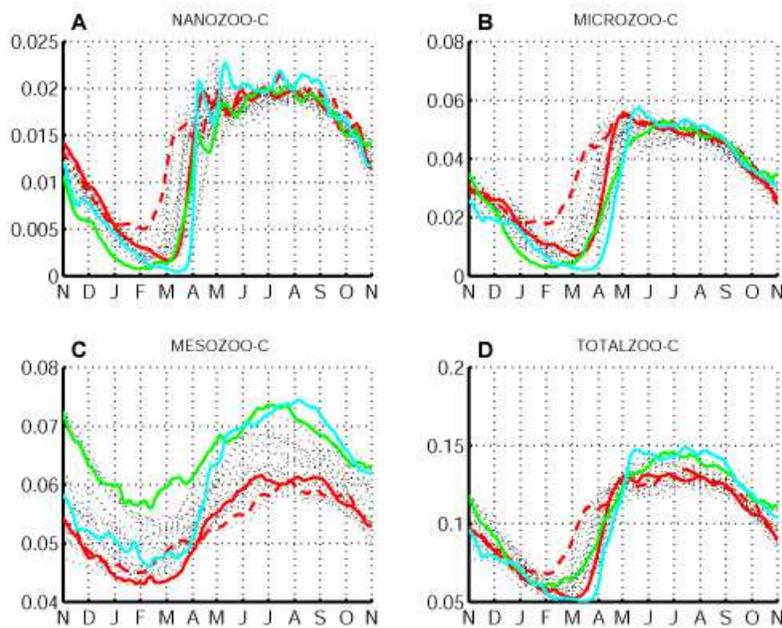


Figure 13.15. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3) au sein du nanozooplancton (A), microzooplancton (B), mésozooplancton (C) et de la biomasse zooplanctonique totale (D), moyennés sur la colonne d'eau et la zone MEDOC. Les années 1990 et 1999 sont représentées en rouge (1990 en trait pointillé, 1999 en trait plein). Les années « particulières » sont représentées en vert (1981) et cyan (2005). Les autres années de la simulation étudiée sont représentées par des traits pointés.

En revanche, l'analyse est moins tranchée pour le mésozooplancton. Ce groupe affiche en effet une biomasse hivernale paradoxalement maximale en 1981 par rapport à toutes les autres années, ce qui se prolonge sur la suite de l'année (Fig. 13.15C,

courbe verte). De son côté, l'année 2005 (courbe cyan) montre un minimum hivernal typique mais une très forte augmentation au cours de l'efflorescence microphytoplanctonique (mi-mars à mi-mai). Puisque ces années demeurent les plus convectives de l'ensemble de notre simulation, le développement du mésozooplancton semble donc favorisé en profondeur par une convection profonde exceptionnelle, ce qui semble être en contradiction avec les résultats obtenus jusqu'à présent sur l'effet de la dispersion des proies par la convection. Des apports horizontaux de proies par advection, en provenance de zones moins mélangées et donc moins appauvries en organismes microphytoplanctoniques, pourraient participer à cette augmentation de biomasse de mésozooplancton en profondeur, ce qui reposerait donc sur une convection profonde très localisée dans l'espace. Plus localement, si les concentrations exceptionnelles de nutriments permettent une croissance des premiers échelons trophiques dans la couche euphotique au point de surpasser les pertes par broutage et mortalité dans la colonne d'eau (limite de l'hypothèse de Sverdrup, 1953), le réseau trophique tout entier pourrait alors se développer aboutissant d'après le modèle à une domination du groupe mésozooplancton. Cependant, rappelons que les résultats du modèle sont hautement dépendant des paramètres choisis en particulier pour les taux de broutage du zooplancton. Ils doivent donc être considérés avec beaucoup de précautions. Sans doute serait-il d'abord judicieux de valider les résultats obtenus sur l'année 2005 par des observations *in situ* et satellitales.

13.3.3. Impact d'un coup de vent ponctuel au cours de l'efflorescence printanière

Les échelons trophiques supérieurs, en particulier le mésozooplancton, pourraient aussi intervenir en cas d'occurrence d'un évènement ponctuel de mélange vertical au cours de l'efflorescence printanière. En 2003, une diminution soudaine et drastique du mélange vertical permet une efflorescence explosive dès la fin du mois de février (Fig. 13.16A). Pourtant, fin mars, un évènement d'intense mélange vertical entraîne une chute aussi sévère de la biomasse microphytoplanctonique (Fig. 13.16A). Dès restratification, celle-ci s'intensifie à nouveau mais reste cependant limitée (Fig. 13.16A). Alors que la restratification de la colonne d'eau permet le déclenchement de l'efflorescence printanière (Marty et al., 2002), un évènement de mélange vertical peut

donc, s'il intervient au cours de cette période, interrompre subitement une dynamique explosive de l'efflorescence. Hormis le nanozooplancton, les biomasses zooplanctoniques apparaissent moins impactées par cet épisode de déstratification-stratification de la colonne d'eau (Fig. 13.16B), vraisemblablement de par un modèle de développement différent (cf. § 12.3). La reprise de l'efflorescence consécutive à un tel évènement de mélange au printemps est alors davantage limitée par le broutage zooplanctonique, ce qui souligne un rôle important des échelons trophiques supérieurs dans cette situation particulière.

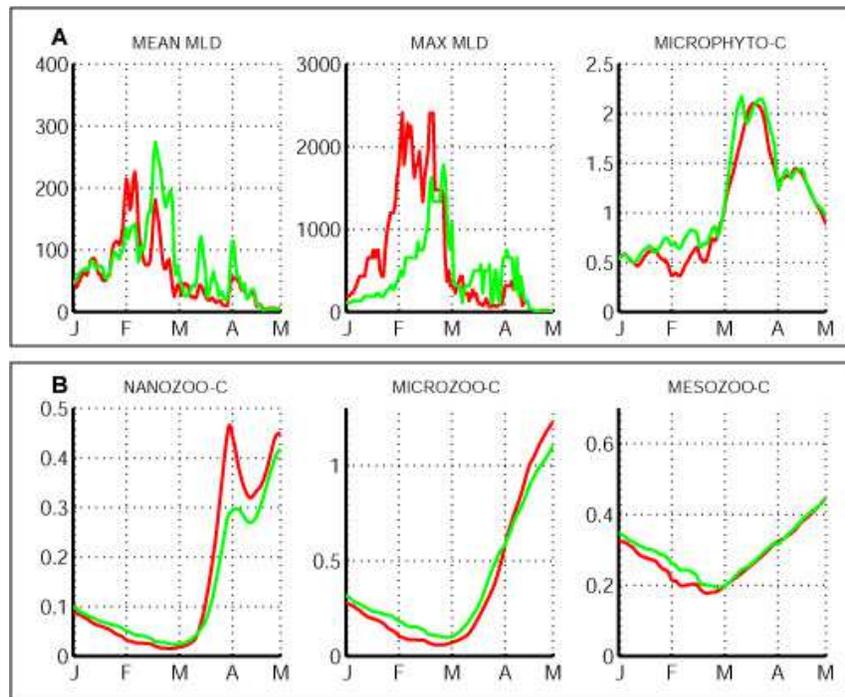


Figure 13.16. Profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m) ainsi que contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton (A) et des classes de taille de zooplancton (B) au cours de l'efflorescence printanière de l'année 2003, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

Le modèle de Sverdrup (1953) suggère que le déclenchement de l'efflorescence printanière est principalement lié à l'affaiblissement du mélange vertical qui inhibe le développement phytoplanctonique en période hivernale. Le développement de ces organismes autotrophes se fait principalement par photosynthèse et serait limité par un faible de temps de résidence dans la couche éclairée en cas d'intense mélange. Ce modèle explique une chute de la biomasse phytoplanctonique en réponse à un intense

mélange vertical. En revanche, nous soulignons l'impact des échelons trophiques supérieurs lorsque le mélange perd à nouveau en intensité et que l'efflorescence ne redémarre pas de manière aussi intense que l'on pouvait s'y attendre. Ces résultats de modèle confirment les travaux récents de (Behrenfeld, 2010) soulignant le rôle crucial du broutage zooplanctonique dans le contrôle du développement de l'efflorescence algale. Alors que le mélange vertical est à l'origine d'un découplage entre les processus de développement du phytoplancton et prédation zooplanctonique, le couplage entre ces deux processus redevient étroit à partir du moment où l'efflorescence a débuté et même si celle-ci est momentanément interrompue par un coup de vent ponctuel.

13.3.4. Mélange et impact de la restratification

La conjonction d'un mélange modéré suivi d'une restratification très rapide pourrait par ailleurs s'avérer davantage bénéfique au microphytoplancton qu'une convection longue et intense. L'année 1981 est caractérisée par une convection hivernale décalée dans le temps entre MEDOC et LIGURE. Plus précoce et intense sur MEDOC (Fig. 13.17A), elle entraîne le démarrage d'une efflorescence microphytoplanctonique dès la mi-janvier (Fig. 13.17B). Cependant, le mélange vertical reste localement important (Fig. 13.17A – MAX MLD) et une série de stratification-déstratification jusqu'à mi-mars rend tardive la restratification définitive (Fig. 13.17A – MEAN MLD). Comme décrit précédemment (§.13.3.3), l'efflorescence printanière n'atteint alors pas sur MEDOC l'intensité attendue en rapport avec les concentrations en sels nutritifs disponibles, peut-être du fait d'un contrôle accru par le zooplancton.

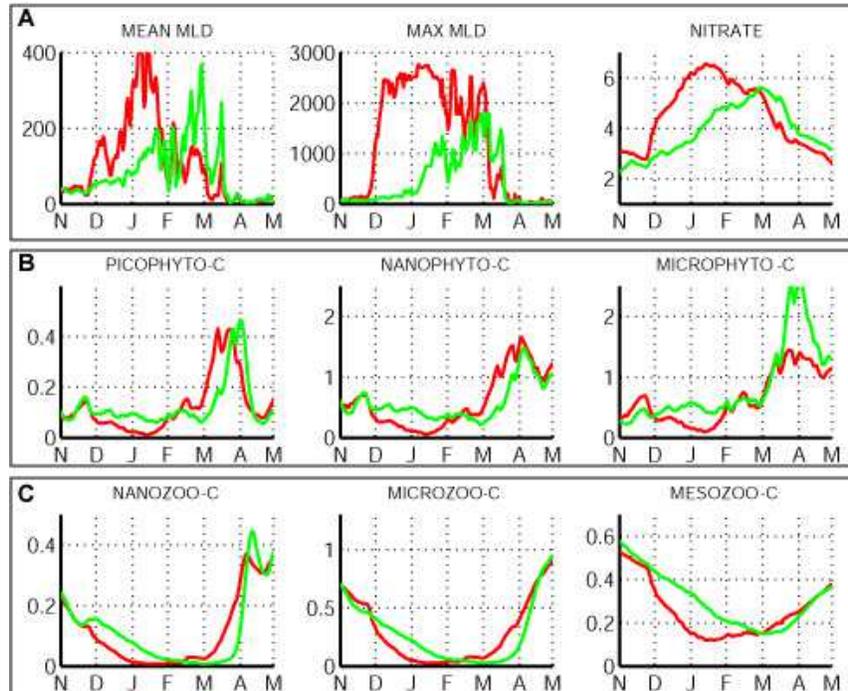


Figure 13.17. Profondeurs moyenne (MEAN MLD) et maximale (MAX MLD) de la couche de mélange (m) et contenus en nitrate (mmol/m^3) sur 0-100m (A). Contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein des classes de taille de phytoplancton (B) et de zooplancton (C) au cours de l'hiver et l'efflorescence printanière de l'année 1981, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

En revanche sur LIGURE, le mélange vertical est plus tardif (Fig. 13.17A) et suivi d'une restratification nettement plus franche (Fig. 13.17A). Malgré des concentrations maximales de nutriments plus faibles que sur MEDOC (Fig. 13.17A), l'efflorescence phytoplanctonique est alors beaucoup plus explosive sur LIGURE et affiche une dominance franche du microphytoplancton (Fig. 13.17B). Les biomasses zooplanctoniques sont encore très faibles à cause du mélange hivernal récent (Fig. 13.17C). Le zooplancton n'impose donc vraisemblablement qu'une pression de broutage réduite sur le phytoplancton. La combinaison d'un mélange même modéré et d'une restratification rapide est donc suffisante pour permettre une efflorescence microphytoplanctonique importante (Legendre et Rassoulzadegan, 1996). Au contraire, une convection profonde et précoce peut aussi s'avérer peu efficace en terme de bilans annuels si la restratification est trop lente.

13.3.5. Coups de vent ponctuels et restratification éclair

Une succession d'épisodes de déstratification-stratification dans un contexte de mélange globalement modéré pourrait enfin être particulièrement favorable au développement du microphytoplancton. A l'opposé de l'année 1981, l'année 1980 montre en moyenne annuelle une biomasse microphytoplanctonique plus élevée sur MEDOC que sur LIGURE (Fig. 12.2D) malgré un mélange vertical plus faible (Fig. 10.4 & 10.5). Cette année 1980 est donc particulière et pourrait également contribuer à la chute de la corrélation entre le mélange vertical (indices VED et MLD75) et le microphytoplancton en moyenne annuelle sur le domaine EHP (Tab. 1).

Les valeurs de biomasse en hiver sont d'abord plus élevées en 1980 (Fig. 13.18A) du fait d'une convection hivernale de moindre intensité (Fig. 13.18A). De plus, on observe une succession d'épisodes courts de mélange vertical suivis d'une stratification aussi rapide (mi-mars/fin-mars ; mi-avril/fin-avril ; Fig. 13.18A). Ces évènements de mélange entraînent alors des efflorescences relativement importantes de microphytoplancton (Fig. 13.18A, maxima fin-mars et fin-avril), caractérisées par un maximum de biomasse plus élevé qu'en 1981 par exemple (Fig. 13.14B). A la différence de 1981, où le développement phytoplanctonique est maintenu faible malgré une succession là-aussi de déstratification-restratification, l'année 1980 présente une succession analogue mais dans un contexte de faible mélange en moyenne. C'est cette différence-là qui favoriserait une efflorescence printanière plus importante en 1980. Le zooplancton semble défavorisé par cette succession d'efflorescences très courtes (Fig. 13.18A) au moins jusqu'à mi-avril pour le microzooplancton, et mai voire mi-mai pour le nanozooplancton et le mésozooplancton respectivement. La succession rapide d'évènements de mélange et de restratification semble ainsi pouvoir empêcher une installation durable du couplage prédateurs-proies, permettant à la biomasse microphytoplanctonique de se développer de manière importante.

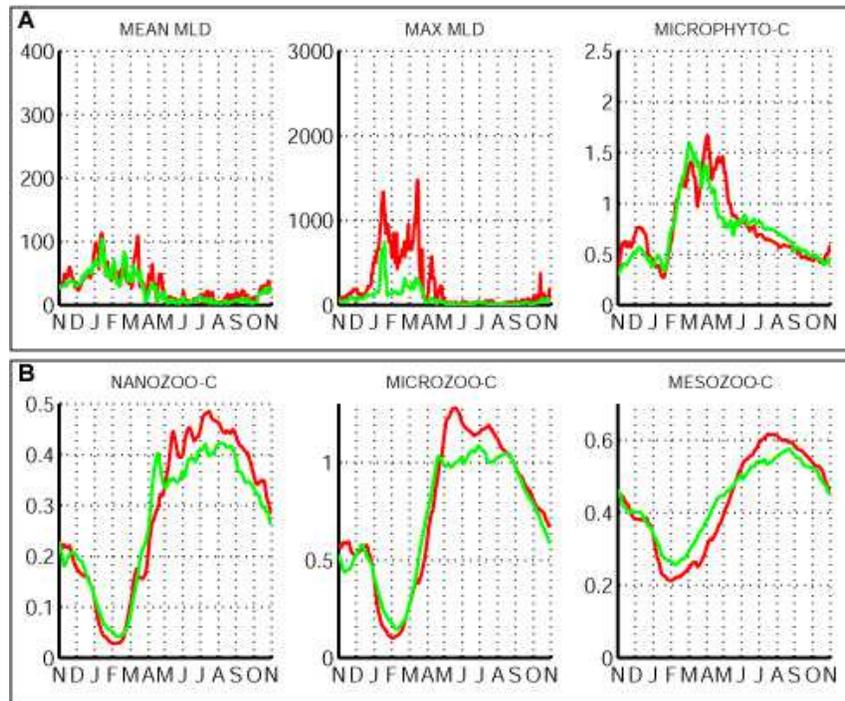


Figure 13.18. Profondeurs moyenne (MLD MEAN) et maximale (MLD MAX) de la couche de mélange (m) et contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton (A) et des classes de taille de zooplancton (B) tout au long de l'année 1980, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

13.3.6. Synthèse

On peut finalement réunir les problématiques évoquées ci-dessus en une approche assez générale reprenant en partie des résultats publiés récemment (e.g. Zingone et al., 2010). Dans le cadre de ce travail, une accumulation nette de biomasse au cours d'un épisode de mélange vertical n'est possible que si la production de surface dépasse la consommation (mortalité, broutage, dispersion) d'un point de vue intégré sur la colonne d'eau (Sverdrup, 1953). La circulation verticale induite par la convection profonde hivernale conditionne ainsi le temps de résidence des organismes dans la couche euphotique et l'activité photosynthétique en surface, tandis que les communautés zooplanctoniques exercent une pression de broutage permanente sur l'ensemble de la colonne d'eau. La notion de synchronisation temporelle entre production primaire et processus de broutage peut donc se montrer essentielle dans la dynamique des assemblages planctoniques au cours de l'efflorescence printanière. De

manière générale, les efflorescences hivernales semblent peu exploitées par les échelons trophiques supérieurs (Miquel et al., 1994 ; Stemann et al., 2002), du fait d'un découplage prédateurs-proies, essentiellement par dilution des proies due aux mouvements verticaux (Behrenfeld, 2010).

Cependant, des conditions de mélange intense (1981 & 2005) pourraient permettre une croissance inhabituelle des populations mésozooplanctoniques dans le modèle, aboutissant à une synchronisation des processus de production autotrophes et de broutage. Les grandes quantités d'énergie apportées par le mélange vertical sous forme de nutriments seraient alors transférées de manière très efficace aux échelons trophiques supérieurs, via les assemblages phytoplanctoniques et les détritiques associés chutant dans la colonne d'eau (Legendre et Rassoulzadegan, 1996). L'intensité de l'efflorescence microphytoplanctonique serait donc réduite par une croissance très importante de la biomasse mésozooplanctonique. Les grandes quantités de nutriments apportées en surface par un événement extrême de convection ne sembleraient donc pas « perdues » pour l'écosystème mais bel et bien transférées vers les échelons trophiques supérieurs. Ce résultat est très préliminaire et va à l'encontre de certains résultats trouvés précédemment. Cette problématique mériterait donc d'être traitée plus profondément dans le futur.

Par ailleurs, un coup de vent ponctuel pourrait interrompre subitement une dynamique explosive d'efflorescence phytoplanctonique. Les communautés zooplanctoniques sont en effet moins impactées par un tel épisode de déstratification-stratification et limiteraient la reprise de l'efflorescence. Toutefois, la variabilité haute-fréquence de l'ensoleillement pourrait également limiter l'efflorescence phytoplanctonique par l'occurrence d'un faible ensoleillement au moment de la restratification. Il serait donc intéressant de s'intéresser aussi à cet aspect « croissance » phytoplanctonique en regard de celui de « perte » proposé dans cette étude.

Tous ces résultats sont toutefois préliminaires et nécessitent d'être plus précisément vérifiés. En particulier, ils pourraient être un artefact du modèle et résulter d'un réglage défaillant des paramètres du modèle qui représentent le couplage prédateurs-proies. Une analyse de sensibilité pourrait permettre de répondre à cette question. Un effet de seuil pourrait expliquer leur unique détection en cas de mélange

vertical extrêmement intense. Il serait également intéressant de chercher dans les observations l'occurrence de tels cas particuliers.

VI. Modélisation de la variabilité interannuelle à décennale des exportations de carbone en Méditerranée nord- occidentale

Absorbant du carbone sous la forme inorganique dissoute (CO_2) et en rejetant de l'oxygène (en moyenne sur un cycle diurne), les communautés phytoplanctoniques peuvent temporairement faire diminuer la pression partielle de CO_2 dans la couche euphotique, et *in fine* limiter l'augmentation de CO_2 dans l'atmosphère observée actuellement (IPCC, 2007). Le phytoplancton semblerait en effet absorber environ le quart des émissions anthropiques de CO_2 (Sarmiento et Gruber, 2006). La sédimentation de certains types de phytoplancton ainsi que des pelotes fécales du zooplancton et autres détritiques permet *in fine* un enfouissement du carbone organique dans les sédiments (Sarmiento et Gruber, 2006). Il existe donc un transfert net de carbone de l'atmosphère vers les sédiments profonds par le biais de l'activité du réseau planctonique marin. Ce processus est appelé la pompe biologique du carbone (Ducklow et al., 2001). Les processus hydrodynamiques d'advection et de turbulence au sein de la colonne d'eau jouent également un rôle très important voire plus important -en termes quantitatifs- que la pompe biologique dans la séquestration du CO_2 dans l'océan, on parle alors de pompe thermodynamique ou physique (Siegenthaler et Sarmiento, 1993). Il s'agit de la dilution du CO_2 atmosphérique au sein d'une couche d'eau de surface très dense et froide et sa plongée au fond de l'océan. La pompe thermodynamique n'est pas prise en compte dans ce travail.

Le CO_2 a un impact positif sur le réchauffement atmosphérique. A ce titre, le phytoplancton océanique joue un rôle clé dans la machine climatique terrestre. Quelles que soient les raisons discutées, voire très disputées, du réchauffement climatique observé depuis le début de l'ère industrielle (Climate of Fear, 2010), il est établi que les activités humaines impliquant l'utilisation d'énergies fossiles (transports, industries...) ont induit une augmentation de la concentration en CO_2 dans l'atmosphère (Schrag et Alley, 2004). Dans ce contexte, la compréhension des processus contrôlant la variabilité de la « pompe biologique » de carbone est un enjeu crucial si l'on veut comprendre son rôle dans la régulation du climat, et surtout prévoir son évolution future en Méditerranée nord-occidentale.

Notre approche par modélisation biogéochimique tridimensionnelle peut justement permettre d'appréhender la variabilité interannuelle de l'exportation de carbone vers le fond en Méditerranée nord-occidentale. Grâce à l'étendue temporelle de notre

VI. Modélisation de la variabilité interannuelle à décennale des exportations de carbone en Méditerranée nord-occidentale

simulation, nous pourrions même accéder à des informations à plus long terme, à une échelle de temps que nous qualifions de décennale.

Dans un premier temps, nous validerons les ordres de grandeur de l'exportation de carbone simulée par le modèle en les comparant à ceux des observations *in situ* à DYFAMED (mer Ligure). La variabilité interannuelle de ces exportations sera alors comparée à la variabilité des forçages hydrodynamiques et à la variabilité due un impact anthropique potentiel lié à une modification des contenus en nutriments profonds (Turley, 1999). Les contributions respectives des fractions particulaire et dissoute du carbone organique dans l'exportation seront décrites de même que la part des différents processus de sédimentation, advection et turbulence à l'exportation totale. Nous verrons ainsi que l'exportation de carbone est maximale au sein de la zone de convection profonde. Nous discuterons alors de l'impact des forçages atmosphériques à court terme et climatiques (échelle décennale) sur l'exportation de carbone vers les profondeurs dans cette région clé de Méditerranée nord-occidentale.

14. L'exportation de carbone organique au large

L'exportation de carbone vers le fond est ici définie comme le flux vertical de carbone organique traversant l'iso-surface 200 m de profondeur, excluant ainsi les zones côtières de profondeur inférieure à 200 m. De manière générale, le carbone organique dissout et particulaire (*resp.* DOC et POC) est, d'une part, exporté via des processus d'advection et de diffusion turbulente de la matière au sein de la colonne d'eau. D'autre part, la matière organique particulaire considérée comme assez volumineuse (détritiques et microphytoplancton) subit une exportation par sédimentation sous l'effet de la gravité.

L'exportation est donc calculée comme suit :

Exportation totale = Sédimentation + Advection + Turbulence,

Sédimentation = $V_{sed} * [TOTAL\ POC]$,

Advection = $V_{adv} * [TOTAL\ POC]$,

Turbulence = $V_{turb} * [TOTAL\ POC]$,

avec V_{sed} , V_{adv} et V_{turb} les vitesses en m/s *resp.* dues à la sédimentation (éventuelle), l'advection verticale et le mélange turbulent à 200 m de profondeur ;

avec $[TOTAL\ POC] = [POC] + [Phytoplankton-C] + [Zooplankton-C] + [Bacteria-C]$, où Phytoplankton-C, Zooplankton-C et Bacteria-C sont les contenus en carbone *resp.* au sein des biomasses phytoplanctonique, zooplanctonique et bactérienne totales.

*14.1. Variabilité spatiale des exportations de carbone organique particulaire
et dissout*

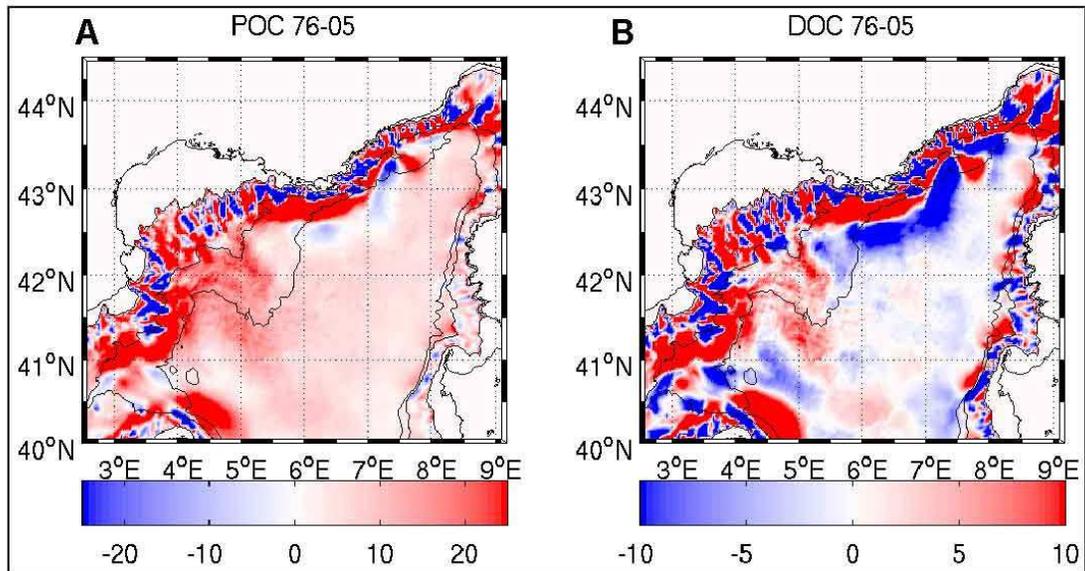


Figure 14.1. Carte des flux d'exportation annuelle sous 200 m ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{an}$) de carbone organique particulaire (A) et dissout (B), en moyenne sur l'ensemble de la simulation (1976-2005). Valeur négative pour un flux de carbone dirigé vers la surface. Isobathes 200, 2000 et 2500 m représentées en noir.

Les cartes d'exportation de carbone annuelles moyennées sur l'ensemble de la simulation sont présentées sur la figure 14.1. On ne commentera pas l'exportation par sédimentation sur le golfe du Lion puisque ce point a été traité dans le détail dans le paragraphe 8 (article en révision : Auger et al., 2010, Biogeosciences Discussion, 7, 9039-9116). Une succession de signatures positive et négative est détectée le long du talus continental et de la circulation cyclonique des masses d'eau (Fig. 14.1). Cette succession est vraisemblablement liée aux interactions entre le courant Nord-Méditerranée et les canyons qui incisent le talus du Golfe du Lion, qui induisent des mouvements ascendant puis descendant de la veine de courant au-dessus des canyons (Auclair et al., 2000). Cette signature est donc due à l'advection (Fig. 14.2A), la turbulence et la sédimentation ne montrant aucune signature dans cette région (Fig.

14.1. Variabilité spatiale des exportations de carbone organique particulaire et dissout

14.2B & C). Notons que le talus est en moyenne marqué par une exportation de carbone vers le fond, de l'ordre de 2-3 gC/m²/an pour le POC (dont ~2 gC/m²/an par sédimentation) et 0-0.5 gC/m²/an pour le DOC (Fig. 14.1).

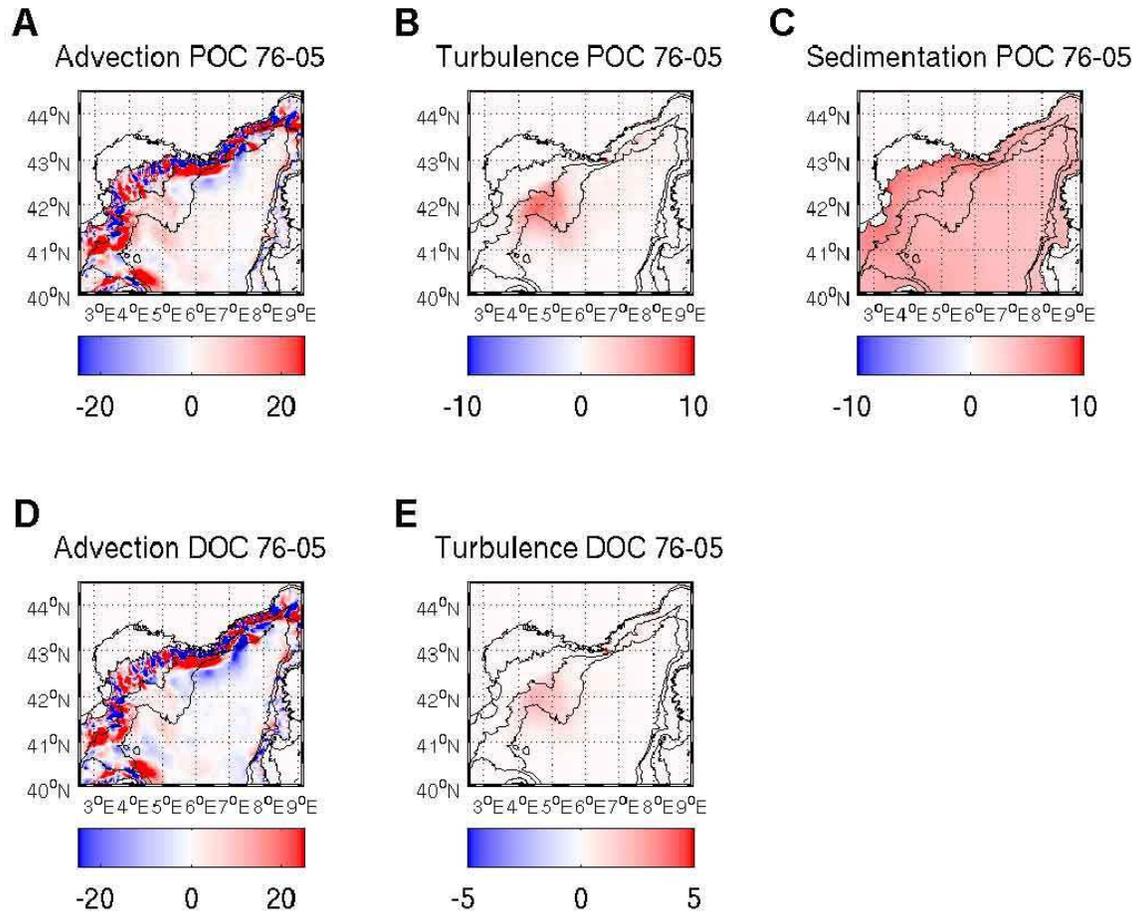


Figure 14.2. Carte des flux d'exportation annuelle sous 200 m (gC/m²/an) de carbone organique particulaire et dissout (resp. POC et DOC) par advection (resp. A et D), turbulence (resp. B et E) et sédimentation (C), en moyenne sur l'ensemble de la simulation (1976-2005). Valeur négative pour un flux de carbone dirigé vers la surface. Isobathes 200, 2000 et 2500 m représentées en noir.

En dehors de la zone qui longe le talus continental au nord du bassin (6°E / 42°50'), l'exportation de carbone est maximale au sein de la zone de convection profonde MEDOC (centrée sur 5°E / 42°N), que ce soit sous forme particulaire ou dissoute (Fig. 14.1). Dans cette région, la signature de l'exportation est marquée par

14.1. Variabilité spatiale des exportations de carbone organique particulaire et dissout

des structures de petite à moyenne échelle. La signature de la turbulence est essentiellement localisée dans cette région (Fig. 14.2B). L'exportation par advection est, pour sa part, maximale dans cette région, si l'on ignore par ailleurs les signatures sur le talus (Fig. 14.2A, voir ci-dessus), et semble expliquer les structures de petite à moyenne échelle observées (Fig. 14.1). En dehors de la zone de convection profonde MEDOC et du talus continental, le champ d'exportation de carbone est « plus lisse » (Fig. 14.1) : formée de structures plus étendues, l'exportation est expliquée majoritairement par la sédimentation (Fig. 14.2C). En particulier, une signature positive est détectée au nord de la zone d'étude à la limite du talus (centrée sur 6°E / 42°40'N) à la fois sur le POC et DOC (Fig. 14.1). En revanche, une signature négative synonyme d'apport de carbone vers la surface est détectée sur le DOC, centrée sur 7°E / 42°30'N (Fig. 14.1). Atténuée par la contribution de la sédimentation, cette signature est aussi détectée sur le POC. Dans cette région, le fort rotationnel de vent (non montré) pourrait induire, par pompage d'Ekman (Andersen et Prieur, 2000), des flux verticaux de carbone vers la surface, encore détectables à 200 m de profondeur. De même, le rotationnel de vent encore influant au large de la Corse et de la Sardaigne pourrait expliquer des signatures négatives étendues sur le DOC essentiellement (Fig. 14.1). Si la signature du POC est positive sur l'ensemble de la zone située à l'est de 6°E, c'est donc vraisemblablement grâce à la contribution de la sédimentation au signal d'exportation totale.

14.2. Comparaison des flux d'exportation moyennés sur le domaine EHP aux observations disponibles au site DYFAMED

D'un point de vue quantitatif, le flux d'exportation de POC total moyenné sur l'ensemble du domaine EHP varie de 5.5 à 16.5 gC/m²/an (Fig. 14.3A). Les mesures directes du flux d'exportation par le biais de pièges à particules sont plutôt rares dans cette région et les seules observations disponibles à notre connaissance au large proviennent du suivi à long terme au site DYFAMED (Marty et al., 1994 ; Miquel et al., 1994). Les valeurs observées varient de 4 et 7 gC/m²/an et se trouvent donc plutôt dans la partie inférieure des valeurs du modèle. Ces différences entre les gammes de flux

14.2. Comparaison des flux d'exportation moyennés sur le domaine EHP aux observations disponibles au site DYFAMED

modélisés et observés pourraient s'expliquer par des conditions expérimentales et environnementales particulières : d'une part, les pièges à particules dont les résultats sont analysés dans l'étude de Marty et al. (1994) sont restés en place de février à juillet 1987 et ne prennent donc pas en compte une partie de la période hivernale (décembre/janvier), ce qui pourrait induire une sous-estimation des quantités de matière accumulées dans les pièges. D'autre part, les données de Miquel et al. (1994) sont représentatives d'années peu convectives (1991 à 1993) au sens de l'indice MLD75 (Fig. 10.5). Par conséquent, si on considère que ces deux séries de données sont plutôt représentatives de valeurs minimales de flux d'exportation, la gamme de valeurs produites par le modèle est en bon accord avec les observations.

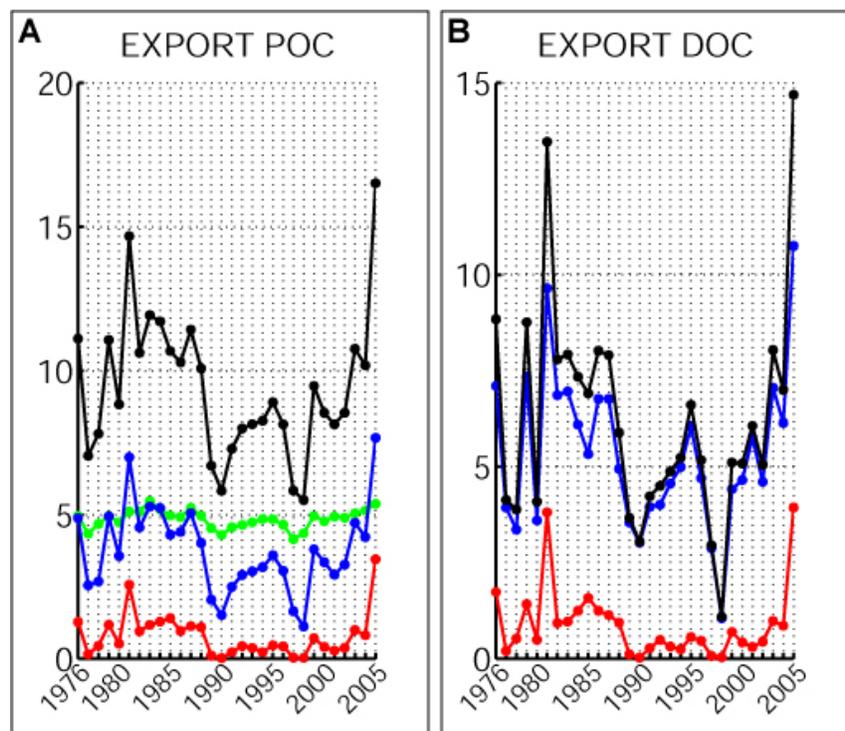


Figure 14.3. Flux d'exportation annuelle sous 200 m ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{an}$) de carbone organique particulaire (A) et dissout (B) moyenné sur l'ensemble du domaine EHP. Exportation totale (noir) et par sédimentation (vert), advection (bleu) et turbulence (rouge).

Les flux d'exportation de DOC simulés sont compris entre 1.1 et $14.7 \text{ gC}/\text{m}^2/\text{an}$ de 1976 à 2005 (Fig. 14.3B), ce qui est, cette fois-ci, a priori plutôt dans la gamme inférieure voire en-dessous des valeurs observées variant de 12 à $18.4 \text{ gC}/\text{m}^2/\text{an}$ entre 1991 et 1994 au site DYFAMED (Avril, 2002). Si on considère précisément cette

14.2. Comparaison des flux d'exportation moyennés sur le domaine EHP aux observations disponibles au site DYFAMED

période dans le modèle, les valeurs simulées -de 4 à 5 gC/m²/an- sont néanmoins réellement sous-estimées. Toutefois, il est difficile de comparer les flux verticaux de DOC respectivement simulés par le modèle et estimés *in situ* car leur mesure directe est par définition impossible dans la colonne d'eau. L'estimation se fait en effectuant la différence entre les mesures intégrées de contenus de DOC au début et à la fin de l'hiver (Copin-Montégut et Avril, 1993). La méthode de mesure repose en particulier sur l'hypothèse d'une exportation horizontale négligeable, ce qui conduit très probablement à une surestimation. Il est en effet possible qu'à la faveur d'instabilités du Courant Nord, celui-ci capture du DOC et l'exporte vers le sud-ouest. Nous avons calculé l'exportation à l'aide des résultats du modèle en utilisant cette méthode, on peut aboutir à une estimation d'environ 16 gC/m²/an (0-200m) au cours des années 1991 à 1993, ce qui est dans la gamme des valeurs mesurées.

14.3. Variabilité saisonnière et mélange vertical

Les observations de (Marty et al., 1994 ; Miquel et al., 1994) suggèrent une contribution significative des effets du mélange vertical sur le bilan annuel d'exportation, ce que nos résultats confirment ($r^2=0.7$ et 0.6 , significatif à 99% *resp.* pour POC et DOC). Grâce au modèle, il est justement possible de décrire la nature de la synchronisation temporelle entre les processus d'exportation de carbone organique et le mélange vertical. Les différentes contributions de la sédimentation, de l'advection et de la turbulence répondent-elles immédiatement au mélange vertical ? La réponse est-elle différente en fonction du processus considéré ? Que peut-on déduire sur la qualité de la matière organique exportée ?

Pour répondre à ces questions, on considère maintenant la série journalière de simulation couvrant 30 cycles saisonniers en séparant les contributions respectives de la sédimentation, l'advection et la turbulence au signal d'exportation totale. On calcule ensuite les corrélations entre ces processus et la profondeur moyenne de la couche de mélange en effectuant des décalages journaliers : on retarde successivement le signal d'exportation par rapport au mélange vertical et on calcule pour chaque décalage temporel (« lag ») les corrélations correspondantes. En traçant les séries de

corrélations correspondant aux différents processus en fonction de la durée du retard en jour, que l'on appellera « lag » par la suite (Fig. 14.4), on accède alors au temps de réponse des différents processus d'exportation au mélange vertical. A titre d'illustration, on pourra également comparer (Fig. 14.5) les cycles saisonniers d'exportation journalière sur deux années contrastées en terme de mélange (1990 et 1999, *resp.* peu convective et convective).

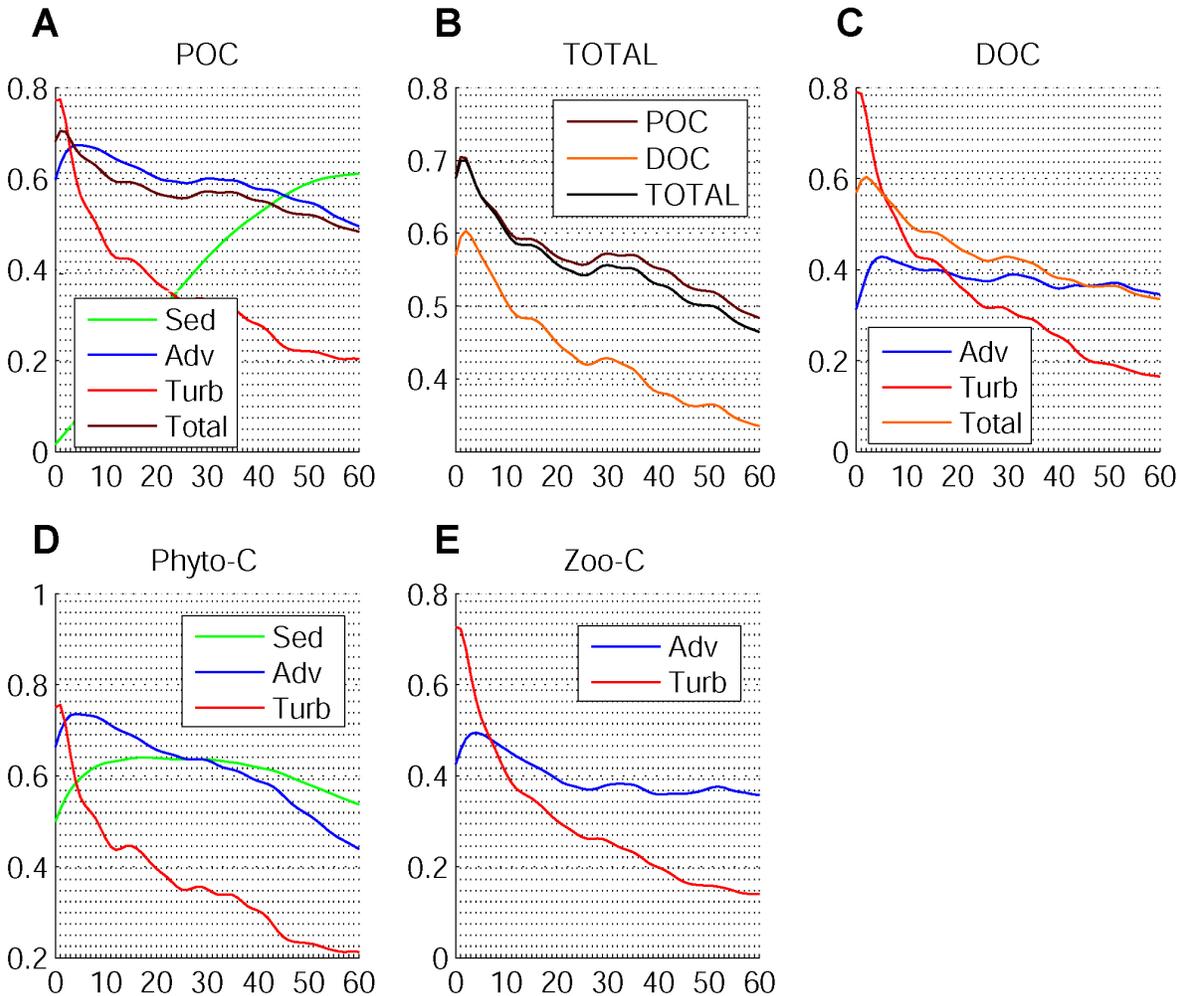


Figure 14.4. Valeurs de corrélations entre les séries temporelles journalières de couche de mélange (moyennée sur le domaine EHP) et de flux d'exportation de POC détritique (A), POC et DOC totaux (B), DOC (C), Phytoplancton-C (D) et Zooplancton-C (E), en fonction d'un décalage journalier entre les séries de couche de mélange et d'exportation (« lag » de 0 à 60 jours).

Les exportations de carbone organique particulaire total (TOTAL POC = POC + Phytoplankton-C + Zooplankton-C + Bacteria-C) et dissout (Fig. 14.4B) montrent des corrélations maximales pour un décalage temporel de deux jours. L'exportation de carbone à 200 m a donc un temps de réponse de deux jours par rapport au mélange vertical. Le temps de réponse de l'exportation par turbulence au mélange est en effet logiquement immédiat (lag 0) tandis qu'il est d'environ cinq jours pour le processus d'advection (lag 5), pour la matière organique particulaire et dissoute (Fig. 14.4A & C) comme pour la matière organique « vivante », phytoplancton et zooplancton (Fig. 14.4D & E). La somme de ces deux contributions semblerait donc expliquer ce retard de deux jours détecté à la fois sur l'exportation totale de POC et de DOC (Fig. 14.4A & C). On peut déjà déduire que l'exportation importante en hiver est davantage expliquée par l'hydrodynamique hivernale que par la concentration en matière organique qui n'augmente qu'au printemps.

La corrélation entre le signal d'exportation par sédimentation (microphytoplancton et POC) et le mélange vertical est en revanche minimale à lag 0 et n'est maximale qu'à lag 16 pour le microphytoplancton (Fig. 14.4D) et 60 pour le POC (Fig. 14.4A). La réponse du processus de sédimentation ne peut donc pas expliquer la réponse rapide observée sur le signal d'exportation totale. Contrairement à la turbulence et à l'advection verticale, la sédimentation n'est en effet pas liée à la physique mais directement au contenu en matière organique. Il est donc nécessaire pour que la sédimentation devienne importante qu'un certain nombre de processus s'enchaînent : la réponse massive des communautés phytoplanctoniques aux apports de nutriments est différée par rapport au mélange vertical, en particulier car la restratification est nécessaire à leur développement. Le temps de croissance des communautés phytoplanctoniques s'ajoute à ce retard de la réponse au mélange turbulent. L'efflorescence phytoplanctonique printanière suit le pic annuel de mélange vertical avec une quinzaine de jours de retard ce qui explique donc le lag observé sur la sédimentation du phytoplancton ; le temps de réponse des échelons trophiques supérieurs est lui plus long comme en attestent des biomasses maximales en été (Fig. 13.5, voir aussi Ribera d'Alcala et al., 2004). Les processus d'égestion et de mortalité planctonique alimentant majoritairement le compartiment POC, son accumulation est donc plus lente et explique une influence plus tardive de la sédimentation sur l'exportation de POC, sept semaines plus tard.

Le signal de sédimentation de la matière particulaire ne singularise pas la dynamique saisonnière de l'exportation de POC par rapport à celle du DOC (Fig. 14.4B), ce qui confirme l'influence importante des processus d'advection/turbulence sur le signal d'exportation de carbone vers le fond (Marty et al., 1994 ; Avril, 2002). En regardant l'ensemble des figures 14.4 (A, C, D et E), il est intéressant de remarquer qu'au contraire de la turbulence, l'advection (courbe verte) continue à montrer des corrélations significatives lorsque l'on augmente la durée du lag. Tandis que la corrélation du signal turbulent chute très rapidement après le maximum à lag 0 (courbe bleue), le signal de l'advection reste significativement corrélé au mélange vertical pour des lags allant jusqu'à sept semaines (courbe verte). L'impact de la turbulence est limité dans le temps à la période de mélange maximal, et est donc lié à la convection hivernale. Le mélange turbulent exporte ainsi du matériel organique présent en surface en fin d'automne et au début de l'hiver. En revanche, même si l'advection est majoritairement contrôlée par le mélange hivernal, elle a une influence au-delà de la période de convection profonde sur un cycle saisonnier. Les courbes correspondant au DOC et au zooplancton montrent en particulier des pentes très faibles (Fig. 14.4C & E). L'advection semblerait donc également responsable de l'exportation de la matière organique produite par l'activité phytoplanctonique au cours de l'efflorescence printanière, puis transformée au sein des écosystèmes zooplanctoniques.

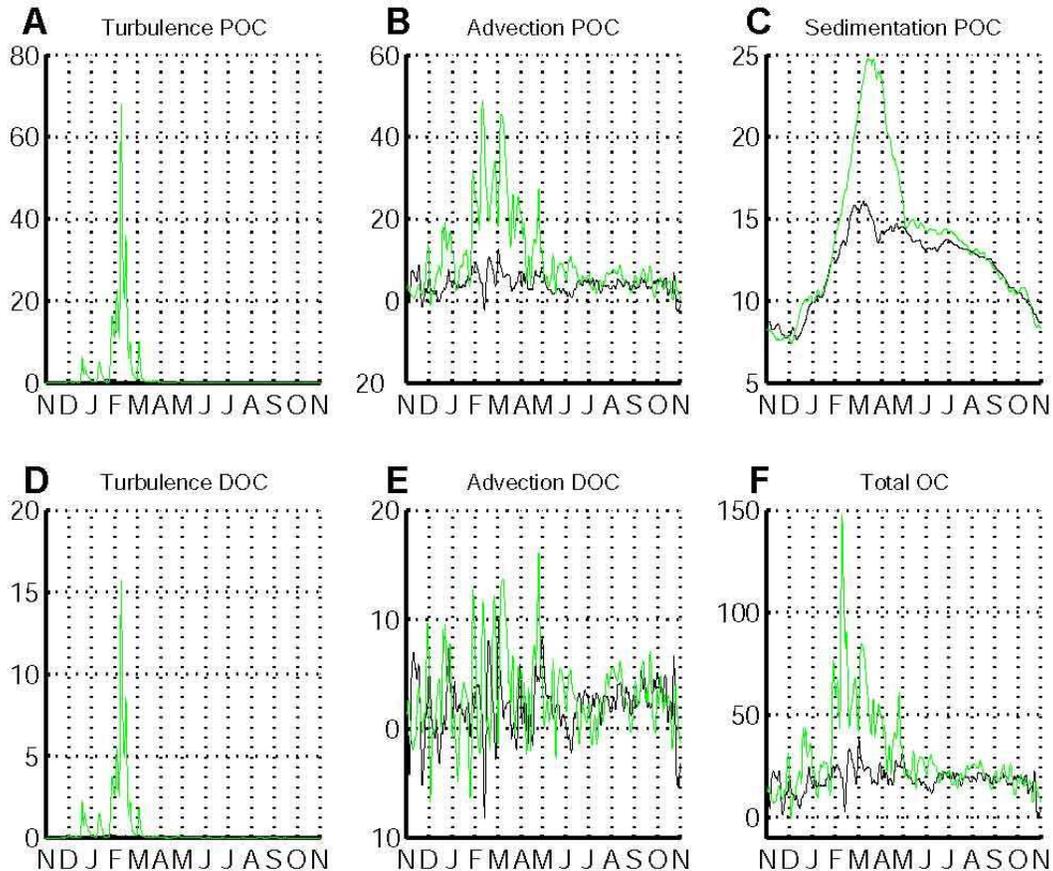


Figure 14.5. Séries temporelles journalières des flux d'exportation sous 200 m ($\text{mgC}/\text{m}^2/\text{jour}$) de carbone organique particulaire et dissout (resp. POC et DOC) par turbulence (resp. A et D), advection (resp. B et E) et sédimentation (C) en moyenne sur le domaine EHP pour 2 années contrastées : peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999).

La comparaison des exportations respectivement simulées au cours de deux années convective (1999) et peu convective (1990) confirme une localisation temporelle précise de l'exportation par turbulence et un lien étroit avec la convection profonde que ce soit pour la fraction particulaire (Fig. 14.5A) ou dissoute (Fig. 14.5D). Centrée sur le maximum de mélange hivernal, l'exportation par turbulence est en effet quasi-nulle sur une année peu convective. Au contraire, l'exportation par advection (Fig. 14.5B & E) s'effectue tout au long de l'année avec des maxima positifs en hiver (malgré des minima parfois marqués) mais aussi au printemps. L'exportation par advection est ainsi maximale à la fois pendant la phase convective et au cours de l'efflorescence printanière. Cela reflète la domination dans ce terme des vitesses verticales pendant la période de convection et plutôt de la biomasse au cours de l'efflorescence. Pendant

l'efflorescence printanière, l'exportation par advection est donc, tout comme l'exportation par sédimentation (Fig. 14.5C), signe d'une exportation de matière organique récente.

15. Variabilité interannuelle à décennale des exportations de carbone au large

Les exportations de carbone organique particulaire et dissout cumulées sur une année suivent le signal annuel du mélange vertical à l'échelle du domaine EHP (Fig. 14.3 ; Fig. 10.4 et 10.5, indices VED et MLD75). Les exportations annuelles de POC et DOC sur le domaine EHP sont en effet corrélées aux indices VED et MLD75, et ce, de manière très significative (Tab. 1). Les corrélations sont d'ailleurs plus élevées avec MLD75. Les coups de vent sur l'ensemble de la zone ont donc une influence importante au-delà de la convection profonde hivernale.

15.1. Contribution des différents processus hydrodynamiques à l'exportation

La variabilité interannuelle des exportations de carbone particulaire vers le fond est guidée par la variabilité des processus hydrodynamiques d'advection et de turbulence (Fig. 14.3A). Néanmoins en terme quantitatif, le carbone particulaire est en général majoritairement exporté de la couche de surface par le processus de sédimentation (Fig. 14.3A, courbe verte), en particulier sur les années peu convectives (par exemple 1989-1990 et 1997-1998). Alors que l'exportation par advection est du même ordre de grandeur que la sédimentation sur la période convective, elle diminue drastiquement sur la période peu convective ce qui induit une chute de l'exportation totale. En revanche, le processus d'exportation par advection domine ponctuellement le signal par rapport à la sédimentation au cours d'années exceptionnellement convectives (1981 et 2005).

Le signal par advection domine largement le signal de la turbulence (courbes *resp.* bleu et rouge) surtout sur les années convectives, que ce soit au niveau de l'exportation des fractions particulaire (Fig. 14.3A) ou dissoute (Fig. 14.3B). L'exportation par le biais de la turbulence est en effet limitée en temps et en espace à la convection profonde hivernale. Au contraire, l'exportation par advection est plus généralement liée au mélange vertical et aux structures de méso-échelle. Ce processus d'exportation n'est pas limité à la seule zone de convection et s'effectue tout au long de l'année. Cela expliquerait une contribution plus marquée de la variabilité du flux d'exportation par advection par rapport à celui par turbulence. Les corrélations élevées trouvées entre MLD75 et l'exportation totale de POC et DOC (Tab. 1) seraient donc majoritairement induites par la contribution des flux advectifs.

Les processus d'advection et de turbulence sont à l'origine de la variabilité interannuelle des exportations de carbone à la fois particulaire et dissout. Ces résultats confirment par conséquent le rôle majeur des forçages atmosphériques sur la séquestration de carbone organique dans les eaux profondes. Le changement de régime (diminution de l'exportation) détecté à la fin des années 1980 (Fig. 14.3) peut être mis en parallèle avec une modification similaire des forçages hydrodynamiques (Fig. 10.4 et 10.5). L'ensemble de ces résultats montre que le fonctionnement de la pompe biologique de carbone est en grande partie contrôlé par l'évolution de

l'environnement météorologique en Méditerranée nord-occidentale, à travers son impact sur la dynamique de la colonne d'eau.

15.2. Contribution des exportations particulaire et dissoute

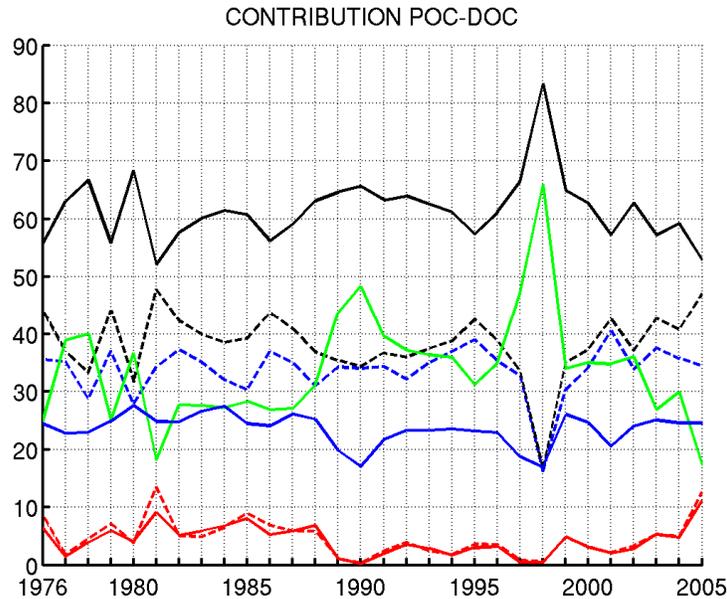


Figure 15. Séries annuelles des contributions (en %) respectives des exportations de POC (trait plein) et DOC (trait pointillé) totales (noir), par sédimentation (vert), advection (bleu) et turbulence (rouge) à l'exportation totale de carbone organique sur le domaine EHP.

La figure 15 présente les contributions (en %) de chaque processus hydrodynamique (sédimentation, advection, turbulence) d'exportation de carbone organique dissout et particulaire à l'exportation globale (POC+DOC, tous les processus pris en compte) sur l'ensemble du domaine EHP. L'exportation globale de carbone organique est majoritairement effectuée sous forme particulaire (60%) par rapport au dissous (40%). Contrairement à l'exportation globale (Fig. 14.3), les contributions respectives des fractions particulaire et dissoute affichent une faible variabilité interannuelle (*resp.* $\pm 6\%$ et $\pm 8\%$) à part en 1998, si bien qu'on ne détecte aucun changement de régime entre les deux périodes 1976-1989 et 1990-2005. La production de DOC par les organismes phytoplanctoniques est pourtant accrue en période peu

convective (Partie 13.1.) et ce processus pourrait engendrer une contribution supérieure de la fraction dissoute à l'exportation totale. Mais les vitesses verticales contrôlent majoritairement les quantités de carbone exportées (voir paragraphe précédent). Autrement dit, la variabilité des processus hydrodynamiques est plus importante que la variabilité des contenus en matière organique produite dans la couche de surface.

Afin de compléter les résultats précédents, on quantifie finalement la contribution de chaque processus (sédimentation, advection, turbulence) à l'exportation totale annuelle de carbone (Fig. 15). L'exportation de POC par sédimentation représente ainsi environ de 30% (en moyenne sur 1976-1989) à 37% (en moyenne sur 1990-2003) de l'exportation totale de carbone sur le domaine, ce qui confirme une contribution supérieure en situation peu convective. Dans le même temps, les contributions de l'exportation par advection de POC et DOC varient respectivement de 25 à 22.5% et de 33.5 à 34% sur l'ensemble de la simulation. L'exportation par advection est donc majoritairement effectuée sous forme dissoute, surtout en situation peu convective. La contribution de la turbulence dans le processus d'exportation est finalement la plus faible : elle varie de 5.4 à 3.2% pour le POC et de 6 à 3.5% pour le DOC entre les deux périodes.

Un faible mélange vertical pourrait donc favoriser l'exportation par advection de carbone organique sous forme dissoute plutôt que particulaire (cf. paragraphe précédent). Pourtant, l'évolution des contenus en matière organique particulaire dans la couche de surface ne semble pas pouvoir l'expliquer a priori, que ce soit en moyenne annuelle entre les deux périodes 1976-1989 et 1990-2005 (Partie 12, Fig. 12.6D & E) ou par comparaison de cycles saisonniers d'années contrastées (1990 et 1999, Partie 13, Fig. 13.6). Dans le modèle, le matériel particulaire exporté est en majorité composé de détritiques organiques qui représentent de 55 à 60% du matériel exporté sur l'ensemble de la période de simulation. Puis vient le phytoplancton (10 à 25%), le zooplancton (10 à 15%) et les bactéries (~10%). Seule la biomasse phytoplanctonique montre une tendance négative sur l'ensemble de la simulation et pourrait expliquer la chute de l'exportation particulaire sur la seconde période. Cependant, cette tendance est très faible (Fig. 12.2) et la contribution du phytoplancton à l'exportation totale ne dépasse pas 25%. Une production plus importante de DOC en période peu convective expliquerait donc les tendances à long terme observées.

15.3. Impact de la composition élémentaire des eaux profondes sur l'exportation

Une modification des contenus en nutriments dans les eaux profondes est susceptible d'engendrer une modification des assemblages planctoniques et donc en bout de course, l'exportation de carbone vers les eaux profondes. En principe, la composition élémentaire du milieu océanique ne peut évoluer qu'à des échelles de temps comparables au temps de résidence des principaux nutriments (~10.000 ans pour le nitrate et le phosphate ; Falkowski et Davis, 2004), mais on considère aujourd'hui que les activités humaines modifient les ratios de nutriments à une échelle de temps décennale (Livre blanc du Groupe MERMEX, 2010, soumis), en particulier via les apports continentaux par les fleuves (Turley, 1999 ; Livre blanc du MERMEX group, 2010 ; Béthoux et al. (2002) suggèrent une explication anthropique à l'évolution des concentrations en sels nutritifs dans les eaux profondes de Méditerranée nord-occidentale. D'après leurs travaux, le nitrate et le phosphate auraient ainsi subi une augmentation entre les années 1960 et 2000. Les activités humaines pourraient donc modifier l'intensité de la pompe biologique du carbone en Méditerranée nord-occidentale par l'intermédiaire d'une modification de la composition en sels nutritifs des apports fluviaux. Si on veut pouvoir prévoir l'évolution à long terme de la pompe biologique, il est donc crucial de connaître l'influence des concentrations en nutriments profonds sur les exportations de carbone.

La modélisation peut justement nous permettre de répondre à ce type de questions. Nous avons ainsi procédé à un test de sensibilité aux profils verticaux de nutriments utilisés pour initialiser le modèle. Nous avons pour cela testé la réaction du modèle biogéochimique à une diminution des concentrations de nitrate et phosphate dans les eaux de fond, respectivement de 14 et 7.5% par rapport aux valeurs de référence (période 1991-2005) en accord avec les mesures de Béthoux et al. (2002) entre 1960 et 2000. Dans le futur, grâce à des mesures environnementales plus strictes que par le passé, on peut en effet s'attendre à une diminution des concentrations de nutriments dans les fleuves. Nous avons finalement appliqué ce test à une période contrastée du point de vue des forçages hydrodynamiques (1976-1980) et choisi d'analyser les résultats pour la zone de convection profonde (Tab. 4). L'intérêt est en effet de mesurer l'impact anthropique en regard de la variabilité interannuelle propre

15.3. Impact de la composition élémentaire des eaux profondes sur l'exportation

des exportations de carbone organique, que l'on a vues contrôlées par les forçages hydrodynamiques.

	Sensitivity (%)
Picophytoplankton-C	+ 0.06
Nanophytoplankton-C	+ 0.07
Microphytoplankton-C	- 0.10
Total Phytoplankton-C	+ 1.60
Bacteria-C	- 0.008
Nanozooplankton-C	- 0.03
Microzooplankton-C	- 0.17
Mesozooplankton-C	- 0.08
Total Zooplankton-C	+ 0.56
Small Particulate Organic Carbon (SPOC)	- 0.008
Large Particulate Organic Carbon (LPOC)	- 0.15
Total Particulate Organic Carbon (POC)	- 0.003
Dissolved Organic Carbon (DOC)	- 0.07
Nitrate	- 0.19
Ammonium	- 0.18
Phosphate	- 0.16
Silicate	- 0.14
Production Primaire Brute annuelle	- 0.06
Export of Particulate Organic Carbon	- 2.8
Export of Dissolved Organic Carbon	- 8.3

Tableau 4. Sensibilité (%) des paramètres biogéochimiques du modèle (0-100 m) et de l'exportation de carbone organique sur la zone MEDOC à un test de diminution des contenus en

nutriments profonds.
$$\text{Sensibilité} = \frac{\text{Test} - \text{REFERENCE}}{\text{REFERENCE}}$$

Les exportations annuelles de POC semblent en fait très peu sensibles aux contenus en nutriments dans les eaux de fond (- 2.8%), au contraire des exportations de DOC qui sont plus sensibles (- 8.3%),. Par conséquent, l'impact anthropique via les

15.3. Impact de la composition élémentaire des eaux profondes sur l'exportation

nutriments de fond est a priori beaucoup plus faible que la variabilité interannuelle propre des exportations de carbone organique (variance respectivement de 16.8% et 17.9% pour POC et DOC sur la période 1976-1980). La structure des assemblages planctoniques montre également qualitativement et quantitativement une sensibilité très faible aux variations des concentrations en nutriments dans les eaux profondes, mis à part une légère bascule entre microphytoplancton et nano-/picophytoplancton (<0.1%) en faveur des plus petits organismes. Les concentrations totales en carbone du phyto- et zooplancton ainsi qu'en carbone organique restent peu modifiées (Sensibilité < 2%). Ce résultat montre finalement la faible influence des quantités de nutriments apportées en surface en particulier dans les zones où ils ne sont pas limitants comme la zone de convection profonde. Dans ces régions, la dynamique de croissance des communautés planctoniques est plutôt contrôlée par la variabilité des processus hydrodynamiques d'advection/turbulence qui déterminent la disponibilité en lumière et la dispersion des prédateurs planctoniques. La modification de la teneur en nutriments des eaux de fond semble donc n'avoir qu'une influence négligeable sur la pompe biologique de carbone au cœur de la zone de convection en Méditerranée nord-occidentale par rapport aux processus hydrodynamiques qui dirigent principalement l'exportation de carbone vers le fond.

Les résultats exposés dans cette partie sont le fruit d'une première approche par modélisation qu'il serait nécessaire de poursuivre et d'approfondir. La variabilité et l'intensité des flux verticaux de matière organique à la station DYFAMED en mer Ligure semblent correctement représentés par le modèle (voir Partie 11.2), en particulier à 1000m de profondeur, apportant une certaine robustesse aux conclusions apportées par cette étude. Au contraire, aucune validation de stocks de matière organique dissoute n'a pu être menée sur la colonne d'eau, et aucune estimation de flux vertical n'a pu en être déduite. Il s'agirait donc d'approfondir la validation du modèle en termes de stocks sur l'ensemble de la colonne d'eau, mais également en termes de flux verticaux de matière organique, particulière ET dissoute.

16. Evolution des flux de carbone liée au mélange vertical au sein de la zone de convection profonde (MEDOC)

Au sens du mélange vertical, la zone de convection profonde du bassin nord-occidental est donc une zone clé pour la séquestration de carbone organique en Méditerranée. Cette région est donc le terrain idéal pour étudier l'impact de la variabilité océanique en termes de mélange sur les flux de carbone au sein du réseau planctonique. Ces flux conditionnent en effet la nature du matériel exporté sur la verticale (particulaire vs. dissout) et les quantités de carbone également exportées par advection horizontale vers l'extérieur de la zone de convection profonde. Pour ce faire, nous considérons une boîte couvrant la zone MEDOC (4°E-6°E / 41°N-42°30'N, Fig. 3.1) sur une profondeur de 200 m. Sur un schéma de fonctionnement du modèle biogéochimique, nous présentons alors l'accroissement des flux de carbone au sein du modèle biogéochimique entre les deux périodes convective et peu convective (Fig. 16). Le grand nombre d'années représentées au sein de chaque période apporte une certaine robustesse à notre analyse.

16. Evolution des flux de carbone liée au mélange vertical au sein de la zone de convection profonde (MEDOC)

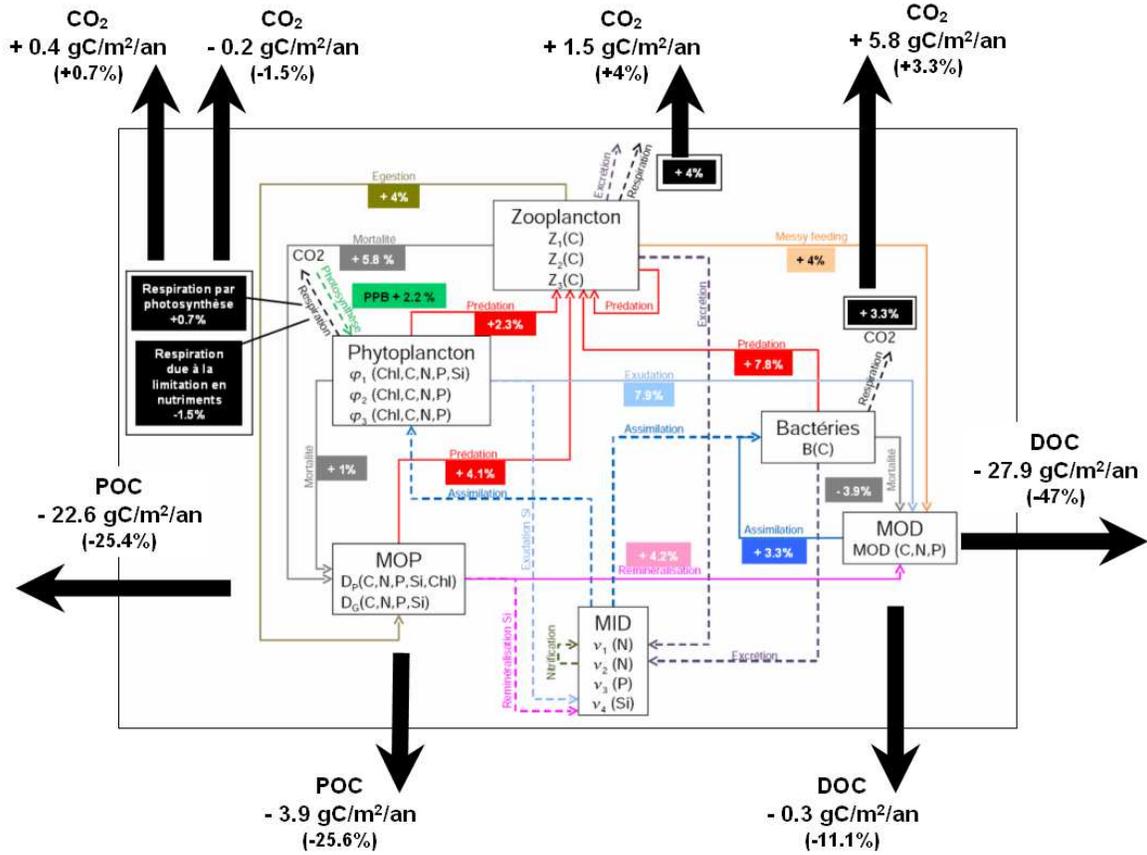


Figure 16. Différence du bilan de flux de carbone aux frontières de la boîte MEDOC (4°E-6°E / 41°N-42°30'N – Profondeur =200m) et au sein de l'écosystème planctonique (gC/m²/an) entre les périodes convective (1976-1990) et peu convective (1990-2003).

16. Evolution des flux de carbone liée au mélange vertical au sein de la zone de convection profonde (MEDOC)

De manière globale, on constate que la période peu convective est caractérisée par une activité biologique plus intense et des flux de carbone quasiment toujours plus élevés que pendant la période convective. Conformément à un faible mélange vertical, les exportations de carbone vers le fond sont réduites en période peu convective, de 25.6% pour le POC total et 11.1% pour le DOC (*resp.* -3.9 et -0.3 gC/m²/an). De la même manière, le bilan des flux horizontaux sortants indique une accumulation accrue de POC total et DOC en situation peu convective, de l'ordre de 25.4% pour le POC total et 47% pour le DOC (*resp.* -22.6 et -27.9 gC/m²/an). Du point de vue des flux de matière aux frontières, la zone MEDOC est donc marquée par une accumulation plus importante de carbone organique au sein du réseau trophique en période peu convective.

Les flux sources et puits de POC (détritux) augmentent sur la période peu convective, signe d'un transit plus important de carbone au sein du compartiment de matière organique particulaire. L'augmentation de la production de POC peut ainsi être attribuée à une sénescence plus importante des groupes phytoplanctoniques (+1% et 0.9 gC/m²/an) et zooplancton (+5.8% et 2.9 gC/m²/an) ainsi qu'à une production accrue de pelotes fécales (+4% et 2.8 gC/m²/an). La température intervient sur l'ensemble de ces processus. De même, elle intervient sur les flux puits que sont le broutage par le zooplancton (+4.1% et 4.6 gC/m²/an) et la reminéralisation en DOC (+4.2% et 4 gC/m²/an). Puisque le bilan entre puits et sources de POC est négatif (-2 gC/m²/an), il y a donc appauvrissement du compartiment de POC en période peu convective, et au contraire un transfert plus important de carbone vers le réseau trophique et le compartiment de DOC.

La majorité des flux source de DOC est également accrue en période peu convective. La température favorise d'abord la reminéralisation de POC (+4.2% et 4 gC/m²/an) et le transfert de la matière particulaire vers la fraction dissoute. De plus, l'exsudation phytoplanctonique (+7.9% et 5.5 gC/m²/an) et le messy-feeding zooplanctonique (+4% et 2.1 gC/m²/an) sont aussi plus importants. La mortalité bactérienne qui alimente le compartiment de DOC est cependant plus faible en période peu convective (-3.9% et -1.1 mgC/m²/jour). L'activité bactérienne est cependant favorisée sur la période peu convective (+3.3% et 2.5 gC/m²/an) et limiterait donc l'accumulation de DOC dans la colonne d'eau. Si l'on fait le bilan entre puits et sources

16. Evolution des flux de carbone liée au mélange vertical au sein de la zone de convection profonde (MEDOC)

de DOC, on constate finalement qu'il est largement en faveur des processus de production (+8 gC/m²/an). Bien que le DOC soit consommé par les bactéries hétérotrophes, leur prédation par les protistes amène *in fine* à une production de DOC par le processus de messy-feeding.

Nous avons vu que la production primaire brute (PPB) intégrée sur la couche 0-100 m n'est pas contrôlée par le mélange vertical mais plutôt par la température et qu'elle est plus élevée en période peu convective (cf. Partie 12.1, Fig. 12.3). De la même manière, la PPB intégrée sur 0-200 m au sein de la zone MEDOC est également plus intense de 2.2% (6.5 gC/m²/an) en période peu convective. La corrélation positive entre PPB et température au sein de la zone MEDOC reflète un fonctionnement biogéochimique caractéristique de celui des hautes latitudes, pour cette zone en particulier (Bopp et al., 2001 ; Sarmiento et al., 2004). Dans les régions océaniques stratifiées, une augmentation de la température induit une intensification de la stratification et une réduction de la productivité primaire (Sarmiento et al., 2004). Au contraire, les hautes latitudes sont marquées par des forçages atmosphériques intenses à l'origine d'importants apports de nutriments en surface. Une augmentation des températures favorise ainsi la restratification de la colonne d'eau et l'utilisation de ces nutriments ; un réchauffement du climat dans les modèles de circulation générale est ainsi généralement associé à une augmentation de la PPB aux hautes latitudes (Bopp et al., 2001 ; Sarmiento et al., 2004). La Méditerranée nord-occidentale, par les conditions météorologiques très particulières qui la caractérisent, se comporte de cette manière et pourrait donc être particulièrement impactée par un réchauffement de l'océan. En revanche, la production primaire nette (PPN = PPB - Mortalité - Exsudation - Respiration) est quasiment inchangée puisque l'écart entre les deux périodes n'est que de 0.08 gC/m²/an. En effet, les flux de mortalité phytoplanctonique, exsudation et respiration liée à la photosynthèse sont également accrus en situation peu convective (*resp.* +1%, +7.9% et +0.7%). En particulier l'exsudation phytoplanctonique subit une augmentation de l'ordre de +5.5 gC/m²/an, que pourrait expliquer une stratification plus intense induisant une moindre diffusion de nutriments vers la couche productive (Vichi et al., 2003). De la même manière, cela pourrait expliquer une moindre respiration liée à la consommation de nutriments en période peu convective (-1.5%). La production primaire dite « recyclée », basée sur la consommation d'ammonium, est supérieure en

16. Evolution des flux de carbone liée au mélange vertical au sein de la zone de convection profonde (MEDOC)

période peu convective (+4.6%, non montré), au détriment de la production primaire dite « nouvelle » basée sur la consommation du nitrate (-4.2%, non montré). La production primaire brute est donc alors davantage fondée sur l'utilisation des nutriments recyclés dans la zone stratifiée plutôt que sur l'utilisation de nutriment provenant des eaux profondes, ce qui traduit une reminéralisation accrue par les processus hétérotrophes en situation peu convective.

L'évolution croissante des flux de carbone transitant par la biomasse zooplanctonique suggère une activité générale plus intense en période peu convective (broutage, égestion, messy-feeding, respiration). Le mélange hivernal contrôle en effet directement la biomasse zooplanctonique par dilution des proies et prédateurs au sein de la colonne d'eau (cf .Partie 13). Le découplage entre croissance phytoplanctonique et broutage zooplanctonique opéré par la convection profonde hivernale (Behrenfeld, 2010) serait logiquement moins intense lorsque le mélange vertical est réduit, favorisant par-là même le processus de broutage zooplanctonique. La température stimule également le broutage, mais en stimulant la croissance phytoplanctonique, elle favorise aussi indirectement le développement zooplanctonique à travers une disponibilité accrue en proies. Par ces différents biais, le mélange hivernal contraindrait ainsi l'intensité des processus de reminéralisation. En particulier, c'est l'impact du mélange hivernal sur l'activité de prédation zooplanctonique qui permettrait une production « recyclée » plus importante en période peu convective. La consommation des bactéries par les protistes phagotrophes augmente en effet l'efficacité de la régénération des nutriments au sein de la boucle microbienne ce qui en retour permet une augmentation de la disponibilité des nutriments recyclés pour les osmotrophes (phytoplancton et bactéries ; Nagata et Kirchman, 1992). La croissance et la respiration bactériennes sont d'ailleurs en augmentation entre les deux périodes (+3.3%) malgré une pression de broutage plus intense (+7.8%), ce qui confirme une croissance de l'activité de la boucle microbienne. La biomasse bactérienne semble également favorisée (Fig. 12.6) par une mortalité plus faible (-3.9%) que ne compenserait pas complètement les processus de broutage. De même, elle est vraisemblablement stimulée par une disponibilité accrue en DOC, que suggèrent des flux sources plus importants en période peu convective (voir plus bas). La matière dissoute est majoritairement produite par les assemblages planctoniques, respectivement via l'exsudation et le messy-feeding. La boucle microbienne est par conséquent impactée

16. Evolution des flux de carbone liée au mélange vertical au sein de la zone de convection profonde (MEDOC)

par les processus liés à la dilution mécanique et au découplage proies/prédateurs lors de la convection profonde hivernale, et ce à retardement puisque son activité est maximale au cours de la période estivale.

A travers l'impact direct du mélange vertical sur les populations zooplanctoniques et la température océanique qui contrôle la production primaire, l'accumulation de carbone organique au sein des écosystèmes planctoniques est accrue en période peu convective, de même que sa séquestration dans la matière organique dissoute. Si l'on fait maintenant le bilan total des flux aux frontières de la boîte (horizontal et vertical) et des flux puits et sources de carbone au sein de l'écosystème planctonique (*resp.* respiration et production primaire), on se rend compte que la période peu convective est marquée par une accumulation plus importante de carbone au sein des réseaux planctoniques et de la matière organique, de l'ordre de $+47.2 \text{ gC/m}^2/\text{an}$ (somme de tous les flux entrants et sortants de la boîte MEDOC, flèches noires sur Fig. 16). La respiration totale de carbone par les organismes phyto- et zooplanctoniques au sein de la zone MEDOC est par ailleurs très peu sensible à l'intensité de la convection ($+1.7 \text{ gC/m}^2/\text{an}$), et seule la respiration par les bactéries montre une croissance importante de l'ordre de $+5.8 \text{ gC/m}^2/\text{an}$. L'augmentation totale de la respiration de carbone étant égale à $+7.5 \text{ gC/m}^2/\text{an}$ entre les deux périodes, la production primaire compense quasiment ses effets ($+6.5 \text{ gC/m}^2/\text{an}$) et le bilan entre respiration de carbone et production primaire reste donc positif ($+1 \text{ gC/m}^2/\text{an}$). En situation peu convective, le système étudié marque une faible tendance à l'hétérotrophie (source nette de carbone pour l'atmosphère) ce qui réduit le caractère puits de la zone MEDOC. Cependant, cette tendance ($+1 \text{ gC/m}^2/\text{an}$) est à modérer devant l'accumulation nette de carbone au sein des écosystèmes de l'ordre $47.2 \text{ gC/m}^2/\text{an}$.

Conclusions générales et perspectives



17. Conclusions générales

Dans ce travail de thèse, notre objectif était de traiter de la dynamique des écosystèmes planctoniques au sein du bassin de Méditerranée nord-occidentale par une approche de modélisation réaliste. Du golfe du Lion à la zone du large, les exportations de carbone vers le fond et leur lien avec les différents forçages atmosphériques et continentaux devaient en particulier être appréhendés. Un certain nombre d'approfondissements et de pistes ont ainsi été apportées à notre connaissance préexistante. L'effort de modélisation mérite cependant d'être poursuivi pour aller toujours plus loin dans la compréhension des processus mis en jeu...

17.1. Du panache du Rhône au golfe du Lion

Une modélisation réaliste à haute résolution des assemblages planctoniques du panache du Rhône au printemps a été mise en place, calibrée et validée en s'appuyant sur un jeu de mesures *in situ* au sein du panache de Rhône et de lentilles d'eau dessalée (LSW lenses). La calibration du modèle biogéochimique prend en considération les caractéristiques spécifiques des écosystèmes du panache fluvial du Rhône et en particulier le ratio DIN :DIP des apports d'eau douce. Les processus de consommation de phosphate et de photosynthèse ont ainsi été paramétrés afin de tenir compte d'un contrôle ainsi exercé par les nutriments sur les communautés phytoplanctoniques. La validation robuste des résultats du modèle assure une bonne représentation de la productivité biologique et des processus de recyclage le long du gradient de salinité, à la fois en temps et en espace, de l'embouchure du Rhône jusqu'à une structure de lentille d'eau dessalée au sein du golfe du Lion.

Le fonctionnement écologique d'une telle lentille d'eau dessalée proposé par Diaz et al. (2008) est d'abord corroboré par l'analyse du nouveau jeu d'observations *in situ* mis à notre disposition. L'inhabituelle fertilisation en phosphate observée au sein de ces structures hautement productives est ainsi confirmée comme étant contrôlée par l'activité de la boucle microbienne et les processus de reminéralisation.

D'après une étude de sensibilité aux apports du Rhône, le zooplancton semble contrôler de manière remarquable les concentrations en carbone organique particulaire

(POC) dans la colonne d'eau. Le transfert du carbone organique détritique vers les organismes vivants, qui favorise la rétention de la matière au sein du réseau trophique et court-circuite la reminéralisation bactérienne, pourrait par conséquent expliquer la faible quantité de POC d'origine marine détectée dans les sédiments du golfe du Lion (Kerhervé et al., 2001 ; Cathalot et al., 2010). L'enfouissement de carbone au sein du plateau continental serait donc hautement dépendant de l'importance des communautés zooplanctoniques.

De par leur capacité à fertiliser le golfe du Lion en phosphore, les lentilles d'eau dessalée pourraient ainsi avoir un impact négatif sur l'enfouissement de carbone sur le plateau. En favorisant le développement de phytoplancton de grande taille et d'organismes zooplanctoniques consommateurs de matière organique détritique, ces structures limiteraient les concentrations en POC à proximité du fond et par suite de leur dépôt. L'enfouissement du carbone d'origine autochtone serait ainsi différé vers l'exutoire du golfe du Lion. Plus en aval, les communautés zooplanctoniques pourraient alors s'effondrer et être enfouies par sédimentation dans les sédiments profonds, ou bien encore alimenter des communautés de petits poissons pélagiques comme les anchois ou les sardines (Palomera et al., 2007), et plus généralement le necton.

Pour répondre à ces questions, le domaine de modélisation devrait être étendu pour englober les zones du large et le plateau Catalan exutoire connu des eaux rhodaniennes. Il serait ainsi possible d'étendre notre étude de sensibilité pour appréhender plus spécifiquement le devenir de la matière organique produite sur le golfe du Lion. Il serait finalement majeur de coupler notre modèle à un modèle d'échelons trophiques supérieurs pour appréhender qualitativement et quantitativement le transfert de l'énergie initiée par les apports de nutriments du Rhône dans l'ensemble de la chaîne alimentaire et ainsi mieux caractériser un écosystème côtier sous influence d'apports continentaux.

17.2. Au large...

Une modélisation réaliste couvrant la période 1976-2005, soit 30 années de simulation, a été mise en place et validée avec succès sur des mesures *in situ* (DYFAMED – mer Ligure) et satellitaires (CZCS - 1979/1982 et SeaWiFS – 1998-2000)

de biomasse chlorophyllienne. Les résultats montrent une bonne représentation du cycle saisonnier en surface, avec un premier maximum de chlorophylle à l'automne puis un second plus intense au printemps. En profondeur, la saisonnalité du maximum profond de chlorophylle est aussi correctement reproduite bien que sa profondeur soit sous-estimée en été, la biomasse chlorophyllienne y étant alors surestimée. En surface, le déclenchement et la durée des efflorescences phytoplanctoniques, ainsi que la variabilité interannuelle des maxima de chlorophylle sont bien représentés. Ainsi, le modèle reproduit les différences observées entre les séries d'images CZCS et SeaWiFS, à savoir une efflorescence automnale plus intense sur la période CZCS et une efflorescence printanière plus précoce sur SeaWiFS. Spatialement, le modèle montre un biais très faible et des corrélations significatives par rapport à ces données d'imagerie satellitale.

Grâce à cette simulation longue durée, nous avons d'abord pu mettre en évidence un changement de régime au large à la fin des années 1980 lié à un affaiblissement du mélange. Ceci est en accord avec des observations *in situ* en zone côtière (Gomez et Gorsky, 2003 ; Conversi et al., 2010 ; Molinero et al., 2008) et satellitales au large (Bosc et al., 2004 ; Barale et al., 2008) que leurs auteurs attribuent à une telle modification des conditions hydrodynamiques. La modélisation indique que cette variabilité décennale est en fait liée à une probabilité élevée d'occurrence d'années convectives en période convective ; et inversement en période peu convective. Ceci suggérerait donc une absence d'effet intégrateur des écosystèmes planctoniques d'une année sur la suivante en surface.

Le développement accru du mésozooplancton au cours d'années extrêmes pourrait pourtant stimuler la croissance du necton au large (poissons pélagiques, calamars, crustacées...). Une rétroaction du necton sur les populations zooplanctoniques à travers une pression de broutage accrue sur le mésozooplancton (Palomera et al., 2007) agirait en retour à des échelles de temps plus longues et influencerait par suite la variabilité interannuelle des assemblages planctoniques. Cependant, notre modèle biogéochimique ne permet pas la prise en compte de telles rétroactions. L'évaluation d'un impact potentiel des années convectives extrêmes sur la variabilité interannuelle des assemblages planctoniques par le biais des populations de poissons pélagiques est donc impossible. Un couplage supplémentaire avec un modèle

d'échelons trophiques plus élevés permettrait de répondre à cette question et constitue une perspective intéressante à ce travail.

La convection profonde en hiver semble favoriser le microphytoplancton et ainsi contrôler une bascule entre nano- et microphytoplancton à l'échelle interannuelle sur l'ensemble de la région. La structure des assemblages phytoplanctoniques en hiver / début de printemps serait donc contrôlée par l'intensité du mélange vertical hivernal. Pourtant, nous ne trouvons pas de relation entre la biomasse phytoplanctonique totale et le mélange vertical à l'échelle interannuelle. En revanche, le mélange a un impact négatif sur les biomasses d'organismes hétérotrophes et le recyclage de la matière organique dans la couche de surface. L'évolution de la température au cours de notre simulation induit une augmentation de la production primaire qui devrait entraîner une augmentation de biomasse phytoplanctonique au cours de la période 1990-2005 qualifiée de peu convective. Cependant, les échelons trophiques supérieurs étant au contraire favorisés en situation peu convective limiteraient la croissance phytoplanctonique.

Les communautés planctoniques de Méditerranée nord-occidentale semblent au moins dans les zones convectives réinitialisées chaque hiver par l'environnement hydrodynamique, ce qui expliquerait l'indépendance des années de simulation entre elles. Nous notons d'ailleurs que l'effet mécanique de dilution du mélange vertical n'apparaît pas être le seul facteur qui influence la diminution des biomasses zooplanctoniques en hiver, le facteur « ressources en proies » (phytoplancton) intervenant également dans ce processus.

Le mélange vertical conditionne donc le fonctionnement biogéochimique et la structuration des assemblages planctoniques en Méditerranée nord-occidentale. Cependant, un mélange vertical aux caractéristiques extrêmes pourrait induire, par effet de seuil, une réponse inattendue des communautés planctoniques qui se structureraient alors différemment : impact direct d'une convection profonde hivernale extrêmement longue et/ou intense voire indirecte à travers l'influence des échelons trophiques supérieurs, ou effets à haute fréquence tels qu'un coup de vent ponctuel au cours de l'efflorescence printanière ou au cours de la restratification suivant l'arrêt du mélange sont autant de processus qui participent ainsi à décorrélérer microphytoplancton

et mélange vertical à l'échelle interannuelle. Une influence importante du mésozooplancton consommateur de microphytoplancton sur l'ensemble de la colonne d'eau est tout particulièrement mise en évidence.

Le modèle suggère ici des comportements qu'il serait nécessaire de vérifier in-situ. Il faudrait tout d'abord faire le point des observations disponibles qui permettraient éventuellement de détecter ces effets : chlorophylle satellitale, observations à Dyfamed lors d'épisodes convectifs (malheureusement peu fréquents comparé à la zone MEDOC). L'instrumentation du mouillage 42°N/ 5°E avec des capteurs de fluorescence répartis sur la verticale pourraient également être une aide précieuse pour comprendre l'impact du mélange sur la biomasse totale. Enfin très complémentaires, les techniques satellitales en cours de développement pour différencier les groupes planctoniques permettraient très probablement de vérifier certaines de nos hypothèses concernant la variabilité du microphytoplancton.

17.3. Exportation de carbone au large

L'exportation de carbone vers le fond, ici définie comme le flux vertical de carbone organique traversant l'iso-surface 200m de profondeur, est maximale au sein de la zone de convection profonde. D'après nos résultats, le carbone est ainsi exporté à 60% sous forme particulaire et 40% sous forme dissoute, un faible mélange vertical favorisant toutefois l'exportation de matière dissoute. Ces résultats sont soutenus par un bon accord quantitatif avec les mesures *in situ* effectuées en mer LIGURE à DYFAMED. Un changement de régime vers un affaiblissement de la « pompe biologique » à la fin des années 1980 est ainsi attribué à l'affaiblissement des forçages atmosphériques et du mélange associé, et non à une modification des contenus en nutriments dans les eaux profondes.

La sédimentation propre des particules n'a pas de variabilité interannuelle et est responsable d'au moins 50% de l'exportation de carbone organique particulaire sur l'ensemble de la simulation. La variabilité interannuelle est plutôt guidée par les processus d'advection et, dans une moindre mesure, de turbulence. L'exportation de matériel dissout est donc majoritairement contrôlée par l'advection. L'exportation par turbulence est restreinte à la période convective hivernale. En revanche, les exportations par advection s'effectuent tout au long de l'année avec des maxima en

hiver mais surtout au printemps, signe de l'exportation d'une matière organique récemment produite.

Bien que réalisée à une résolution relativement élevée de 2.5km, notre modélisation ne permet pas de prendre en compte l'impact de la sub-mésoéchelle. Les structures filamentaires qui se développent à la périphérie des tourbillons sont en effet visibles sur les images satellitales de chlorophylle. Il a été montré dans d'autres contextes que ce type de structures peuvent efficacement découpler les différents groupes phytoplanctoniques. Les fortes vitesses verticales étant elles-même associées à ces structures, des conséquences peuvent être attendues sur une exportation différentielle des différents groupes planctoniques. Le rayon de déformation étant d'environ 5km en hiver en Méditerranée nord-occidentale, le défi pour les représenter serait de travailler à une résolution de quelques centaines de mètres. L'accès de nos codes parallélisés à des calculateurs massivement parallèles permettraient de réaliser des études bien ciblées dans ce sens.

Sur la période peu convective, l'impact direct du faible mélange vertical sur les communautés zooplanctoniques et de la température océanique sur la production primaire brute induit une accumulation accrue de carbone au sein des écosystèmes planctoniques et de la matière organique. Le métabolisme net du carbone dans la zone d'étude est plus faible qu'en période convective, signe d'un rendement plus faible de la pompe biologique. Cependant, ce résultat reste à modérer devant l'accumulation de carbone au sein des communautés planctoniques.

D'un côté, les exportations de carbone en profondeur sont importantes du point de vue de la séquestration océanique du carbone. Puisque le mélange vertical favorise l'exportation de carbone, les périodes peu convectives ne sont au contraire pas propices à la séquestration de carbone organique. De l'autre, une séquestration plus importante de carbone au sein des écosystèmes, en particulier zooplanctoniques, a un impact positif sur les populations de petits poissons pélagiques et le necton en général en période peu convective. Malgré de faibles apports en nutriments depuis le fond, la température jouerait un rôle majeur sur l'activité biologique globale en période peu convective. Le carbone organique peu exporté vers le fond serait alors transféré aux échelons trophiques supérieurs, tout en étant peu reversé en carbone inorganique

dissout. Les périodes peu convectives seraient ainsi paradoxalement plus favorables à l'accumulation des ressources marines au large.

18. Vers une modélisation intégrée

De nombreuses observations sont réalisées en zone côtière telles le suivi SOMLIT à haute résolution temporelle adapté à la recherche de tendances à long terme des écosystèmes. Les conclusions que nous avons tirées de notre étude des variations interannuelles au large ne sont pas probablement pas toutes transposables en zone côtière. La dynamique des communautés planctoniques y est vraisemblablement différente par rapport à la zone du large, par exemple en raison du mélange vertical hivernal limité par la profondeur du site et des conséquences potentielles sur les organismes, et l'étude présente ne peut permettre de vérifier ou discuter les hypothèses émises par ces auteurs pour expliquer son lien aux forçages atmosphériques (Vandromme et al., 2010). Une augmentation de la résolution du modèle serait nécessaire pour appréhender la dynamique de ces communautés planctoniques côtières. Une technique de modèles emboîtés (« nesting » en anglais), utilisée dans la partie IV de ce manuscrit, pourrait permettre de simuler avec succès à la fois la dynamique des écosystèmes côtiers (en particulier du panache du Rhône et du Golfe du Lion) et hauturiers. Cette technique permettrait en effet de prendre en compte la spécificité des deux zones en terme d'espèces planctoniques et de forçages, en particulier l'influence des apports nutritifs du Rhône (voir Partie IV). Le couplage avec une certaine diversité d'organismes supérieurs serait également nécessaire pour mieux prendre en compte le contrôle du plancton à l'échelle interannuelle. La connaissance de la physiologie de ces organismes est évidemment un pré-requis pour le développement d'un tel modèle.

Bibliographie

Alb erola, C., Millot, C. et Font, J.: On the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern Current during the PRIMO-0 experiment in the western Mediterranean Sea, *Oceanol. Acta*, 18(2), 163-192, 1995.

Andersen, V. et Prieur, L.: One-month study in the open NW Mediterranean Sea (DYNAPROC experiment, May 1995): overview of the hydrobiogeochemical structures and effects of wind events, *Deep-Sea Res. PT 1*, 47(3), 397-422, 2000.

Antoine, D., Morel, A., Gordon, H. R., Banzon, V. F. et Evans, R. H.: Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends, *J. Geophys. Res.*, 110(C06009), 2005.

Auclair, F., Casitas, S. et Marsaleix, P.: Application of an Inverse Method to Coastal Modeling, *J. Atmos. Ocean Tech.*, 17(10), 1368-1391, 2000.

Auclair, F., Marsaleix, P. et De Mey, P.: Space-time structure and dynamics of the forecast error in a coastal circulation model of the Gulf of Lions, *Dyn. Atm. Oceans*, 36(4), 309-346, 2003.

Avril, B.: DOC dynamics in the northwestern Mediterranean Sea (DYFAMED site), *Deep-Sea Res. PT 2*, 49(11), 2163-2182, 2002.

Babin, M., Stramski, D., Ferrari, G. M., Claustre, H., Bricaud, A., Obolensky, G. et Hoepffner, N.: Variations in the light absorption coefficients of phytoplankton, nonalgal particles, and dissolved organic matter in coastal waters around Europe, *J. Geophys.*

Res., 108(C7), 3211, 2003.

Baklouti, M., Diaz, F., Pinazo, C., Faure, V. et Quéguiner, B.: Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for models of marine pelagic ecosystems and description of a new model, *Prog Oceanogr*, 71(1), 1-33, 2006.

Barale, V., Jaquet, J. M. et Ndiaye, M.: Algal blooming patterns and anomalies in the Mediterranean Sea as derived from the SeaWiFS data set (1998–2003), *Remote Sens. Environ.*, 112(8), 3300-3313, 2008.

Barnaba, F. et Gobbi, G. P.: Aerosol seasonal variability over the Mediterranean region and relative impact of maritime, continental and Saharan dust particles over the basin from MODIS data in the year 2001, *Atmos. Chem. Phys.*, 4(9-10), 2367-2391, 2004.

Beaugrand, G. et Reid, P. C.: Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate, *Glob. Change Biol.*, 9(6), 801-817, 2003.

Beaugrand, G.: Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas, *Deep-Sea Res. PT 2*, 56(8-10), 656-673, 2009.

Beaugrand, G., Luczak, C. et Edwards, M.: Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean, *Glob. Change Biol.*, 15(7), 1790-1803, 2009.

Behrenfeld, M. J.: Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms, *Ecology*, 91, 977-989, 2010.

Béthoux, J. P., Gentili, B. et Tailliez, D.: Warming and freshwater budget change in the Mediterranean since the 1940s, their possible relation to the greenhouse effect, *Geophys. Res. Lett.*, 25(7), 1023-1026, 1998.

Béthoux, J. P., Gentili, B., Morin, P., Nicolas, E., Pierre, C. et Ruiz-Pino, D. P.: The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic, *Prog. Oceanogr.*, 44(1-3), 131-146, 1999.

Béthoux, J. P., Morin, P. et Ruiz-Pino, D. P.: Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity, *Deep-Sea Res. PT 2*, 49(11), 2007-2016, 2002.

Billen, G. et Garnier, J.: River basin nutrient delivery to the coastal sea: Assessing its potential to sustain new production of non-siliceous algae, *Mar. Chem.*, 106(1-2), 148-160, 2007.

Bopp, L., Monfray, P., Aumont, O., Dufresne, J. L., Le Treut, H., Madec, G., Terray, L. et Orr, J. C.: Potential impact of climate change on marine export production, *Global Biogeochem. Cy.*, 15(1), 81-99, 2001.

Bosc, E., Bricaud, A. et Antoine, D.: Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations, *Global Biogeochem Cycles*, 18(GB1005), 2004.

Bryden, H. L., Candela, J. et Kinder, T. H.: Progress In Oceanography : Exchange through the Strait of Gibraltar, *Prog. Oceanogr.*, 33(3), 201-248, 1994.

Cai, W. J.: Estuarine and Coastal Ocean Carbon Paradox: CO₂ Sinks or Sites of Terrestrial Carbon Incineration?, *Annual Rev. Mar. Sci.*, 3, 123-145, 2011.

Canals, M., Puig, P., Durrieu de Madron, X., Heussner, S., Palanques, A. et Fabres, J.: Flushing submarine canyons, *Nature*, 444, 354-357, 2006.

Cassou, C.: Du changement climatique aux régimes de temps : l'Oscillation Nord Atlantique, *La Météorologie*, 45, 21-32, 2004.

Cathalot, C., Rabouille, C., Tisnerat-Laborde, N., Kerhervé, P., Bowles, K., Sun, M. Y., Tonczynski, J., Lansard, B., Treignier, C. et Pastor, L.: Continental shelf particles: a major contributor of pre-aged organic carbon in deltaic areas, *Nature*, 2010.

Christaki, U., Courties, C., Karayanni, H., Giannakourou, A., Maravelias, C., Kormas, K.

A. et Lebaron, P.: Dynamic Characteristics of Prochlorococcus and Synechococcus Consumption by Bacterivorous Nanoflagellates, *Microbial Ecol.*, 43(3), 341-352, 2002.

Christaki, U., Courties, C., Joux, F., Jeffrey, W. H., Neveux, J. et Naudin, J. J.: Community structure and trophic role of ciliates and heterotrophic nanoflagellates in Rhone River diluted mesoscale structures (NW Mediterranean Sea), *Aquat. Microb. Ecol.*, 57, 263-277, 2009.

Christian, J. R., Lewis, M. R. et Karl, D. M.: Vertical fluxes of carbon, nitrogen, and phosphorus in the North Pacific Subtropical Gyre near Hawaii, *J. Geophys. Res. - Oceans*, 102(C7), 15667-15677, 1997.

Christian, J. R.: Biogeochemical cycling in the oligotrophic ocean: Redfield and non-Redfield models, *Limnol. Oceanogr.*, 50(2), 646-657, 2005.

Conan, P. et Millot, C.: Variability of the northern current off Marseilles, western Mediterranean Sea : from february to june 1992, *Oceanol. Acta*, 18(2), 193-205, 1995.

Conversi, A., Piontkovski, S. et Hameed, S.: Seasonal and interannual dynamics of *Calanus finmarchicus* in the Gulf of Maine (Northeastern US shelf) with reference to the North Atlantic Oscillation, *Deep-Sea Res. PT 2*, 48(1-3), 519-530, 2001.

Conversi, A., Umani, S. F., Peluso, T., Molinero, J. C., Santojanni, A. et Edwards, M.: The Mediterranean Sea Regime Shift at the End of the 1980s, and Intriguing Parallelisms with Other European Basins, *PLOS ONE*, 5(5), 2010.

Copin-Montégut, G. et Avril, B.: Vertical distribution and temporal variation of dissolved organic carbon in the north-western Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res. PT 1*, 40(10), 1963-1972, 1993.

Coste, B.: Rôle des apports nutritifs minéraux rhodaniens sur la production organique des eaux du Golfe du Lion, *Téthys* 6, 727-740, 1974.

Dagg, M. J., Benner, R., Lohrenz, S. et Lawrence, D.: Transformation of dissolved and

particulate materials on continental shelves influenced by large rivers: plume processes, *Cont. Shelf. Res.*, 24(7-8), 833-858, 2004.

Diaz, F., Raimbault, P. et Conan, P.: Small-scale study of primary productivity during spring in a Mediterranean coastal area (Gulf of Lions), *Cont. Shelf. Res.*, 20(9), 975-996, 2000.

Diaz, F., Raimbault, P., Boudjellal, B., Garcia, N. et Moutin, T.: Early spring phosphorus limitation of primary productivity in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 211, 51-62, 2001.

Diaz, F., Naudin, J. J., Courties, C., Rimmelin, P. et Oriol, L.: Biogeochemical and ecological functioning of the low-salinity water lenses in the region of the Rhone River freshwater influence, NW Mediterranean Sea, *Cont. Shelf. Res.*, 28(12), 1511-1526, 2008.

Dickman, E. M., Newell, J. M., Gonzalez, M. J. et Vanni, M. J.: Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels, *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 105(47), 18408-18412, 2008.

D'Ortenzio, F. et Ribera d'Alcala, M.: On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis, *Biogeosciences*, 6, 139-148, 2009.

Drinkwater, K., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A. et Greene, C.: The response of marine ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation, In Hurrell J., Kushnir Y., Ottersen G., Visbeck M., eds. *The North Atlantic Oscillation: climatic significance and environmental impact*. Washington, DC: American Geophysical Union, 211-234, 2003.

Ducklow, H. W., Steinberg, D. K. et Buesseler, K. O.: Upper ocean carbon export and the biological pump, *Oceanography*, 14(4), 2001.

Dufau-Julliand, C., Marsaleix, P., Petrenko, A. et Dekeyser, I.: Three-dimensional modeling of the Gulf of Lion's hydrodynamics (northwest Mediterranean) during January

1999 (MOOGLI3 Experiment) and late winter 1999: Western Mediterranean Intermediate Water's (WIW's) formation and its cascading over the shelf break, *J. Geophys. Res. - Oceans*, 109, C11002, 2004.

Dugdale, R. et Goering, J.: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity, *Limnol. Oceanogr.*, 12(2), 196-206, 1967.

Dulac, F., Moulin, C., Lambert, C. E., Guillard, F., Poitou, J., Guelle, W., Quétel, C. R., Schneider, X. et Ezat, U.: Quantitative remote sensing of African dust transport to the Mediterranean, *Kluwer*, pp. 25-49, 1996.

Durrieu de Madron, X., Ferré, B., Le Corre, G., Grenz, C., Conan, P., Pujo-Pay, M., Buscail, R. et Bodiot, O.: Trawling-induced resuspension and dispersal of muddy sediments and dissolved elements in the Gulf of Lion (NW Mediterranean), *Cont. Shelf. Res.*, 25, 2387-2409, 2005.

Eppley, R. W. et Peterson, B. J.: Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean, *Nature*, 282(5740), 677-680, 1979.

Estournel, C., Kondrachoff, V., Marsaleix, P. et Vehil, R.: The plume of the Rhone: numerical simulation and remote sensing, *Cont. Shelf. Res.*, 17(8), 899-924, 1997.

Estournel, C., Broche, P., Marsaleix, P., Devenon, J. L., Auclair, F. et Vehil, R.: The Rhone River Plume in Unsteady Conditions: Numerical and Experimental Results, *Estuar. Coast Shelf S.*, 53(1), 25-38, 2001.

Estournel, C., Durrieu de Madron, X., Marsaleix, P., Auclair, F., Julliand, C. et Vehil, R.: Observation and modeling of the winter coastal oceanic circulation in the Gulf of Lion under wind conditions influenced by the continental orography (FETCH experiment), *J. Geophys. Res.*, 108(C3), 2003.

Falkowski, P. G. et Davis, C. S.: Natural proportions, *Nature*, 431, 131, 2004.

Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W. et McKelvie, S. M.: A nitrogen-based model of

plankton dynamics in the oceanic mixed layer, *J. Mar. Res.*, 48(3), 591-639, 1990.

Fennel, K., Spitz, Y. H., Letelier, R. M., Abbott, M. R. et Karl, D. M.: Deep-Sea Res. PT 2, 49, 149-174, 2002.

Fieux, M.: Formation d'eau dense sur le plateau continental du golfe du lion., La formation des eaux océaniques profondes, Colloques Internationaux du C.N.R.S., 1974.

Fromentin, J. M. et Planque, B.: Calanus and environment in the eastern North Atlantic .2. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C-finmarchicus* and *C-helgolandicus*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 134(1-3), 111-118, 1996.

Gao, S. et Wang, Y. P.: Changes in material fluxes from the Changjiang River and their implications on the adjoining continental shelf ecosystem, *Cont. Shelf. Res.*, 28(12), 1490-1500, 2008.

Garcia-Comas, C., Stemmann, L., Ibanez, F., Berline, L., Mazzocchi, M. G., Gasparini, S., Picheral, M. et Gorsky, G.: Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes?, *J. Mar. Syst.*, 87(3-4), 216-226, 2011.

Gascard, J. C.: Mediterranean deep water formation, baroclinic eddies and ocean eddies, *Oceanol. Acta*, 1(3), 315-330, 1978.

Gatti, J., Petrenko, A., Devenon, J. L., Leredde, Y. et Ulses, C.: The Rhone river dilution zone present in the northeastern shelf of the Gulf of Lion in December 2003, *Cont. Shelf. Res.*, 26(15), 1794-1805, 2006.

Gentleman, W., Leising, A., Frost, B., Strom, S. et Murray, J.: Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics, *Deep-Sea Res. PT 2*, 50(22-26), 2847-2875, 2003.

Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P. et SOMLIT, T.: Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 408, 129-

148, 2010.

Goffart, A., Hecq, J. H. et Legendre, L.: Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades: a response to changing climate?, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 236, 45-60, 2002.

Gomez, F. et Gorsky, G.: Annual microplankton cycles in Villefranche Bay, Ligurian Sea, NW Mediterranean, *J. Plankton Res.*, 25(4), 323-339, 2003.

Greene, C. H., Pershing, A. J., Conversi, A., Planque, B., Hannah, C., Sameoto, D., Head, E., Smith, P. C., Reid, P. C., Jossi, J., Mountain, D. et al.: Trans-Atlantic responses of *Calanus finmarchicus* populations to basin-scale forcing associated with the North Atlantic Oscillation, *Prog. Oceanogr.*, 58(2-4), 301-312, 2003.

Grégoire, M., Soetaert, K., Nezhin, N. et Kostianov, A.: Modeling the nitrogen cycling and plankton productivity in the Black Sea using a three-dimensional interdisciplinary model, *J. Geophys. Res.*, 109(C5), 2004.

Guarracino, M., Barnier, B., Marsaleix, P., Durrieu de Madron, X., Monaco, A., Escoubeyrou, K. et Marty, J. C.: Transfer of particulate matter from the northwestern Mediterranean continental margin: Variability and controlling factors, *J. Mar. Res.*, 64(2), 195-220, 2006.

Guerzoni, S., Chester, R., Dulac, F., Herut, B., Loÿe-Pilot, M. D., Measures, C., Migon, C., Molinaroli, E., Moulin, C., Rossini, P., Saydam, C. et al.: The role of atmospheric deposition in the biogeochemistry of the Mediterranean Sea, *Prog. Oceanogr.*, 44(1-3), 147-190, 1999.

Hallett, T. B., Coulson, T., Pilkington, J. G., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M. et Grenfell, B. T.: Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather, *Nature*, 430(6995), 71-75, 2004.

Herrmann, M., Somot, S., Sevault, F., Estournel, C. et Déqué, M.: Modeling the deep convection in the northwestern Mediterranean Sea using an eddy-permitting and an

eddy-resolving model: Case study of winter 1986–1987, *J. Geophys. Res. - Oceans*, 113(C4), 2008.

Herrmann, M.: Prix Prud'homme 2010 : "La formation d'eau dense en Méditerranée : interactions d'échelles, changement climatique et écosystèmes", *La Météorologie*, 70, 1-10, 2010.

Herrmann, M., Sevault, F., Beuvier, J. et Somot, S.: Contributions of atmospheric and oceanic conditions to the exceptional 2005 convection event in the Northwestern Mediterranean basin, *Journal of Geophysical Research*, 2010.

Houpert, L.: Etude du renouvellement des eaux profondes en Méditerranée nord-occidentale pendant la période 2007/2010, Rapport de Master 2 Océan Atmosphère Climat Observations Spatiales, Université Pierre et Marie Curie, 2010.

IPCC: Climate Change 2007 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Solomon, S. and D. Qin and M. Manning and Z. Chen and M. Marquis and K.B. Averyt and M. Tignor and H.L. Miller ed., Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY,USA,, 2007.

Ivanov, V. V., Shapiro, G. I., Huthnance, J. M., Aleynik, D. L. et Golovin, P. N.: Cascades of dense water around the world ocean, *Prog. Oceanogr.*, 60(1), 47-98, 2004.

Jones, H. et Marshall, J.: Restratification after deep convection, *J. Phys. Oceanogr.*, 27(10), 2276-2287, 1997.

Katsman, C. A., Spall, M. A. et Pickart, R. S.: Boundary current eddies and their role in the restratification of the Labrador Sea, *J. Phys. Oceanogr.*, 34(9), 1967-1983, 2004.

Kerhervé, P., Minagawa, M., Heussner, S. et Monaco, A.: Stable isotopes ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) in settling organic matter of the northwestern Mediterranean Sea: biogeochemical implications, *Oceanol. Acta*, 24(Supplement 1), 77-85, 2001.

Kiorboe, T.: Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs, *Adv. Mar. Biol.*, 29, 1-72, 1993.

Krahmann, G.: Saisonale und zwischenj hrliche Variabilit t im westlichen Mittelmeer, Ph.D. dissertation, Institut f r Meereskunde, Universit t Kiel, 168 pp., 1997.

Lacombe, H., Gascard, J. C., Gonella, J. et B thoux, J. P.: Response of the Mediterranean to the water and energy fluxes across its surface, on seasonal and interannual scales, *Oceanol. Acta*, 4(2), 247-255, 1981.

Lamy, A., Millot, C. et Molines, M.: Bottom pressure and sea level measurements in the Gulf of Lion, *J. Phys. Oceanogr.*, 11, 394-410, 1981.

Leaman, K. D.: The formation of western Mediterranean deep water, in *Seasonal and Interannual Variability of the Western Mediterranean Sea, Coastal and Estuarine Studies*, edited by P. L. Violette, Amer. Geophys. Union, 46, 1994.

Leblanc, K., Qu giner, B., Garcia, N., Rimmelin, P. et Raimbault, P.: Silicon cycle in the NW Mediterranean Sea: seasonal study of a coastal oligotrophic site, *Oceanol. Acta*, 26(4), 339-355, 2003.

Lefevre, D., Minas, H. J., Minas, M., Robinson, C., Williams, P. J. L. B. et Woodward, E. M. S.: Review of gross community production, primary production, net community production and dark community respiration in the Gulf of Lions, *Deep-Sea Res. PT 2*, 44(3-4), 801-819, 1997.

Legendre, L.: Hydrodynamic control of marine phytoplankton : the paradox of stability, *Ecophysiology : Proceedings of the 12th International Li ge Colloquium on Ocean Hydrodynamics*, Elsevier Oceanography Series, vol. 32, edited by J. Nihoul, 191-207, 1981.

Legendre, L. et Rassoulzadegan, F.: Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 145, 179-193, 1996.

Legg, S. et Marshall, J.: The influence of the ambient flow on the spreading of convected water masses, *J. Mar. Res.*, 56(1), 107-139, 1998.

Lévy, M., Mémerly, L. et Madec, G.: The onset of the Spring Bloom in the MEDOC area: mesoscale spatial variability, *Deep-Sea Res. PT 1*, 46(7), 1137-1160, 1999.

Lévy, M., Klein, P. et Tréguier, A. M.: Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime, *J. Mar. Res.*, 59(4), 535-565, 2001.

Lévy, M.: Mesoscale variability of phytoplankton and of new production: Impact of the large-scale nutrient distribution, *J. Geophys. Res. - Oceans*, 108(C11), 3358, 2003.

Licandro, P., Ibanez, F. et Etienne, M.: Long-Term Fluctuations (1974-1999) of the Salps *Thalia democratica* and *Salpa fusiformis* in the Northwestern Mediterranean Sea: Relationships with Hydroclimatic Variability, *Limnol. Oceanogr.*, 51(4), 1832-1848, 2006.

Licandro, P. et Icardi, P.: Basin scale distribution of zooplankton in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean) in late autumn, *Hydrobiologia*, 617, 17-40, 2009.

Livre blanc du MERMEX group: Marine Ecosystems response to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean, *Soumis à Progress in Oceanography*, 2010.

Lohrenz, S. E., Redalje, D. G., Cai, W. J., Acker, J. et Dagg, M.: A retrospective analysis of nutrients and phytoplankton productivity in the Mississippi River plume, *Cont. Shelf. Res.*, 28(12), 1466-1475, 2008.

Ludwig, W., Dumont, E., Meybeck, M. et Heussner, S.: River discharges of water and nutrients to the Mediterranean and Black Sea: Major drivers for ecosystem changes during past and future decades?, *Prog Oceanogr*, 80(3-4), 199-217, 2009.

Madec, G., Chartier, M. et Crepon, M.: The effect of thermohaline forcing variability

on deep water formation in the Western Mediterranean sea : a high resolution three dimensional numerical study, *Dyn. Atm. Oceans*, 15(3-5), 301-332, 1991.

Marsaleix, P., Estournel, C., Kondrachoff, V. et Vehil, R.: A numerical study of the formation of the Rhône River plume, *J. Marine Syst.*, 14(1-2), 99-115, 1998.

Marsaleix, P., Auclair, F., Floor, J., Herrmann, M., Estournel, C., Pairaud, I. et Ulses, C.: Energy conservation issues in sigma-coordinate free-surface ocean models, *Ocean Modelling*, 20(1), 61-89, 2008.

Marshall, J. et Schott, F.: Open ocean convection: Observations, theory, and models, *Rev. Geophys.*, 37(1), 1-64, 1999.

Martinez, E., Antoine, D., D'Ortenzio, F. et Gentili, B.: Climate-Driven Basin-Scale Decadal Oscillations of Oceanic Phytoplankton, *Science*, 326(5957), 1253-1256, 2009.

Marty, J. C., Nicolas, E., Miquel, J. C. et Fowler, S. W.: Particulate fluxes of organic compounds and their relationship to zooplankton fecal pellets in the northwestern Mediterranean Sea, *Mar. Chem.*, 46(4), 387-405, 1994.

Marty, J. C., Chiavérini, J., Pizay, M. D. et Avril, B.: Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991–1999), *Deep-Sea Res. PT 2*, 49(11), 1965-1985, 2002.

Marty, J. C. et Chiavérini, J.: Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995–2007 and biogeochemical consequences, *Biogeosciences*, 7, 2117-2128, 2010.

McGill, D.: A budget for dissolved nutrients salts in the Mediterranean Sea, *Cahiers Océanographiques*, 21, 543-554, 1969.

McGillicuddy, D. J., Robinson, A. R., Siegel, D. A., Jannasch, H. W., Johnson, R., Dickey, T. D., McNeil, J., Michaels, A. F. et Knap, A. H.: Influence of mesoscale eddies

on new production in the Sargasso Sea, *Nature*, 394, 263-266, 1998.

McGillicuddy, D. J., Johnson, R., Siegel, D. A., Michaels, A. F., Bates, N. R. et Knap, A. H.: Mesoscale variations of biogeochemical properties in the Sargasso Sea, *J. Geophys. Res. - Oceans*, 104(C6), 1999.

MEDOC-group: Observations of formation of deep-water in the Mediterranean Sea, *Nature*, 227, 1037-1040, 1970.

Mertens, C. et Schott, F.: Interannual variability of deep-water formation in the northwestern Mediterranean, *J. Phys. Oceanogr.*, 28(7), 1410-1424, 1998.

Millot, C.: Circulation in the Western Mediterranean Sea, *J. Marine Syst.*, 20(1-4), 423-442, 1999.

Millot, C., Candela, J., Fuda, J. L. et Tber, Y.: Large warming and salinification of the Mediterranean outflow due to changes in its composition, *Deep-Sea Res. PT 1*, 53(4), 656-666, 2006.

Miquel, J. C., Fowler, S. W., Larosa, J. et Buatmenard, P.: Dynamics of the downward flux of particles and carbon in the open northwestern Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res. PT 1*, 41(2), 243-261, 1994.

Molinero, J. C., Ibanez, F., Souissi, S., Chifflet, M. et Nival, P.: Phenological Changes in the Northwestern Mediterranean Copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* Linked to Climate Forcing, *Oecologia*, 145(4), 640-649, 2005.

Molinero, J. C., Ibanez, F., Souissi, S., Buecher, E., Dallot, S. et Nival, P.: Climate control on the long-term anomalous changes of zooplankton communities in the Northwestern Mediterranean, *Glob. Change Biol.*, 14(1), 11-26, 2008.

Moran, X. A. G., Taupier-Lepage, I., Vazquez-Dominguez, E., Ruiz, S., Arin, L., Raimbault, P. et Estrada, M.: Physical-biological coupling in the Algerian Basin (SW Mediterranean): Influence of mesoscale instabilities on the biomass and production of

phytoplankton and bacterioplankton, *Deep-Sea Res. PT 1*, 48(2), 405-437, 2001.

Morel, A., Bricaud, A., André, J. M. et Pelaez-Udlet, J.: Spatial/temporal evolution of the Rhône plume as seen by CZCS imagery-consequence upon the primary production in the Gulf of Lions., 1990.

Morel, A. et André, J. M.: Pigment Distribution and Primary Production in the Western Mediterranean as Derived and Modeled From Coastal Zone Color Scanner Observations, *J. Geophys. Res.*, 96(C7), 12685-12698, 1991.

Moutin, T., Raimbault, P., Golterman, H. et Coste, B.: The input of nutrients by the Rhône river into the Mediterranean Sea: recent observations and comparison with earlier data, *Hydrobiologia*, 373-374, 237-246, 1998.

Moutin, T., Thingstad, T. F., Van Wambeke, F., Marie, D., Slawyk, G., Raimbault, P. et Claustre, H.: Does competition for nanomolar phosphate supply explain the predominance of the cyanobacterium *Synechococcus*?, *Limnol. Oceanogr.*, 47(5), 1562-1567, 2002.

Nagata, T. et Kirchman, D. L.: Release of dissolved organic matter by heterotrophic protozoa: Implications for microbial foodwebs, *Arch. Hydrobiol.*, 35, 99-109, 1992.

Nature Editorial, Climate of fear, *Nature*, 464, 141, 2010.

Naudin, J. J., Cauwet, G., Chrétiennot-Dinet, M. J., Deniaux, B., Devenon, J. L. et Pauc, H.: River Discharge and Wind Influence Upon Particulate Transfer at the Land–Ocean Interaction: Case Study of the Rhone River Plume, *Estuar. Coast Shelf S.*, 45(3), 303-316, 1997.

Naudin, J. J., Cauwet, G., Fajon, C., Oriol, L., Terzic, S., Devenon, J. L. et Broche, P.: Effect of mixing on microbial communities in the Rhone River plume, *J. Marine Syst.*, 28(3-4), 203-227, 2001.

Niewiadomska, K., Claustre, H., Prieur, L. et D'Ortenzio, F.: Submesoscale physical-

biogeochemical coupling across the Ligurian current (northwestern Mediterranean) using a bio-optical glider, *Limnol. Oceanogr.*, 53(Part 2), 2210-2225, 2008.

Pahlow, M. et Riebesell, U.: Temporal Trends in Deep Ocean Redfield Ratios, *Science*, 287(5454), 831-833, 2000.

Palomera, I., Olivar, M. P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., Garcia, A. et Morales-Nin, B.: Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review, *Prog. Oceanogr.*, 74(2-3), 377-396, 2007.

Panigada, S., Notarbartolo di Sciara, G., Zanardelli-Panigada, M., Airoidi, S., Borsani, J. F. et Jahoda, M.: Fin whales summering in the Ligurian Sea: distribution, encounter rate, mean group size and relation to physiographic variables, *Journal of Cetacean Research and Management*, 7(2), 137-145, 2005.

Pearson, K.: Mathematical contributions to the theory of evolution. III. Regression, heredity and panmixia, *Philos. Trans. Royal Soc. London, Serie A*(187), 253-318, 1896.

Petrenko, A.: Variability of circulation features in the Gulf of Lion NW Mediterranean Sea. Importance of inertial currents, *Oceanol. Acta*, 26(4), 323-338, 2003.

Pinca, S. et Dallot, S.: Meso- and macrozooplankton composition patterns related to hydrodynamic structures in the Ligurian Sea (Trophos-2 experiment, April-June 1986), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 126, 49-65, 1995.

Polimene, L., Pinardi, N., Zavatarelli, M. et Colella, S.: The Adriatic Sea ecosystem seasonal cycle: Validation of a three-dimensional numerical model, *J. Geophys. Res.*, 112(C3), 2006.

Prieur, L. et Sournia, A.: "Almofront-1" (April-May 1991): an interdisciplinary study of the Almeria-Oran geostrophic front, SW Mediterranean Sea, *J. Marine Syst.*, 5(3-5), 187-203, 1994.

Puillat, I., Taupier-Lepage, I. et Millot, C.: Algerian Eddies lifetime can near 3 years, *J.*

Marine Syst., 31(4), 245-259, 2002.

Pujo-Pay, M., Conan, P., Joux, F., Oriol, L., Naudin, J. J. et Cauwet, G.: Impact of phytoplankton and bacterial production on nutrient and DOM uptake in the Rhône River plume (NW Mediterranean), *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 315, 43-54, 2006.

Qiu, Z. F., Doglioli, A. M., Hu, Z. Y., Marsaleix, P. et Carlotti, F.: The influence of hydrodynamic processes on zooplankton transport and distributions in the North Western Mediterranean: Estimates from a Lagrangian model, *Ecol. Model.*, 221(23), 2816-2827, 2010.

Quadrelli, R., Pavan, V. et Molteni, F.: Wintertime variability of Mediterranean precipitation and its links with large-scale circulation anomalies, *Clim. Dyn.*, 17(5-6), 457-466, 2001.

Ribera d'Alcala, M., Conversano, F., Corato, F., Licandro, P., Mangoni, O., Marino, D., Mazzocchi, M. G., Modigh, M., Montesor, M., Nardella, M., Saggiomo, V. et al.: Seasonal patterns in plankton communities in a pluriannual time series at a coastal Mediterranean site (Gulf of Naples), *Sci. Mar.*, 68(Suppl. 1), 65-83, 2004.

Rixen, M., Beckers, J. M., Levitus, S., Antonov, J., Boyer, T., Maillard, C., Fichaut, M., Balopoulos, E., Iona, S., Dooley, H., Garcia, M. J. et al.: The Western Mediterranean Deep Water: A proxy for climate change, *Geophys. Res. Lett.*, 32, L12608, 2005.

Rohling, E. J. et Bryden, H. L.: Man-Induced Salinity and Temperature Increases in Western Mediterranean Deep Water, *J. Geophys. Res. - Oceans*, 97(C7), 11191-11198, 1992.

Rubio, A., Taillandier, V. et Garreau, P.: Reconstruction of the Mediterranean northern current variability and associated cross-shelf transport in the Gulf of Lions from satellite-tracked drifters and model outputs, *J. Marine Syst.*, 78(Suppl. 1), S63-S78, 2009.

Sabates, A., Salat, J. et Maso, M.: Spatial heterogeneity of fish larvae across a meandering current in the northwestern Mediterranean, *Deep-Sea Res. PT 1*, 51(4),

545-557, 2004.

Santoleri, R., Banzon, V., Marullo, S., Napolitano, E., D'Ortenzio, F. et Evans, R.: Year-to-year variability of the phytoplankton bloom in the southern Adriatic Sea (1998–2000): Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor observations and modeling study, *J. Geophys. Res.*, 108(C9), 8122, 2003.

Sarmiento, J. L., Slater, R., Barber, R., Bopp, L., Doney, S. C., Hirst, A. C., Kleypas, J., Matear, R., Mikolajewicz, U., Monfray, P., Soldatov, V. et al.: Response of ocean ecosystems to climate warming, *Global Biogeochem. Cy.*, 18(GB3003), 2004.

Sarmiento, J. L. et Gruber, N.: *Ocean Biogeochemical Dynamics*, Princeton University Press., Princeton University Press., 2006.

Sarthou, G., Timmermans, K. R., Blain, S. et Tréguer, P.: Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review, *J. Sea Res.*, 53(1-2), 25-42, 2005.

Schrag, D. P. et Alley, R. B.: Ancient lessons for our future climate, *Science*, 306(5697), 821-822, 2004.

Seckmeyer, G., Pissulla, D., Glandorf, M., Henriques, D., Johnsen, B., Webb, A., Siani, A. M., Bais, A., Kjeldstad, B., Brogniez, C., Lenoble, J. et al.: Variability of UV Irradiance in Europe, *PP*, 84(1), 172-179, 2008.

Send, U., Font, J. et Mertens, C.: Recent observations indicates convection's role in deep circulation, *EOS T. Am. Geophys. Un.*, 77, 61-65, 1996.

Siegenthaler, U. et Sarmiento, J. L.: Atmospheric carbon dioxide and the ocean, *Nature*, 365, 119-125, 1993.

Simpson, J. H.: Physical processes in the ROFI regime, *J. Marine Syst.*, 12(1-4), 3-15, 1997.

Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M. G., Montresor, M., Ribera d'Alcala, M.,

Vaqué, D. et Zingone, A.: Plankton in the open Mediterranean Sea: a review, *Biogeosciences*, 7, 1543-1586, 2010.

Skirris, N. et Lascaratos, A.: Impacts of the Nile River damming on the thermohaline circulation and water mass characteristics of the Mediterranean Sea, *J. Mar. Syst.*, 52(1-4), 121-143, 2004.

Smith, S., Swaney, D. P., Talaue-McManus, L., Bartley, J. D., Sandhei, P. T., McLaughlin, C. J., Dupra, V. C., Crossland, C. J., Buddemeier, R. W., Maxwell, B. A. et Wulff, F.: Humans, Hydrology, and the Distribution of Inorganic Nutrient Loading to the Ocean, *Bioscience*, 53(3), 235-245, 2003.

Smith, S. V., Swaney, D. P., Buddemeier, R. W., Scarsbrook, M. R., Weatherhead, M. A., Humborg, C., Eriksson, H. et Hannerz, F.: River Nutrient Loads and Catchment Size, *Biogeochemistry*, 75(1), 83-107, 2005.

Smith, R. O., Bryden, H. L. et Stansfield, K.: Observations of new western Mediterranean deep water formation using Argo floats 2004-2006, *Ocean Sci.*, 4(2), 133-149, 2008.

Soetaert, K., Middelburg, J. J., Herman, P. M. J. et Buis, K.: On the coupling of benthic and pelagic biogeochemical models, *Earth-Sci. Rev.*, 51(1-4), 173-201, 2000.

Somot, S., Sevault, F. et Déqué, M.: Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea for the twenty-first century using a high-resolution ocean circulation model, *Clim. Dyn.*, 27(7-8), 851-879, 2006.

Sournia, A.: La production primaire planctonique en Méditerranée, Essai de mise à jour, *Bulletin Etude en commun de la Méditerranée*, N° Spécial 5, 1973.

Stemmann, L., Gorsky, G., Marty, J. C., Picheral, M. et Miquel, J. C.: Four-year study of large-particle vertical distribution (0–1000 m) in the NW Mediterranean in relation to hydrology, phytoplankton, and vertical flux, *Deep-Sea Res. PT 2*, 49(11), 1243-2162, 2002.

Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K. S., Yoccoz, N. G. et Adlandsvik, B.: Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond, *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 270(1529), 2087-2096, 2003.

Sverdrup, H. U.: On conditions for the vernal blooming of phytoplankton, *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 18, 287-295, 1953.

Tanaka, T. et Rassoulzadegan, F.: Full-depth profile (0–2000 m) of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in the NW Mediterranean Sea: Vertical partitioning of microbial trophic structures, *Deep-Sea Res. PT 2*, 49(11), 2093-2107, 2002.

Taupier-Letage, I. et Millot, C.: Surface circulation in the Algerian basin during 1984, *Oceanol. Acta*, 9, 79-85, 1988.

Taupier-Letage, I., Puillat, I., Millot, C. et Raimbault, P.: Biological response to mesoscale eddies in the Algerian Basin, *J. Geophys. Res.*, 108(C8), 3245, 2003.

Testor, P. et Gascard, J. C.: Large-Scale Spreading of Deep Waters in the Western Mediterranean Sea by Submesoscale Coherent Eddies, *J. Phys. Oceanogr.*, 33(1), 75-87, 2003.

Testor, P. et Gascard, J. C.: Post-convection spreading phase in the Northwestern Mediterranean Sea, *Deep-Sea Res. PT 1*, 53(5), 869-893, 2006.

Thingstad, T. F. et Rassoulzadegan, F.: Nutrient limitations, microbial food webs, and biological C-pumps - suggested interactions in a P-limited Mediterranean, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117(1-3), 299-306, 1995.

Thingstad, T. F., Zweifel, U. L. et Rassoulzadegan, F.: P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwest Mediterranean, *Limnol. Oceanogr.*, 43(1), 88-94, 1998.

Thingstad, T. F. et Rassoulzadegan, F.: Conceptual models for the biogeochemical role of the photic zone microbial food web, with particular reference to the Mediterranean Sea, *Prog. Oceanogr.*, 44(1-3), 271-286, 1999.

Thomsen, H.: Nitrate and phosphate contents of Mediterranean waters, *Danish Oceanographic Expedition*, 3, 1931.

Turley, C. M.: The changing Mediterranean Sea — a sensitive ecosystem?, *Prog. Oceanogr.*, 44(1-3), 387-400, 1999.

Tusseau-Vuillemin, M. H., Mortier, L. et Herbaut, C.: Modeling nitrate fluxes in an open coastal environment (Gulf of Lions): Transport versus biogeochemical processes, *J. Geophys. Res.*, 103(C4), 7693-7708, 1998.

Ulses, C.: Dynamique océanique et transport de la matière particulaire dans le Golfe du Lion : crue, tempête et période hivernale., Thèse, Université Toulouse 3, Toulouse., 2005.

Ulses, C., Estournel, C., Bonnin, J., Durrieu de Madron, X. et Marsaleix, P.: Impact of storms and dense water cascading on shelf-slope exchanges in the Gulf of Lion (NW Mediterranean), *J. Geophys. Res. - Oceans*, 113(C02010), 2008a.

Ulses, C., Estournel, C., Puig, P., Durrieu de Madron, X. et Marsaleix, P.: Dense shelf water cascading in the northwestern Mediterranean during the cold winter 2005: Quantification of the export through the Gulf of Lion and the Catalan margin, *Geophys. Res. Lett.*, 35(L07610), 2008b.

Ulses, C. et al.: 3D modelling of the NW Mediterranean biogeochemistry with a multi-nutrient and multi-plankton functional type model coupled to hydrodynamic model,, 2011.

Vandromme, P., Stemmann, L., Berline, L., Gasparini, S., Mousseau, L., Prejger, F., Passafiume, O., Gurarini, J. M. et Gorsky, G.: Zooplankton communities fluctuations

from 1995 to 2005 in the Bay of Villefranche-sur-Mer (Northern Ligurian Sea, France), *Biogeosciences Discuss.*, 7, 9175-9207, 2010.

Vicente-Serrano, S. M. et Lopez-Moreno, J. I.: Nonstationary influence of the North Atlantic Oscillation on European precipitation, *J. Geophys. Res. - Atmospheres*, 113(D20120), 2008.

Vichi, M., May, W. et Navarra, A.: Response of a complex ecosystem model of the northern Adriatic Sea to a regional climate change scenario, *Clim. Res.*, 24(2), 141-159, 2003.

Warren, J. D., Demer, D. A., McGehee, D. E., Di Ment, R. et Borsani, J. F.: Zooplankton in the Ligurian Sea: Part II. Exploration of their physical and biological forcing functions during summer 2000, *J. Plankton Res.*, 26(12), 1419-1427, 2004.

Zhou, M. J., Shen, K. L. et Yu, R. C.: Responses of a coastal phytoplankton community to increased nutrient input from the Changjiang (Yangtze) River, *Cont. Shelf. Res.*, 28(12), 1483-1489, 2008.

Zingone, A., Dubroca, L., Ludicone, D., Margiotta, F., Corato, F., Ribera d'Alcala, M., Saggiomo, V. et Sarno, D.: Coastal Phytoplankton Do Not Rest in Winter, *Estuar. Coast.*, 33(2), 342-361, 2010.

Liste des tables et figures

Tables

Tableau 1. Coefficients de corrélation entre d'une part les moyennes annuelles de paramètres biogéochimiques du modèle sur le domaine EHP (couche 0-100 m), d'autre part les indices de convection hivernale et de mélange vertical annuel (VED et MLD75).

Significativité des corrélations : 99% = significative / >90% et <99% = peu significative / <90% = nulle

Tableau 2. Coefficients de corrélation entre les différentes classes de taille phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Significativité à 95% = 0.30 // Significativité à 99% = 0.35.

Tableau 3. Différence des maxima de biomasse au printemps et minima de biomasse en hiver entre l'année 1999 (convective) et 1990 (peu convective), et moyenne des différences sur la période de l'année où la biomasse phytoplanctonique est supérieure en 1999 par rapport à 1990 – au printemps.

Tableau 4. Sensibilité (%) des paramètres biogéochimiques du modèle (0-100 m) et de l'exportation de carbone organique sur la zone MEDOC à un test de diminution des contenus en

nutriments profonds. $Sensibilité = \frac{Test - REFERENCE}{REFERENCE}$

Figures

Figure 1. Carte de classification biogéochimique du bassin Méditerranéen dérivée de l'analyse des données SeaWiFS de chlorophylle de surface par satellite (D'Ortenzio et Ribera d'Alcala, 2009).

Figure 2. Schéma de circulation des principales masses d'eau en Méditerranée occidentale. Extrait de Millot (1999).

Figure 3.1. Image satellite SeaWiFS de chlorophylle de surface en mer Méditerranée (A - Mai 2001) et zoom sur le domaine de simulation (B. Les zones de diagnostics EHP (pour domaine Entier Hors Plateau), MEDOC et LIGURE sont représentées resp. en blanc, rouge et vert.

Figure 3.2. Carte morpho-bathymétrique du golfe du Lion (Serge Berné, IFREMER, 2002).

Figure 3.3. Image satellite MODIS de chlorophylle de surface (mg/m^3) sur le golfe du Lion (19 Mai 2006 – fourni par C. Fontana, algorithme OC5).

Figure 3.4. Proposition d'évolution d'une lentille d'eau dessalée sur le golfe du Lion (RHOFI 2002) du point de vue de ses caractéristiques biogéochimiques et écologiques. D'après Diaz et al. (2008).

Figure 4.1. Circulation et structure verticale de salinité au cours de la période de convection profonde en Méditerranée nord-occidentale. Extrait de Marshall and Schott (1999). Les isolignes indiquent les profondeurs de la surface isopycnale $\rho = 28.8 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$ au début de l'hiver. Les flèches représentent le courant Nord et la circulation cyclonique. L'extension spatiale de la zone de convection profonde observée en février 1969 (tirets), 1987 (pointillés) et 1992 (cercles) est également indiquée.

Figure 4.2. Evolution des contenus en nitrate (haut, mmol/m^3) et chlorophylle (bas, mg/m^3) en mer Ligure (DYFAMED) de 1991 à 1999. Extrait de Marty et al. (2002).

Figure 6. Schéma conceptuel de fonctionnement du modèle biogéochimique (modifié d'après la thèse de M. Herrmann, 2007).

Figure 9. Relation Densité vs. Nutriments observée à la station DYFAMED (comm. pers. Louis Prieur). Nitrate à gauche et phosphate à droite.

Figure 10.1. Modifications à long terme (1880-2007) des anomalies de températures océaniques de surface observées sur l'océan global (A), l'hémisphère nord (B – indice NHT) et l'hémisphère sud (C), extrait de Beaugrand (2009).

Figure 10.2. Schéma des impacts associés aux deux phases de l'oscillation nord-atlantique (NAO). Figure extraite de Cassou (2004) d'après une compilation des pages descriptives internet du Lamont-Doherty Earth Observatory, Martin Visbeck.

Figure 10.3. Indice annuel NAO (North-Atlantic Oscillation) en hiver, moyenné sur les mois de Janvier/Février/Mars, de 1976 à 2005 (histogramme en bleu) et moyenne glissante sur 2 ans (ligne rouge). Source NOAA-Climate Prediction Center.

Figure 10.4. Volume d'eau dense (VED) annuel formé en Méditerranée nord-occidentale en avril après la période de mélange vertical hivernal (en m^3), simulé par le modèle hydrodynamique de 1976 à 2005. Les lignes horizontales correspondent aux moyennes sur les sous-périodes 1976-1989 et 1990-2004 (m^3).

Figure 10.5. Nombre de jours par an où la profondeur de la couche de mélange simulée moyennée sur le bassin de Méditerranée nord-occidentale, excède 75 m (indice MLD75, en jours) de 1976 à 2005. Les lignes horizontales correspondent aux moyennes sur les sous-périodes 1976-1989 et 1990-2004.

Figure 11.1. Comparaison des moyennes de chlorophylle de surface (mg/m^3) simulées et observées (Antoine et al., 2005) sur la zone MEDOC ($4^{\circ}E-6^{\circ}E / 41^{\circ}N-42^{\circ}30'N$). Périodes 1979-1983 (A) et 1998-2000 (B).

Figure 11.2. Comparaison des moyennes de chlorophylle de surface (mg/m^3) simulées et observées (Antoine et al., 2005) sur la zone LIGURE ($7^{\circ}E-9^{\circ}E / 42^{\circ}N-43^{\circ}30'N$). Périodes 1979-1983 (A) et 1998-2000 (B).

Figure 11.3. Climatologie mensuelle de la chlorophylle de surface (mg/m^3) calculée sur les périodes 1976-1989 (A) et 1990-2005 (B) à partir de sorties journalières du modèle.

Figure 11.4. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3) simulés au sein de la biomasse phytoplanktonique moyennés sur l'ensemble du domaine et sur la couche de surface (0-100m) pour les années CZCS (1979-1983 en trait pointillé rouge) et SeaWiFS (1998-2000 en trait plein vert).

Figure 11.5. Cartes de corrélation (A) et biais ($B - \text{mg}/\text{m}^3$) temporels entre les champs de chlorophylle de surface simulés et observés provenant de l'étude d'Antoine et al. (2005) pour les années 1979 à 1983.

Figure 11.6. Cartes de corrélation (A) et biais ($B - \text{mg}/\text{m}^3$) temporels entre les champs de chlorophylle de surface simulés et observés provenant de l'étude d'Antoine et al. (2005) pour la période 1998-2000.

Figure 11.7. Evolution temporelle du profil de nitrate (mmol/m^3) observée (a – échantillonnage mensuel) et simulée (b – lissage sur une fenêtre glissante de 20 jours) à DYFAMED de 1991 à 1999.

Figure 11.8. Evolution mensuelle de la profondeur du maximum de chlorophylle (m) observée (cyan) et simulée (rouge) à DYFAMED de 1991 à 2005.

Figure 11.9. Evolution mensuelle de la concentration en chlorophylle (mg/m^3) à la profondeur du maximum de chlorophylle observée (cyan) et simulée (rouge) à DYFAMED de 1991 à 2005.

Figure 11.10. Evolution de la concentration en chlorophylle (mg/m^3) de surface à DYFAMED, respectivement observée in situ (cyan), par satellite (noir, Antoine et al., 2005) et simulée (rouge) de 1991 à 2005.

Figure 11.11. Profils de biomasses hétérotrophes observées par Tanaka et Rassoulzadegan (2002 - a) et simulées par le modèle (b) de mai 1999 à février 2000 (échelles identiques). De gauche à droite : ciliés (microzooplancton), nanoflagellés hétérotrophes (HNF – nanozoooplancton) et bactéries.

Figure 12.1. Moyennes annuelles des contenus en nutriments (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Nitrate (A), phosphate (B), silicate (C) et ammonium (D). Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert. Les lignes horizontales pointillées correspondent aux moyennes sur les sous-périodes 1976-1989 et 1990-2004 (unité standard).

Figure 12.2. Moyennes annuelles des biomasses phytoplanctoniques en carbone (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Biomasse totale (A), picophytoplancton (B), nanophytoplancton (C) et microphytoplancton (D). Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

Figure 12.3. Bilan annuel de Production Primaire Brute (PPB, unité standard) cumulée sur la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

Figure 12.4. Moyennes annuelles de température (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

Figure 12.5. Moyennes annuelles des biomasses zooplanctoniques en carbone (unité standard) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Biomasse totale (A), nanozooplancton (B), microzooplancton (C) et mésozooplancton (D). Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

Figure 12.6. Moyennes annuelles des contenus en carbone (unité standard) au sein des matières organiques dissoute (DOC (A), également en azote et phosphore : DON (B) et DOP (C)) et particulaire (SPOC=Small POC (D) ; LPOC=Large POC (E)) ainsi que de la biomasse bactérienne (F) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Signification des couleurs et lignes horizontales décrite en figure 12.1.

Figure 12.7. Comparaison ente la simulation de référence (bleu) et un test de sensibilité au découpage temporel des tranches de simulations (rouge). Moyennes annuelles des contenus en nitrate (A - mmol/m^3) et en carbone au sein du phytoplancton (B - mmol/m^3) et du zooplancton (C - mmol/m^3), et bilan annuel de Production Primaire Brute (PPB – $\text{mgC/m}^2/\text{an}$) cumulée sur la couche de surface (0-100 m), de 1976 à 2005.

Figure 12.8. Moyenne de la chlorophylle de surface (mg/m^3) calculée sur les périodes 1976-1989 (A) et 1990-2005 (B).

Figure 12.9. Contribution de chaque classe de taille phytoplanctonique à la biomasse chlorophyllienne totale (A - %) et moyennes annuelles standardisées de la biomasse phytoplanctonique en carbone (B - unité standard), sur le domaine EHP dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Picophytoplancton (rouge), nanophytoplancton (bleu), microphytoplancton (vert) et biomasse totale (noir).

Figure 13.1. Profondeur de la couche de mélange (m) simulée par le modèle hydrodynamique et moyennée sur le bassin de Méditerranée nord-occidentale pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999).

Figure 13.2. Cycle annuel de la température ($^{\circ}\text{C}$) moyennée sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999).

Figure 13.3. Cycle annuel des contenus en nutriments (mmol/m^3) moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Nitrate (A), phosphate (B), silicate (C) et ammonium (D).

Figure 13.4. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations phytoplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Picophytoplancton (A), nanophytoplancton (B) et microphytoplancton (C) et biomasse totale (D).

Figure 13.5. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations zooplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Nanozooplancton (A), microzooplancton (B), mésozooplancton (C) et biomasse totale (D).

Figure 13.6. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein de la matière organique particulaire et dissoute et des populations bactériennes, moyennés sur la zone MEDOC et sur la couche de surface (0-100m) pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en

vert (1999). Carbone organique particulaire de petite taille (A), carbone organique dissout (B) et biomasse bactérienne (C).

Figure 13.7. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations phytoplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la colonne d'eau pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Picophytoplancton (A), nanophytoplancton (B) et microphytoplancton (C) et biomasse totale (D).

Figure 13.8. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3), au sein des populations zooplanctoniques totales et par classes de taille, moyennés sur la zone MEDOC et sur la colonne d'eau pour 2 années peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999). Nanozooplancton (A), microzooplancton (B), mésozooplancton (C) et biomasse totale (D).

Figure 13.9. Différence entre les séries temporelles de température ($^{\circ}\text{C}$) moyennée sur la couche de surface (0-100m) et respectivement sur les zones MEDOC et LIGURE (Différence = MEDOC – LIGURE). Découpage des années de novembre à novembre.

Figure 13.10. Différence en mmol/m^3 entre les séries temporelles de contenus en nitrate (A), phosphate (B), ammonium (C) et biomasse bactérienne (D) moyennés sur la couche de surface (0-100m) et respectivement sur les zones MEDOC et LIGURE (Différence = MEDOC – LIGURE). Découpage des années de novembre à novembre.

Figure 13.11. Différence en mmol/m^3 entre les séries temporelles de carbone organique dissout (A), de biomasses phytoplanctonique (B) et zooplanctonique (C) totales ainsi que de contenus en carbone organique particulaire de petite taille (D) moyennés sur la couche de surface (0-100m) et respectivement sur les zones MEDOC et LIGURE (Différence = MEDOC – LIGURE). Découpage des années de novembre à novembre.

Figure 13.12. Profondeurs moyenne (MLD MEAN) et maximale (MLD MAX) de la couche de mélange (m) et contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton au cours de l'hiver (Novembre à Mars), moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert). Années 1981 (A), 2005 (B), 2004 (C) et 1999 (D) comme référence.

Figure 13.13. Contenus en nitrate (A) et en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton (B) de décembre à mai 2005, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

Figure 13.14. Contenus en nitrate (mmol/m^3) et en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton et des différentes classes de taille de zooplancton, de mars à mai, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert). Années 1999 (A), 1981 (B) et 2005 (C).

Figure 13.15. Cycle annuel des contenus en carbone (mmol/m^3) au sein du nanozooplancton (A), microzooplancton (B), mésozooplancton (C) et de la biomasse zooplanctonique totale (D), moyennés sur la colonne d'eau et la zone MEDOC. Les années 1990 et 1999 sont représentées en rouge (1990 en trait pointillé, 1999 en trait plein). Les années « particulières » sont représentées en vert (1981) et cyan (2005). Les autres années de la simulation étudiée sont représentées par des traits pointés.

Figure 13.16. Profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m) ainsi que contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton (A) et des classes de taille de zooplancton (B) au cours de l'efflorescence printanière de l'année 2003, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

Figure 13.17. Profondeurs moyenne (MEAN MLD) et maximale (MAX MLD) de la couche de mélange (m) et contenus en nitrate (mmol/m^3) sur 0-100m (A). Contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein des classes de taille de phytoplancton (B) et de zooplancton (C) au cours de l'hiver et l'efflorescence printanière de l'année 1981, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

Figure 13.18. Profondeurs moyenne (MLD MEAN) et maximale (MLD MAX) de la couche de mélange (m) et contenus en carbone sur 0-100m (mmol/m^3) au sein du microphytoplancton (A) et des classes de taille de zooplancton (B) tout au long de l'année 1980, moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert).

Figure 14.1. Carte des flux d'exportation annuelle sous 200 m ($\text{gC/m}^2/\text{an}$) de carbone organique particulaire (A) et dissout (B), en moyenne sur l'ensemble de la simulation (1976-2005). Valeur négative pour un flux de carbone dirigé vers la surface. Isobathes 200, 2000 et 2500 m représentées en noir.

Figure 14.2. Carte des flux d'exportation annuelle sous 200 m ($\text{gC/m}^2/\text{an}$) de carbone organique particulaire et dissout (resp. POC et DOC) par advection (resp. A et D), turbulence (resp. B et

E) et sédimentation (C), en moyenne sur l'ensemble de la simulation (1976-2005). Valeur négative pour un flux de carbone dirigé vers la surface. Isobathes 200, 2000 et 2500 m représentées en noir.

Figure 14.3. Flux d'exportation annuelle sous 200 m ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{an}$) de carbone organique particulaire (A) et dissout (B) moyenné sur l'ensemble du domaine EHP. Exportation totale (noir) et par sédimentation (vert), advection (bleu) et turbulence (rouge).

Figure 14.4. Valeurs de corrélations entre les séries temporelles journalières de couche de mélange (moyennée sur le domaine EHP) et de flux d'exportation de POC détritique (A), POC et DOC totaux (B), DOC (C), Phytoplancton-C (D) et Zooplancton-C (E), en fonction d'un décalage journalier entre les séries de couche de mélange et d'exportation (« lag » de 0 à 60 jours).

Figure 14.5. Séries temporelles journalières des flux d'exportation sous 200 m ($\text{mgC}/\text{m}^2/\text{jour}$) de carbone organique particulaire et dissout (resp. POC et DOC) par turbulence (resp. A et D), advection (resp. B et E) et sédimentation (C) en moyenne sur le domaine EHP pour 2 années contrastées : peu convective en noir (1990) et convective en vert (1999).

Figure 15. Séries journalières des contributions (en %) respectives des exportations de POC (trait plein) et DOC (trait pointillé) totales (noir), par sédimentation (vert), advection (bleu) et turbulence (rouge) à l'exportation totale de carbone organique sur le domaine EHP.

Figure 16. Différence du bilan de flux de carbone aux frontières de la boîte MEDOC ($4^{\circ}\text{E}-6^{\circ}\text{E} / 41^{\circ}\text{N}-42^{\circ}30'\text{N}$ – Profondeur =200m) et au sein de l'écosystème planctonique ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{an}$) entre les périodes convective (1976-1990) et peu convective (1990-2003).



Annexes



Annexe A

Annexe A.1 Biogeochemical parameters

Symbol	Description	Unit	Value			Reference
			Phy1	Phy2	Phy3	
Phytoplankton						
$\Phi_{\max, \text{Phy}_i}$	Maximum quantum yield	mmolC J ⁻¹	1.3d-4	1.5d-4	2.6d-4	1,2,c
$a_{\text{Chl}, \text{Phy}_i}$	Chl-specific absorption coeff.	m ² mgChl ⁻¹	0.032	0.016	0.013	2,c
τ_{Phy_i}	Renewal time of photosystems	of d	2.3d-8	3.5d-8	4.7d-8	3,c
σ_{Phy_i}	Cross-section of photosystems	of m ² J ⁻¹	18	12	9	4,5,c
k_d	Dimensionless photoinhibition rate	-	2.6d-8	2.6d-8	2.6d-8	6
k_r	Rate of repair of PSII photoinhibition damaged	of d	2.3d-9	2.3d-9	2.3d-9	6
$(N/C)_{\text{Phy}_i}^{\min}$	Minimal internal quota	N/C molN molC ⁻¹	0.05	0.05	0.05	7,8,9
$(N/C)_{\text{Phy}_i}^{\max}$	Maximal internal quota	N/C molN molC ⁻¹	0.2 0.35	0.2 0.35	0.2 0.35	7,8,9
$(P/C)_{\text{Phy}_i}^{\min}$	Minimal internal quota	P/C molP molC ⁻¹	0.004	0.002	0.002	8,9,10,11
$(P/C)_{\text{Phy}_i}^{\max}$	Maximal internal quota	P/C molP molC ⁻¹	0.019 0.005	0.019 0.005	0.019 0.010	8,9,10,11

$(\text{Si}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\text{min}}$	Minimal internal Si/C quota	molSi molC ⁻¹	-	-	0.05	9,11
$(\text{Si}/\text{C})_{\text{Phy}_i}^{\text{max}}$	Maximal internal Si/C quota	molSi molC ⁻¹	-	-	0.5	9,11
$(\text{Chl}/\text{N})_{\text{Phy}_i}^{\text{max}}$	Maximal internal Chl/N quota	molChl molN ⁻¹	2.3	2.3	2.3	12,13,c
Q_{Phy}^{10}	Temperature coefficient	-	2.0	2.0	2.0	14
$T_{\text{Phy}}^{\text{REF}}$	Reference temperature	°C	20	20	20	c
$\beta_{\text{N,Phy}_i}$	Nitrogen parameter for growth rate limitation	molN molC ⁻¹	-	0.0072	0.002	c
$\beta_{\text{P,Phy}_i}$	Phosphorus parameter for growth rate limitation	molP molC ⁻¹	-	0.0002	0.0005	c
$\beta_{\text{Si,Phy}_i}$	Silica parameter for growth rate limitation	molSi molC ⁻¹	-	-	0.004	c
k_{Si}	Nitrogen parameter for growth rate limitation by silica	molN molC ⁻¹	-	-	0.1	c
$k_{\text{resp,Phy}_i}$	Respiration cost for growth	-	0.3	0.25	0.2	13,15,c
$k_{\text{NO}_3,\text{Phy}_i}$	Half saturation constant for NO ₃	mmolN m ⁻³	0.5	0.7	1.0	11,16,17,c
$k_{\text{NH}_4,\text{Phy}_i}$	Half saturation constant for NH ₄	mmolN m ⁻³	0.1	0.3	0.7	16,17,c
k_{inhib}	Inhibition coefficient by NH ₄	mmolN m ⁻³	0.578	0.578	-	16
Inhib	Inhibition parameter by NH ₄	-	0.82	0.82	-	16
$k_{\text{PO}_4,\text{Phy}_i}$	Half saturation constant for PO ₄	mmolP m ⁻³	0.005	0.015	0.05	11,17,18,c
$k_{\text{SiO}_4,\text{Phy}_i}$	Half saturation constant for SiO ₄	mmolSi m ⁻³	-	-	1.2	11,c
$r_{\text{NO}_3,\text{Phy}_i}$	Respiration cost for NO ₃ uptake	molC molN ⁻¹	0.397	0.397	0.397	15

$r_{\text{NH}_4, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for NH_4 uptake	molC molN^{-1}	0.198	0.198	0.198	15
$r_{\text{PO}_4, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for PO_4 uptake	molC molP^{-1}	0.155	0.155	0.155	15
$r_{\text{SiO}_4, \text{Phy}_i}$	Respiration cost for SiO_4 uptake	molC molSi^{-1}			0.140	15
$\tau_{\text{mort}, \text{Phy}_i}$	Phytoplankton senescence rate	d^{-1}	0.16	0.13	0.10	19,c
w_{s, Phy_i}	Sinking rate of Phytoplankton i	m d^{-1}			0.7	20,c
Zooplankton			Zoo1	Zoo2	Zoo3	
g_{Zoo_i}	Maximum grazing rate	d^{-1}	3.89	2.59	1.30	21,22,c
				3.63	0.43	
k_{g, Zoo_i}	Half saturation constant	mmolC m^{-3}	5	8.5	20	23,c
k_{c, Zoo_i}	Net growth efficiency	-	0.8	0.8	0.8	24
Ψ_{Zoo}	Messy feeding fraction	-	0.23	0.23	0.23	24
β_{Zoo_i}	Assimilation efficiency	-	0.6	0.6	0.6	24
$(\text{N/C})_{\text{Zoo}_i}$	Internal N/C quota	molN molC^{-1}	0.18	0.18	0.18	25,26,27
$(\text{P/C})_{\text{Zoo}_i}$	Internal P/C quota	molP molC^{-1}	0.013	0.013	0.013	25,26,27, c
$\tau_{\text{mort}, \text{Zoo}_i}$	Natural mortality rate	d^{-1}	0.112	0.086	-	c
τ_{pred}	Predation mortality rate	$\text{m}^3 (\text{mmolC d})^{-1}$	-	-	0.061	c
$f_{\text{Det}_S}^{\text{EgesSi}}$	Ratio small/large particulate organic silica in residues of egestion	-	-	0.8	0.8	c
$f_{\text{Det}_S}^{\text{MortZoo}_i}$	Ratio small/large detritus in zooplankton loss term	-	1	1	0.95	c

Q_{Zoo}^{10}	Temperature coefficient	-	2.0	2.0	2.0	14
T_{Zoo}^{REF}	Reference temperature	°C	20	20	20	c
Bacteria						
μ_{Bac}	Maximum DOC uptake	d^{-1}		4.32		20,c
k_{DOC}	Half-saturation for DOC uptake	$mmolC\ m^{-3}$		25		23
$k_{NH_4,Bac}$	Half-saturation for NH_4 uptake	$mmolN\ m^{-3}$		0.2		23,c
$k_{PO_4,Bac}$	Half-saturation for PO_4 uptake	$mmolP\ m^{-3}$		0.007		29,c
$(N/C)_{Bac}$	Bacteria internal N/C quota	$molN\ molC^{-1}$		0.232		26
$(P/C)_{Bac}$	Bacteria internal P/C quota	$molP\ molC^{-1}$		0.022		30
ϵ_{Bac}	Bacteria gross growth efficiency	-		0.3		23,c
$\tau_{mort,Bac}$	Bacteria mortality rate	d^{-1}		0.060		20
Q_{Bac}^{10}	Temperature coefficient	-		2.95		26
T_{Bac}^{REF}	Reference temperature	°C		20		c
Non-living matter						
$\tau_{rem,CDet}$	Detritus remineralisation rate, C	d^{-1}		0.04		23,c
$\tau_{rem,NDet}$	Detritus remineralisation rate, N	d^{-1}		0.05		23,c
$\tau_{rem,PDet}$	Detritus remineralisation rate, P	d^{-1}		0.06		29,c
$\tau_{rem,ChlDet}$	Detritus remineralisation rate, Chl	d^{-1}		0.1		C
$\tau_{rem,SiDet}$	Detritus remineralisation rate, Si	d^{-1}		0.005		19

	Si			
$w_{s,DetS}$	Small detritus sinking rate	$m d^{-1}$	0.7	20
$w_{s,DetL}$	Large detritus sinking rate	$m d^{-1}$	90	20,c
τ_{nitrif}	Nitrification rate	d^{-1}	0.05	20,c
Q_{nitrif}^{10}	Temperature coefficient for nitrification	-	2.37	26
T_{nitrif}^{REF}	Reference temperature for nitrification	$^{\circ}C$	10	c
Q_{rem}^{10}	Temperature coefficient for remineralization	-	2.95	26
T_{rem}^{REF}	Reference temperature for remineralization	$^{\circ}C$	20	c

Annexe A.2

ϕ_{Prey,Zoo_i}	Bacteria	Phy ₁	Phy ₂	Phy ₃	Zoo ₁	Zoo ₂	sPOM
Zoo ₁	0.35	0.65	0	0	0	0	0
Zoo ₂	0.08	0.06	0.30	0.05	0.35	0.12	0.04
Zoo ₃	0	0	0	0.5	0	0.45	0.05

Annexe B

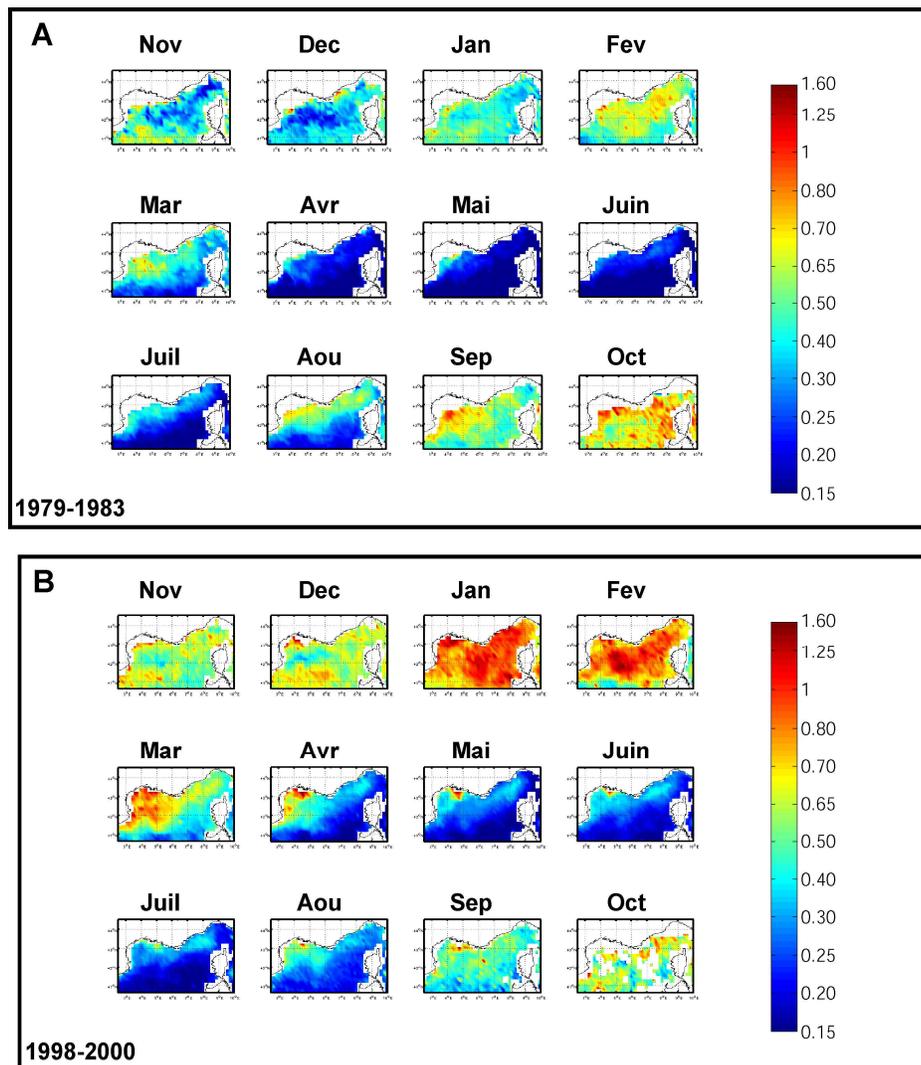


Figure B.1. Climatologie mensuelle de la chlorophylle de surface (mg/m³) observée par les capteurs satellite CZCS (A - 1979-1983) et SeaWiFS (B - 1998-2000).

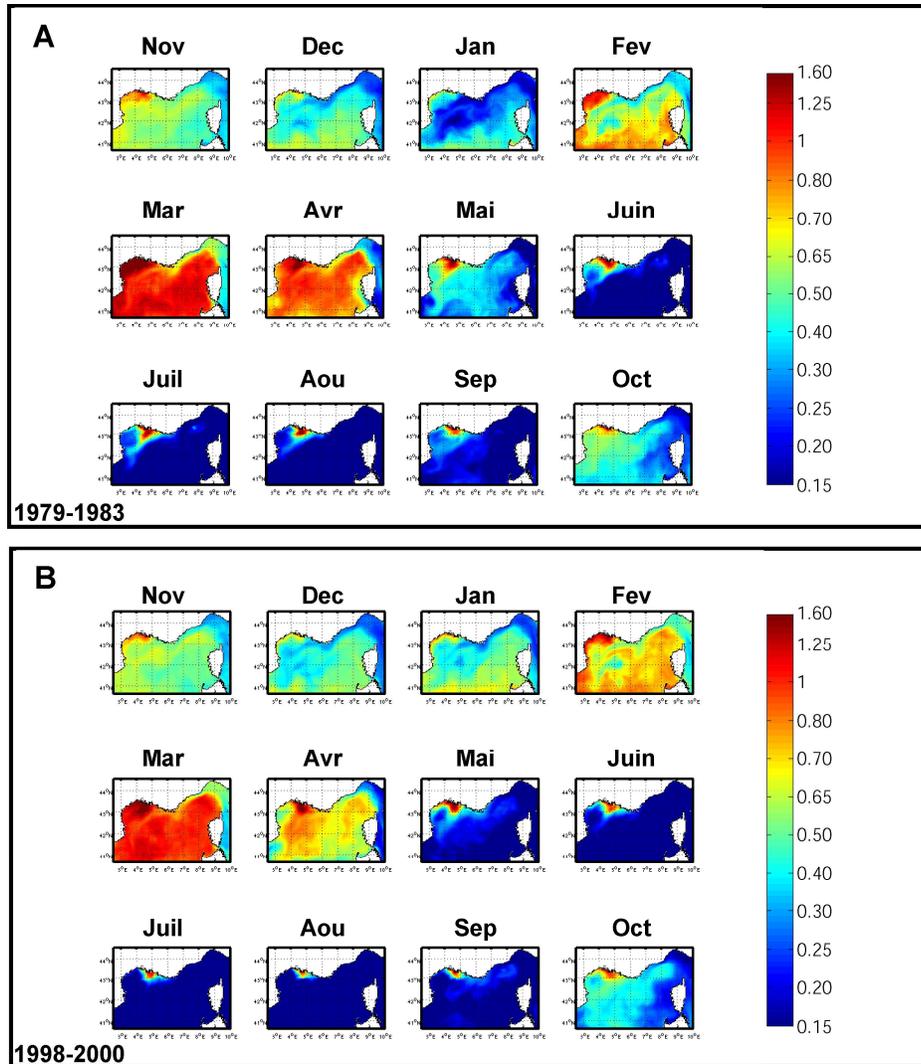


Figure B.2. Climatologie mensuelle de la chlorophylle de surface (mg/m^3) calculée sur les périodes 1979-1983 (A) et 1998-2000 (B) à partir de sorties journalières du modèle.

Annexe C

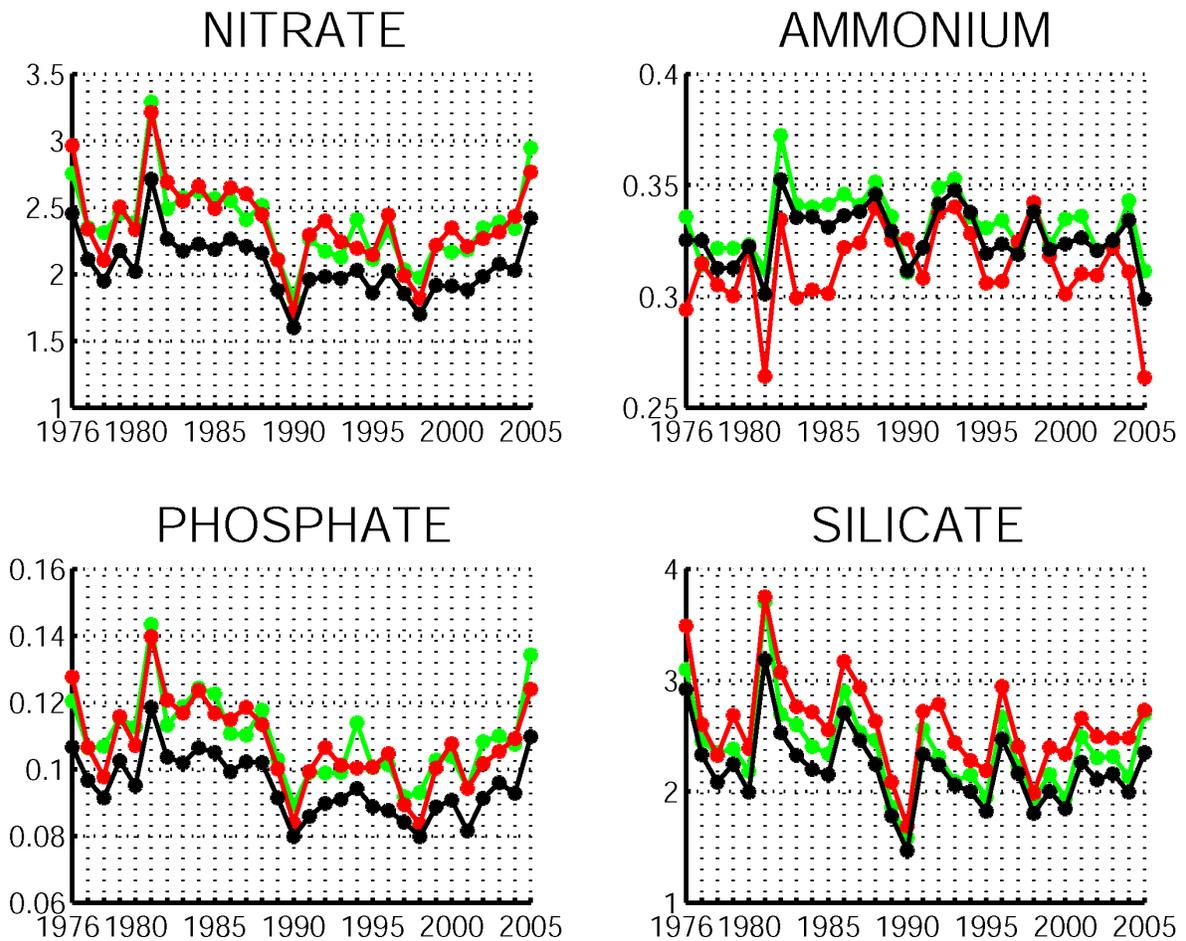


Figure C.1. Moyennes annuelles des contenus en nutriments (μM) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert.

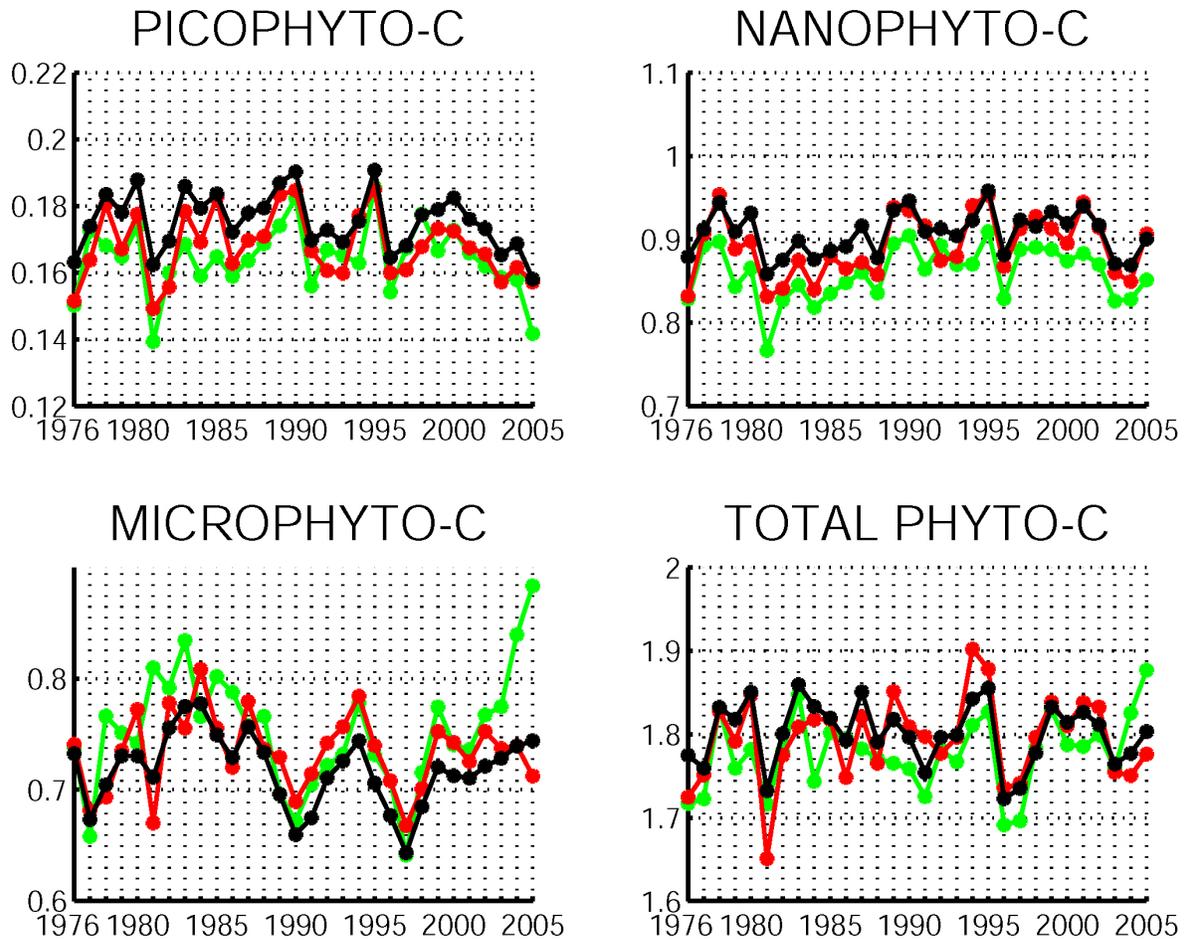


Figure C.2. Moyennes annuelles des contenus en carbone (mmol/m^3) au sein des populations phytoplanctoniques totales et par classes de taille dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert.

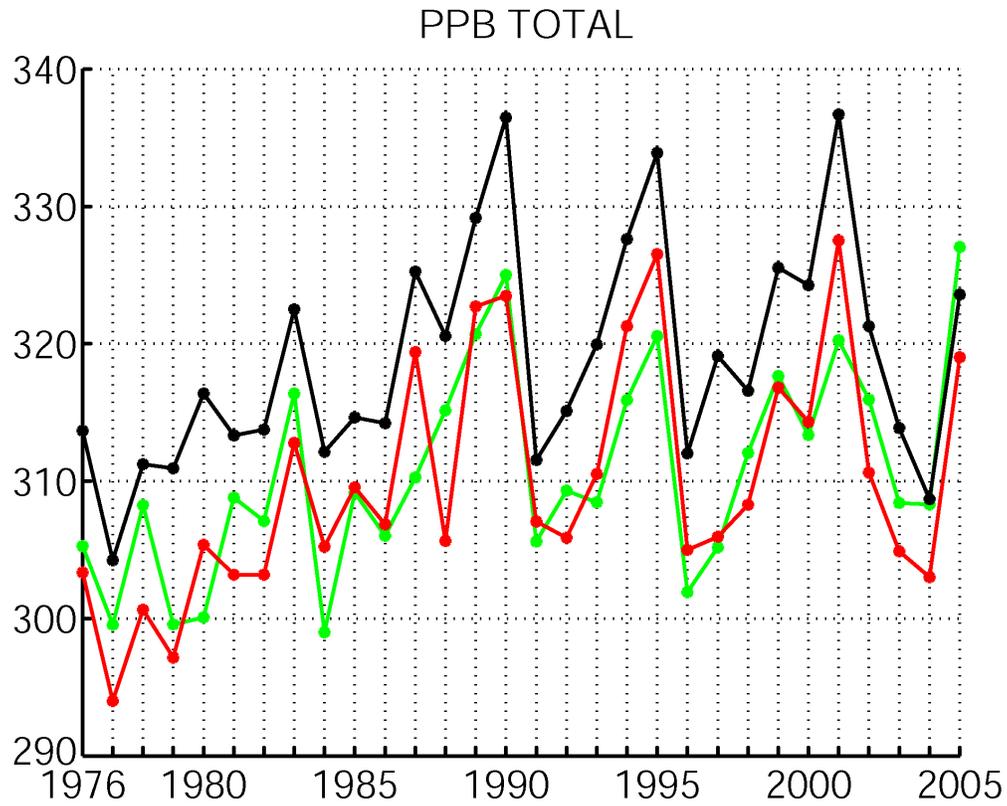


Figure C.3. Production primaire brute annuelle (PPB en gC/m²/an) cumulée sur la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert.

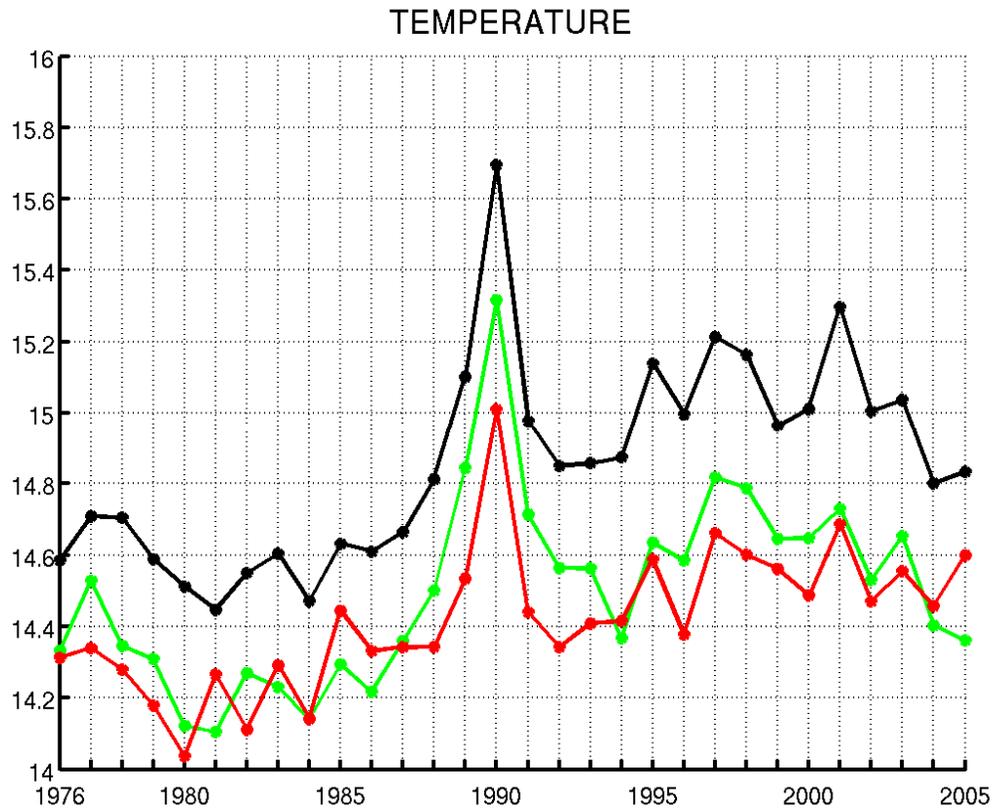


Figure C.4. Moyennes annuelles de température (°C) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Les lignes horizontales pointillées correspondent aux moyennes sur les sous-périodes 1976-1989 et 1990-2005. Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert.

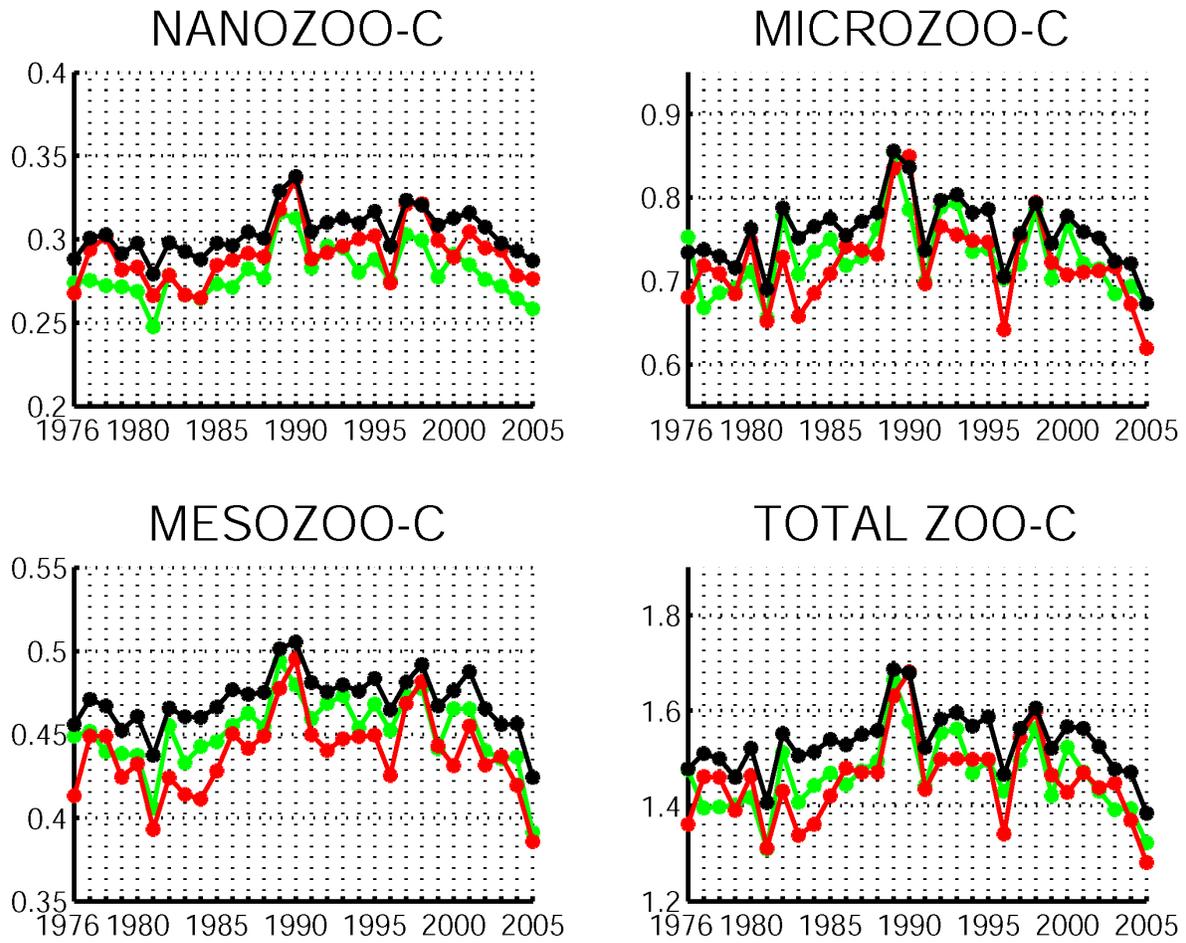


Figure C.5. Moyennes annuelles des contenus en carbone (mmol/m^3) au sein des populations zooplanctoniques totales et par classes de taille dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert.

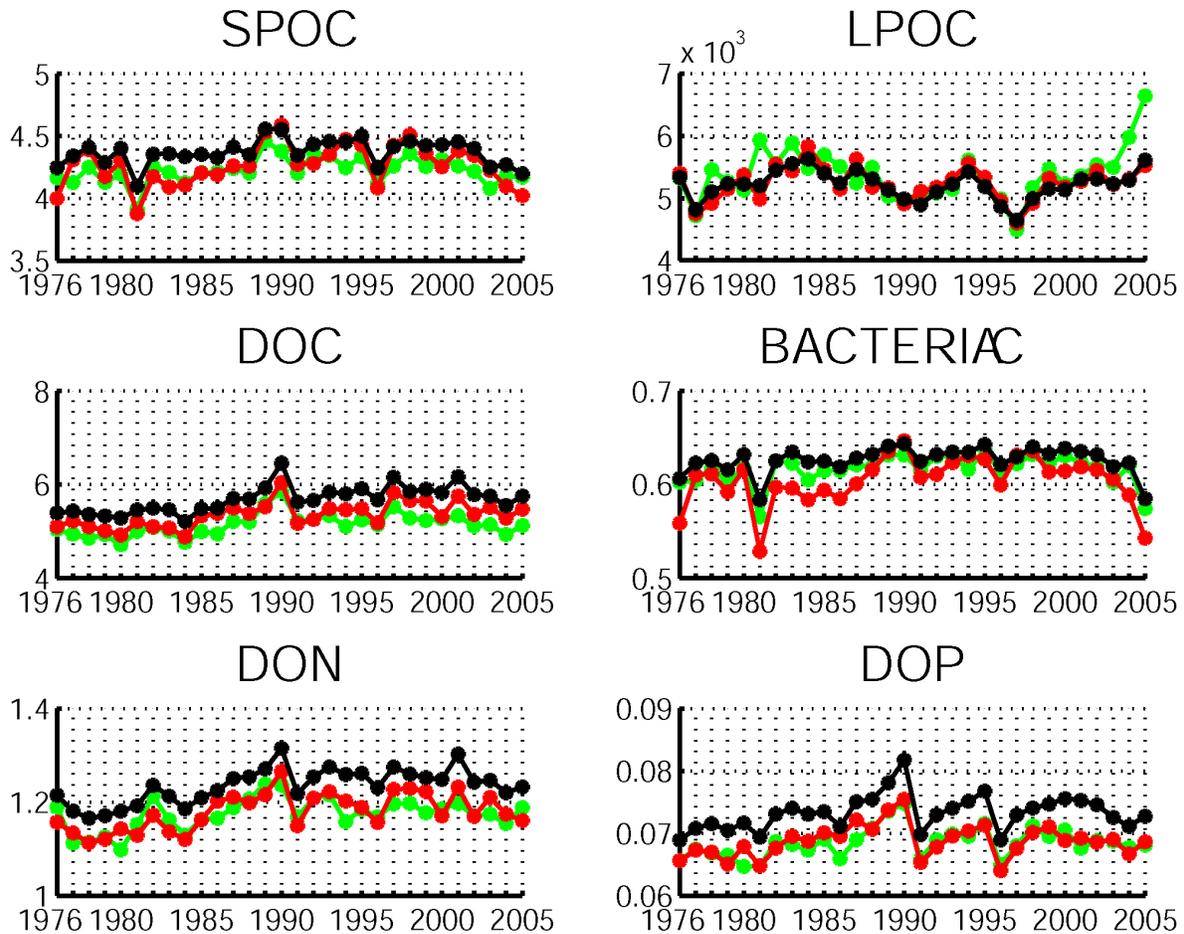


Figure C.6. Moyennes annuelles des contenus en carbone (mmol/m^3) au sein des populations bactériennes et de la matière organique particulaire (SPOC=Small Particulate Organic Carbon ; LPOC=Large Particulate Organic Carbon) et dissoute (DOC, aussi en azote et phosphore : DON et DOP – Hors part réfractaire) dans la couche de surface (0-100 m) de 1976 à 2005. Domaine entier en noir, zones MEDOC en rouge et LIGURE en vert.

Annexe D

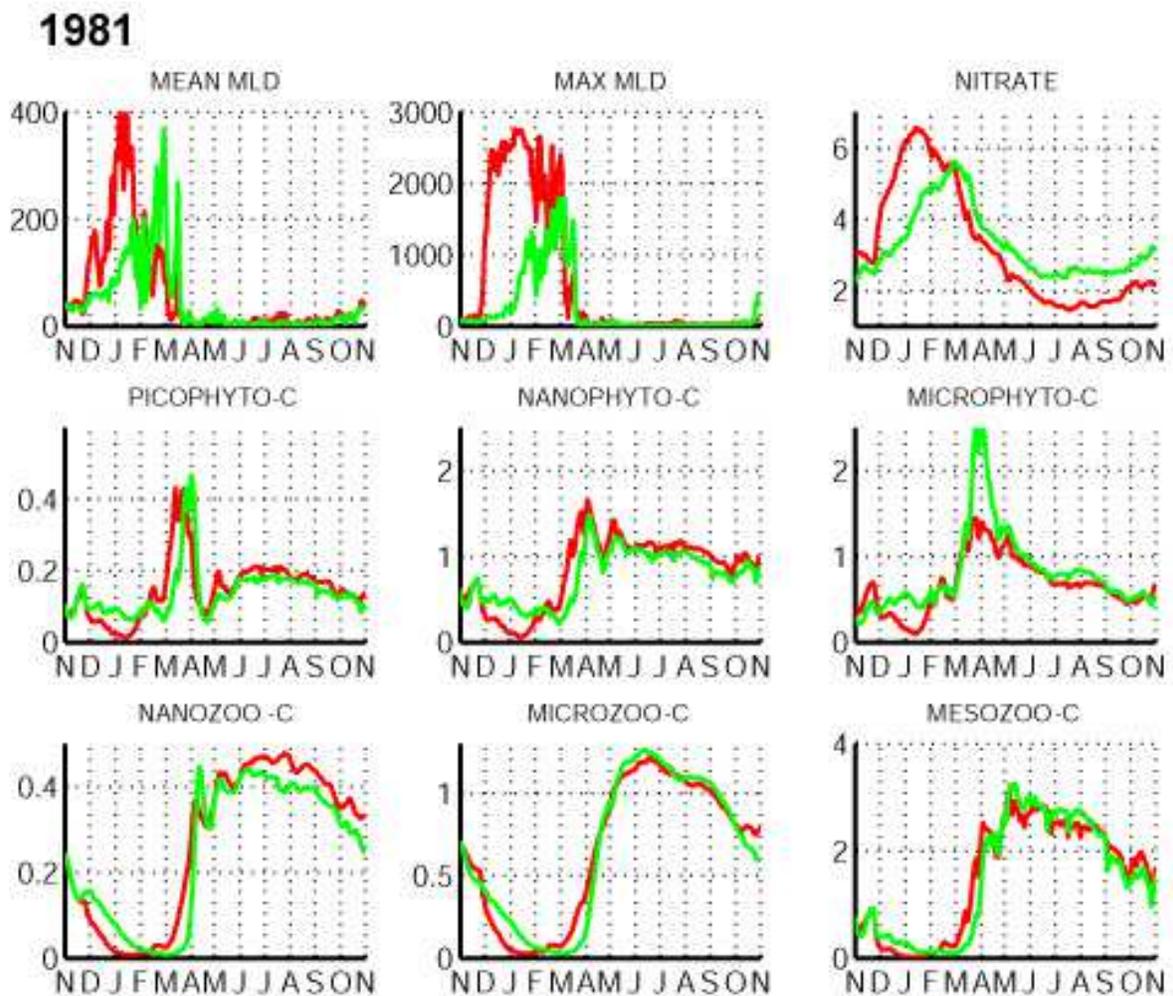


Figure D.1. Cycle annuel en 1981 des profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m, A et B), ainsi que des contenus en nitrate (C) et en carbone (mmol/m^3) au sein des populations phytoplanctoniques (D à F) et zooplanctoniques (G à I) par classes de taille moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert) et sur la couche de surface (0-100m).

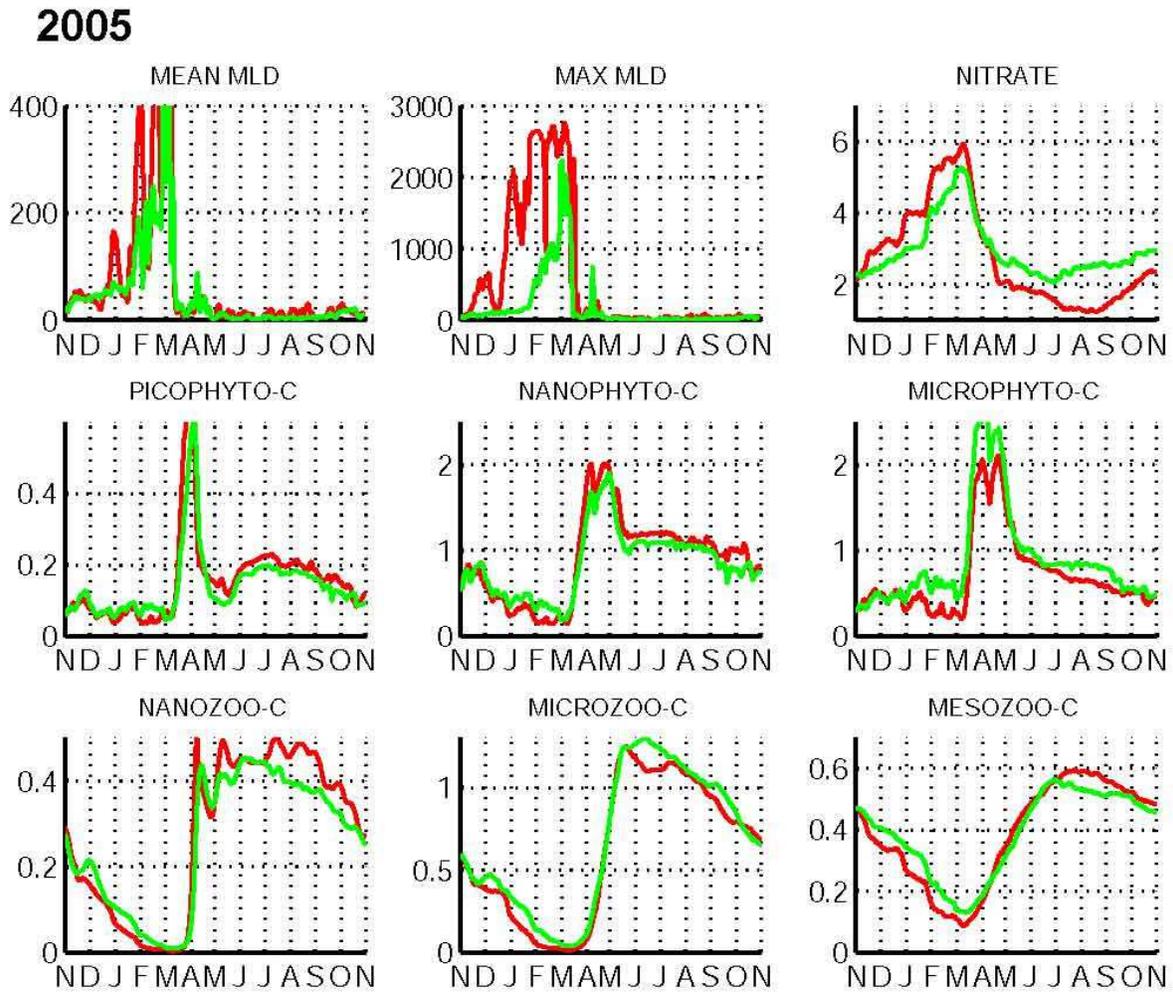


Figure D.2. Cycle annuel en 2005 des profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m, A et B), ainsi que des contenus en nitrate (C) et en carbone (mmol/m^3) au sein des populations phytoplanctoniques (D à F) et zooplanctoniques (G à I) par classes de taille moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert) et sur la couche de surface (0-100m).

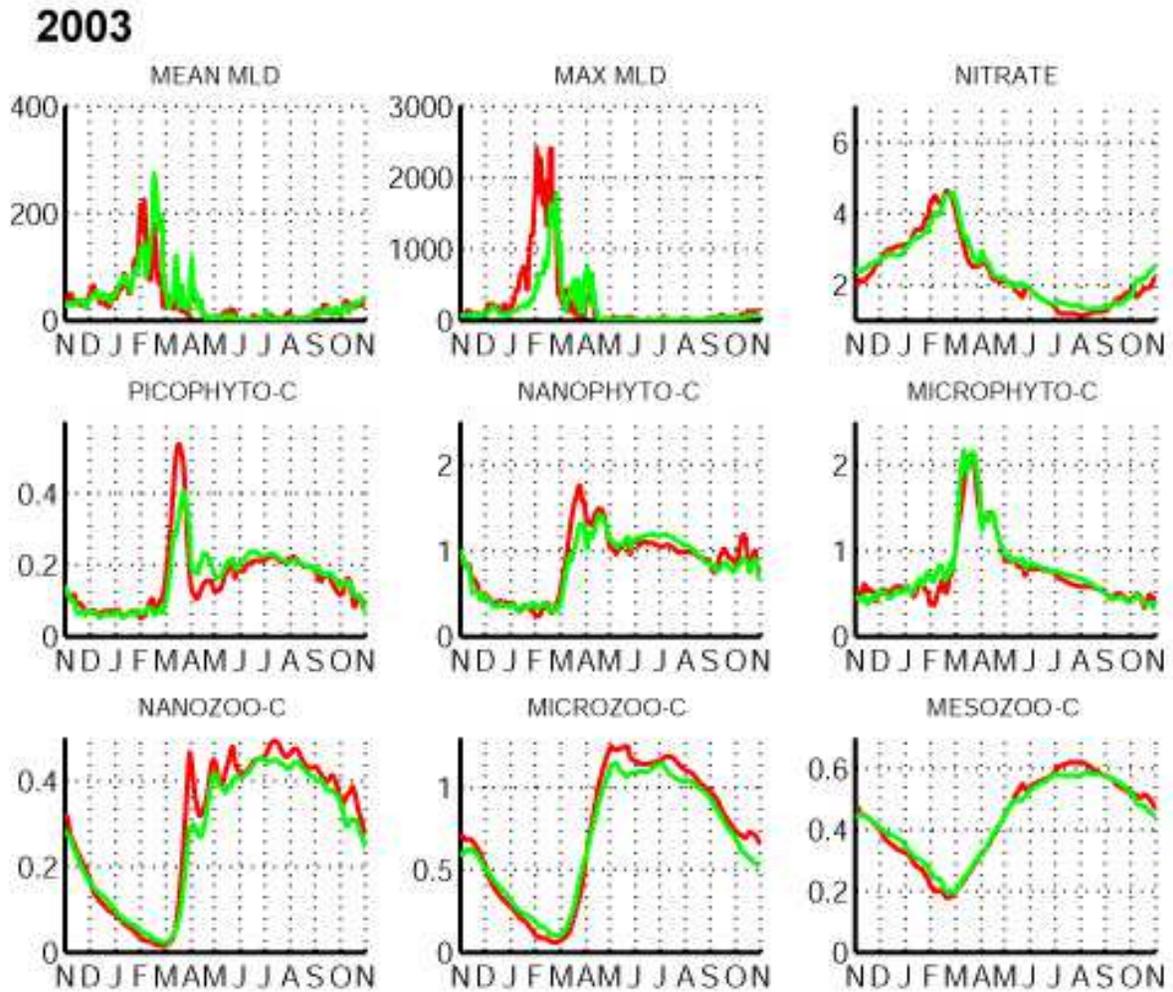


Figure D.3. Cycle annuel en 2003 des profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m, A et B), ainsi que des contenus en nitrate (C) et en carbone (mmol/m^3) au sein des populations phytoplanctoniques (D à F) et zooplanctoniques (G à I) par classes de taille moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert) et sur la couche de surface (0-100m).

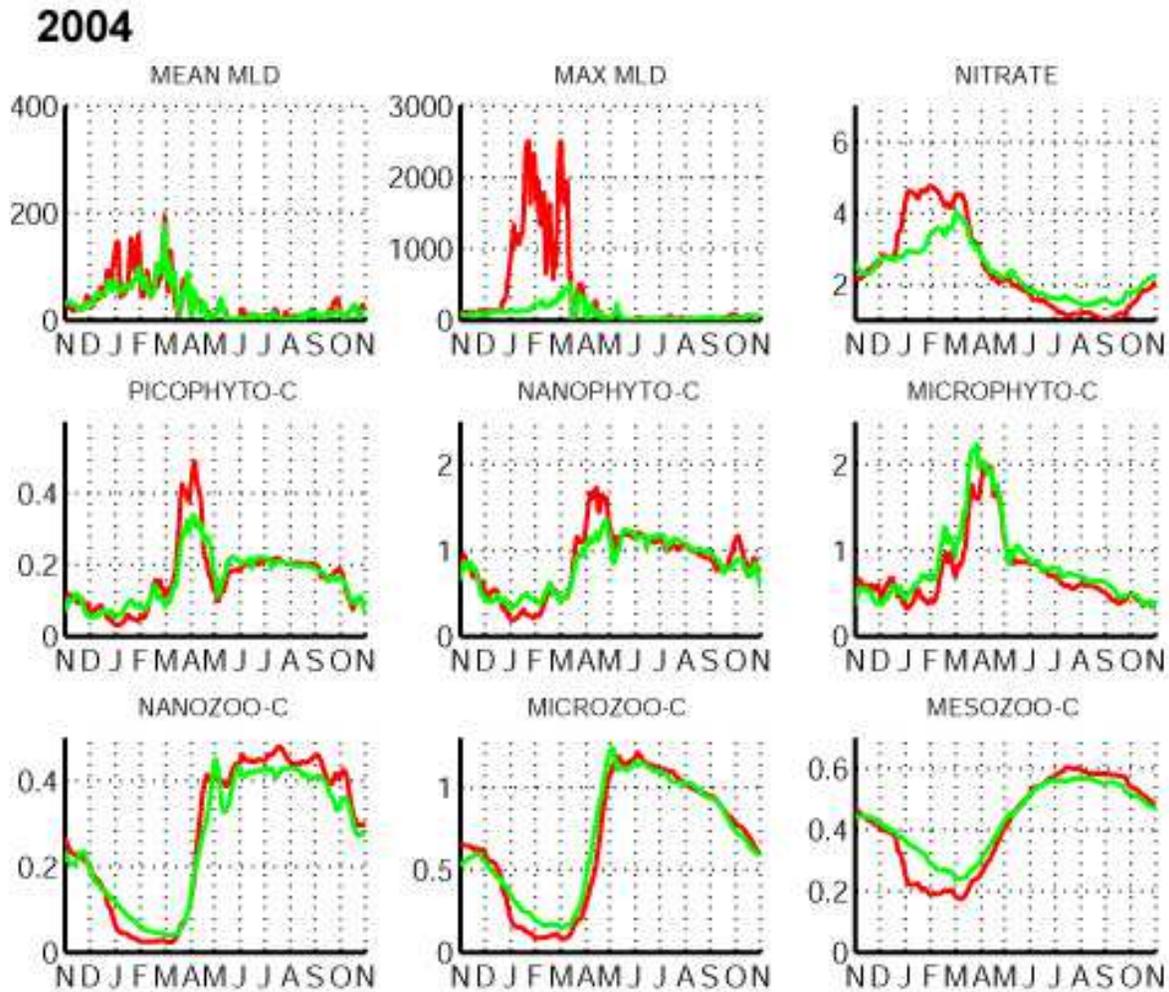


Figure D.4. Cycle annuel en 2004 des profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m, A et B), ainsi que des contenus en nitrate (C) et en carbone (mmol/m^3) au sein des populations phytoplanctoniques (D à F) et zooplanctoniques (G à I) par classes de taille moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert) et sur la couche de surface (0-100m).

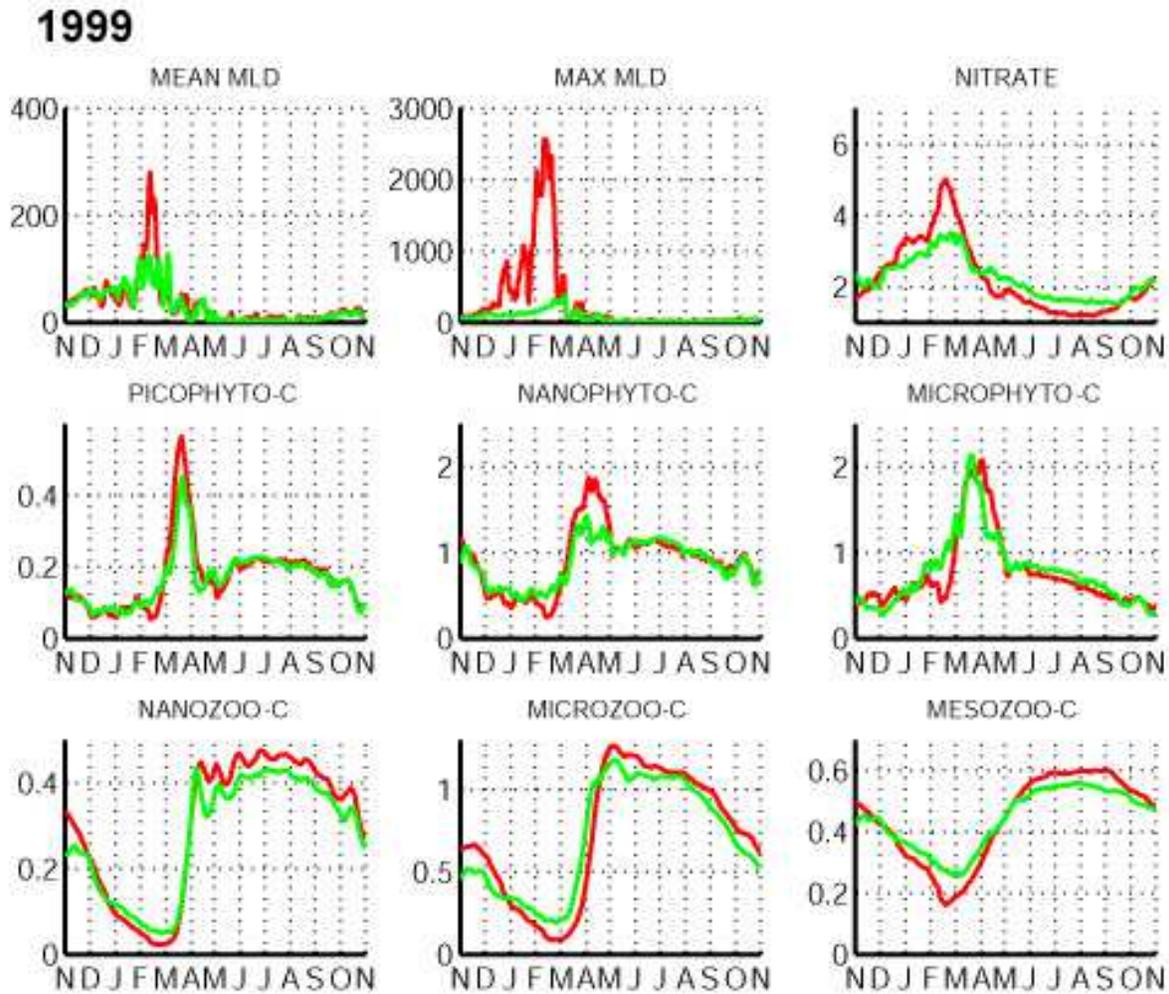


Figure D.5. Cycle annuel en 1999 des profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m, A et B), ainsi que des contenus en nitrate (C) et en carbone (mmol/m^3) au sein des populations phytoplanctoniques (D à F) et zooplanctoniques (G à I) par classes de taille moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert) et sur la couche de surface (0-100m).

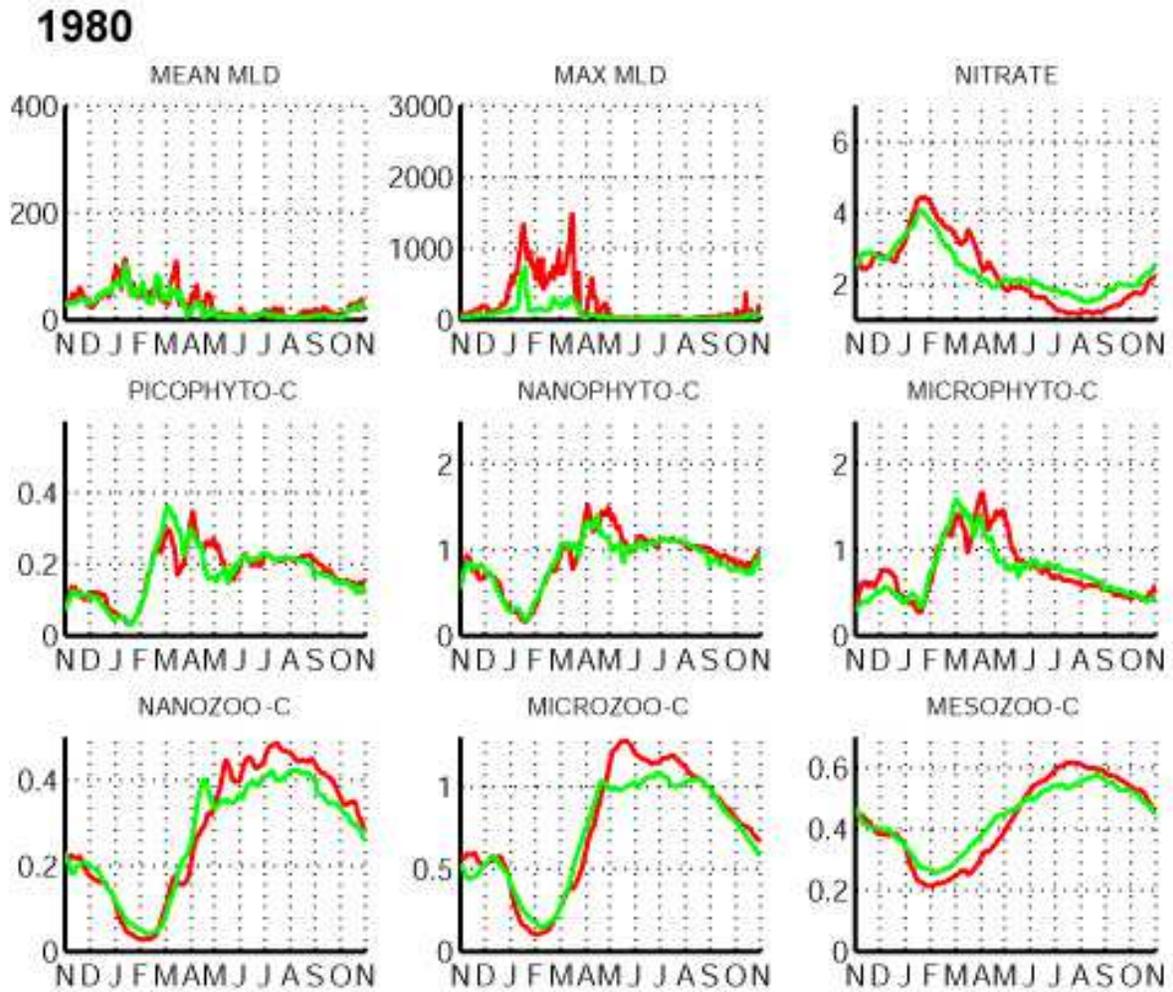


Figure D.6. Cycle annuel en 1980 des profondeurs moyenne et maximale de la couche de mélange (m, A et B), ainsi que des contenus en nitrate (C) et en carbone (mmol/m^3) au sein des populations phytoplanctoniques (D à F) et zooplanctoniques (G à I) par classes de taille moyennés sur la zone MEDOC (rouge) et LIGURE (vert) et sur la couche de surface (0-100m).

**Pelagic planktonic ecosystem modelling on
the north-western Mediterranean Sea
Impact of Rhone River loads on the Gulf of Lion shelf
and interannual to decadal variability offshore**

The pelagic planktonic ecosystem dynamics of the north-western Mediterranean Sea has been studied by a realistic modelling approach. The dynamics of coastal ecosystems sustained by the Rhone River nutrient loads, and offshore ecosystems are considered separately. Through an high resolution modelling of the Rhone River plume, a specific calibration dedicated to river plume ecosystems has been proposed and validated on in situ data. Our results suggest a positive influence of river loads on the zooplankton biomass, which in turn limits the organic carbon deposition on the Gulf of Lion shelf through grazing on organic detritus. Low salinity water lenses detached from the Rhone River plume, owing to their positive influence on zooplankton development, could favour this process. Offshore, an extended simulation of 30 years shows that the interannual variability of planktonic ecosystems is controlled by the vertical mixing, in relation with atmospheric forcing. The winter deep convection determines the structure of the phytoplanktonic ecosystem by favouring microphytoplankton, and seems unfavourable to zooplankton and bacterial communities. The vertical mixing also controls the interannual variability of particulate and dissolved organic carbon export. The net metabolism in the MEDOC area tends to be weakly heterotroph during a weak convection period, reducing the sink pattern of the MEDOC area. However, there is an increased accumulation of carbon within planktonic ecosystems and organic detritus.

AUTEUR : Pierre-Amaël AUGER

TITRE : Modélisation des écosystèmes planctoniques pélagiques en Méditerranée nord-occidentale : Impact des eaux du Rhône à l'échelle du plateau du golfe du Lion et variabilité interannuelle à décennale au large

DIRECTEURS DE THESE : Claude ESTOURNEL (LA – Toulouse) et Frédéric DIAZ (LOPB – Marseille)

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Vendredi 11 Mars 2011 à Toulouse
(Observatoire Midi-Pyrénées)

RESUME : La dynamique des écosystèmes planctoniques pélagiques au sein du bassin de Méditerranée nord-occidentale a été appréhendée par une approche de modélisation réaliste. Deux cas bien distincts ont été considérés, celui des écosystèmes qui se développent sur les apports du Rhône et celui des écosystèmes du large. Une modélisation haute résolution du panache du Rhône est mise en place pour prendre en compte les spécificités des apports en sels nutritifs dans les eaux du Rhône. Les apports terrestres de matière particulaire et dissoute semblent favoriser la biomasse zooplanctonique qui, par broutage, limite à son tour le dépôt de carbone organique particulaire sur le plateau du golfe du Lion. En stimulant le développement du zooplancton, les lentilles d'eau dessalée qui se détachent du panache du Rhône pourraient favoriser ce processus. Au large, une simulation longue durée de 30 ans montre que la variabilité interannuelle des écosystèmes planctoniques est dirigée par le mélange vertical, en lien avec les forçages atmosphériques. La convection profonde hivernale contrôle la structure de l'assemblage phytoplanctonique, en favorisant le microphytoplancton, et défavorise davantage les communautés zooplanctoniques et bactériennes en moyenne annuelle. Le mélange vertical contrôle également la variabilité interannuelle des exportations de carbone particulaire et dissout. Le métabolisme net de la zone MEDOC tend à être faiblement hétérotrophe en période peu convective, atténuant ainsi le caractère puit de la zone MEDOC. Cependant, on observe alors une accumulation accrue de carbone au sein des écosystèmes planctoniques et de la matière détritique.

MOTS-CLES : écosystème planctonique pélagique, modélisation couplée physique-biogéochimie, variabilité interannuelle, pompe biologique, mélange vertical, Méditerranée nord-occidentale, exportation de carbone, Golfe du Lion, Rhône

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Océanographie

LABORATOIRE : Laboratoire d'Aérodologie (Pôle Océan et Couplage),
Observatoire Midi-Pyrénées, 14 avenue Edouard Belin, 31400 TOULOUSE