



HAL
open science

Impact de la variabilité des processus physiques sur la dynamique biogéochimique du réseau trophique planctonique et sur les bilans d'éléments biogènes dans l'Océan. Application à la mer Méditerranée

Frederic Diaz

► **To cite this version:**

Frederic Diaz. Impact de la variabilité des processus physiques sur la dynamique biogéochimique du réseau trophique planctonique et sur les bilans d'éléments biogènes dans l'Océan. Application à la mer Méditerranée. Océan, Atmosphère. Aix Marseille Université, 2014. tel-02050015

HAL Id: tel-02050015

<https://hal.science/tel-02050015v1>

Submitted on 26 Feb 2019

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.

**AIX-MARSEILLE UNIVERSITE
OBSERVATOIRE DES SCIENCES DE L'UNIVERS, INSTITUT PYTHEAS**

**INSTITUT MEDITERRANEEN D'OCEANOLOGIE
Unité mixte de Recherche AMU-CNRS/INSU-IRD, UM 110**

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

**Impact de la variabilité des processus physiques sur la
dynamique biogéochimique du réseau trophique planctonique
et sur les bilans d'éléments biogènes dans l'Océan.
Application à la mer Méditerranée**

présentée par Monsieur Frédéric DIAZ

Soutenue le 5 septembre 2014 devant le Jury composé de :

Dr. Xavier Durrieu de Madron, DR CNRS, CEFREM, Perpignan	Rapporteur
Dr. Marilaure Grégoire, Maitre de Recherche, Université de Liège	Rapporteur
Dr. Frédéric Ménard, DR IRD, EME, Sète	Rapporteur
Dr. Laurent Bopp, DR CNRS, LSCE, Gif/Yvette	Examinateur
Dr. Hervé Claustre, DR CNRS, LOV, Villefranche/Mer	Examinateur
Dr. François Carlotti, DR CNRS, MIO-OSU PYTHEAS, Marseille	Examinateur
Pr. Thierry Moutin, MIO-OSU PYTHEAS, AMU, Marseille	Examinateur
Pr. Bernard Queguiner, MIO-OSU PYTHEAS, AMU, Marseille	Examinateur



Le HMS *Beagle* dans les eaux de la Terre de Feu, salué par les autochtones fuégiens. Peinture réalisée par Conrad MARTENS durant le voyage du Beagle entre 1831 et 1836. (Source, *The Illustrated Origin of Species* de Charles DARWIN).

TABLE DES MATIERES

I. INTRODUCTION.....	1
II. VARIABILITE DES PROCESSUS PHYSIQUES ET CONSEQUENCES SUR LES DYNAMIQUES BIOGEOCHIMIQUES EN MEDITERRANEE.....	14
II.1. Principaux questionnements scientifiques sur la Méditerranée et enjeux socio-économiques associés.....	14
II.1.1. Une imbrication complexe entre processus physiques et dynamique des écosystèmes marins.....	14
II.1.2. Des spécificités biogéochimiques par rapport à l’Océan global.....	15
II.1.3. Des effets de la perturbation climatique déjà multiples et décelables.....	16
II.2. La Méditerranée nord-occidentale en particulier.....	20
II.3. Outils d’analyse des variabilités.....	21
II.3.1. Approches par modélisation.....	21
II.3.1.1. Un premier code NPZD adapté à la biogéochimie méditerranéenne et ses limites.....	21
II.3.1.2. Implémentation de la plate-forme Eco3M et modèle Eco3M-Med pour la Méditerranée.....	23
II.3.1.3. La plate-forme Eco3M, aussi une passerelle vers l’enseignement de la modélisation biogéochimique d’écosystème planctonique.....	28
II.3.1.4. Représentation du mesozooplankton et fermeture des modèles biogéochimiques.....	30
II.3.2. Approches <i>in situ</i> et « <i>pseudo in situ</i> ».....	40
II.3.2.1. Vers l’abandon des stratégies d’échantillonnage eulérien dans un contexte de variabilité à hautes fréquences ?.....	40
II.3.2.2. La donnée satellitale, la panacée ?.....	53
II.4. Impacts de variabilités à hautes fréquences.....	58
II.4.1. Exportation de matière lors d’évènements de plongées d’eau dense sur le plateau du golfe du Lion.....	58
II.4.2. Lentilles d’eau dessalée d’origine rhodanienne et impacts sur les dépôts de carbone dans le golfe du Lion.....	60
II.4.3. Tourbillons, méandres, filaments à (sub)méso-échelle.....	62
II.4.3.1. Des zones de rétention et de dispersion du plancton ?.....	62
II.4.3.2. Structuration spatio-temporelle d’une population de copépodes.....	64
II.4.3.3. Tourbillons anticycloniques vs. structuration de l’assemblage planctonique sur le plateau du golfe du Lion et échanges cote-large.....	67
II.5. Impacts de variabilités à basses fréquences.....	74
II.5.1. Convection profonde, assemblages planctoniques et flux d’exportation de carbone.....	75
II.5.2. Changements à long terme et conséquences potentielles sur la dynamique biogéochimique des écosystèmes planctoniques.....	81
III. PERSPECTIVES.....	85
III.1. Bilans biogéochimiques globaux et rétroactions des forçages de l’atmosphère et des surfaces continentales.....	87
III.2. Transferts de matières biogènes vers les échelons supérieurs.....	88
III.3. « Regional Earth System Model » et évolutions à long terme de la biogéochimie marine pour la Méditerranée.....	90
IV. REFERENCES.....	92
Annexe 1 : Exemple de Travaux dirigés/pratiques sur la plate-forme Eco3M proposés en Master d’Océanographie.....	114
Annexe 2 : Curriculum Vitae.....	116

I. INTRODUCTION

L'hétérogénéité spatiale (le « *patchiness* ») des organismes marins est une des plus anciennes observations de l'océanographie biologique puisque les premières constatations, faites par les explorateurs des mers, datent du XVIII^{ème} siècle (Franklin, 1786 ; Bainbridge, 1957). Ainsi, Charles Darwin au cours du fameux *Voyage du Beagle* (Darwin, 1875) dans la première moitié du XIX^{ème} siècle observe une importante hétérogénéité spatiale des « *plantules* » et « *conferves* » en divers endroits de l'Océan et suggère déjà une influence des « courants de l'air et de la mer » sur les distributions de ces « animalcules ». Quarante ans plus tard, l'expédition du *HMS Challenger* qui marque réellement le début de l'océanographie moderne généralise ces premières observations et révèle, entre autres découvertes, également une grande hétérogénéité de la composition de l'eau de mer (http://www.scrippsaquarium.org/Education/Learning_Resources/Challenger/). Au cours des premières décennies du XX^{ème} siècle, les campagnes océanographiques du *RRS Discovery* notamment dans l'Océan Austral (Hardy et Gunther, 1935) et les premières études sur les fronts thermiques associés au Gulf Stream (*e.g.* Murray et Hjort, 1912) montrent plus précisément que le plancton, qui constitue la grande majorité des organismes marins, n'est ni distribué uniformément ni aléatoirement dans l'Océan notamment par rapport aux courants marins et aux gradients en température des masses d'eau.

Les moyens actuels d'observation de l'océan tels que l'outil satellite et les planeurs sous-marins par exemple mettent en évidence des distributions du plancton sous la forme de patches, de filaments allant de quelques centaines de mètres à plusieurs centaines de kilomètres tout en montrant une persistance et une occurrence temporelle tout aussi variable. Bien entendu, les organismes du plancton ne sont pas seulement des traceurs passifs et inertes emportés par les courants océaniques. Ils se développent, se reproduisent, sont eux-mêmes des proies ou des prédateurs, sont en compétition pour les ressources nutritives dans un océan en perpétuel mouvement. Il est encore difficile malgré plusieurs décennies d'études sur le sujet de comprendre les imbrications entre les processus physiques de concentration (convergence) et de dispersion (divergence) et les processus biologiques (reproduction, mortalité, comportement) qui déterminent *in fine* les distributions spatiales et temporelles du plancton dans l'eau de mer.

Tous les organismes marins sont affectés d'une manière ou d'une autre par les mouvements et les propriétés thermiques des courants océaniques mais le plancton qu'il soit végétal ou animal est encore plus étroitement lié à l'environnement physique. Cette vision a mené de nombreux océanographes à voir les caractéristiques physique et chimique de l'environnement marin comme le premier facteur contrôlant les distributions planctoniques avec un rôle des processus biologiques relégué au second plan (*e.g.* Landry, 1977 ; Legendre et Demers, 1984 ; Mackas *et al.*, 1985 ; Cullen *et al.*, 2002). Cette vision dominante pendant plusieurs décennies au cours du XX^{ème} provient du fait que les études du milieu naturel *-in situ-* ont démarré bien avant les études de laboratoire *-in vitro-* qui permettent davantage d'étudier dans les détails la physiologie d'une espèce planctonique en particulier ou bien les interactions trophiques entre deux ou plusieurs organismes. Ainsi, il a été d'abord plus facile *via* des observations directes du milieu océanique de caractériser les distributions planctoniques en relation avec l'environnement océanique. Les travaux de Sverdrup ont été précurseurs en la matière dans la mesure où, dès sa nomination à la Scripps Institution of Oceanography en 1936, H. U. Sverdrup prône de mener des études couplées physique-biologie pour progresser dans la connaissance de la biologie marine. Car selon lui, la connaissance de la « *physique des mouvements de l'océan est essentielle à la compréhension de la biologie marine* » (McGowan, 2004). Un des premiers résultats marquants de la mise en œuvre de la stratégie de Sverdrup a été par exemple l'étude des distributions de l'abondance des diatomées en relation avec les courants marins (Fig. 1) au large de la Californie (Sverdrup et Allen, 1939).

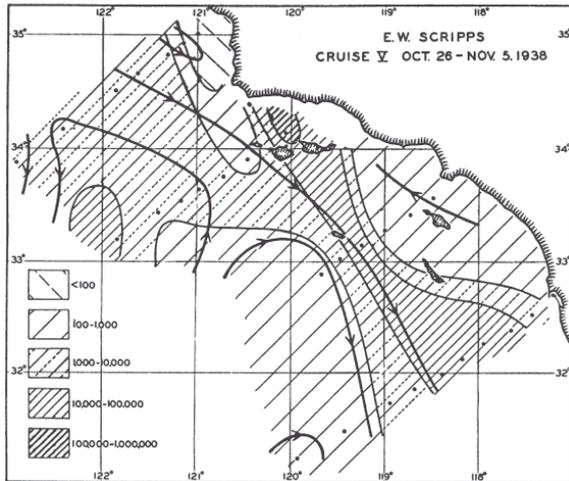
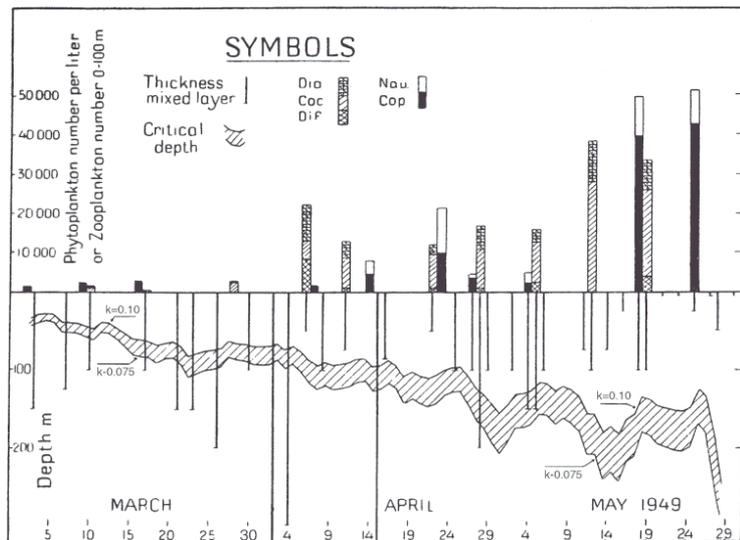


Figure 1 : Distributions de surface des diatomées (cellules m^{-3}) en fonction des courants marins au large de la Californie en 1938. The E. W. Scripps Cruise V. (D'après Sverdrup et Allen, 1939).

Un des plus importants travaux de Sverdrup porte sur « *The conditions of the vernal blooming of phytoplankton* » (Sverdrup, 1953), papier séminal qui met en avant le concept de « *critical depth* » qui marque l'endroit dans la colonne d'eau où l'intensité des processus de destruction (respiration) égale celles des processus de production (photosynthèse) dans les cellules phytoplanctoniques. Sverdrup arrive à démontrer que l'efflorescence printanière du phytoplancton ne peut pas être effective tant que la profondeur de la couche de mélange est supérieure à cette profondeur critique (Fig. 2).

Figure 2 : Observations au point « M » (66°N, 2°E) au cours de l'année 1949. Cette série montre le changement progressif de la profondeur critique, de la variabilité de la profondeur de la couche mélangée et la réponse du plancton au cours du printemps. L'ensemble de ces observations valide le modèle de la « *critical depth* » de Sverdrup (D'après Sverdrup, 1953).



Il existe des influences directes et indirectes des processus physiques dans l'Océan à la fois sur les distributions spatio-temporelles mais aussi sur la structuration du réseau planctonique. De manière directe, les processus physiques jouent sur la croissance du phytoplancton en contrôlant la disponibilité en lumière et en sels nutritifs. Le concept de profondeur critique de Sverdrup brièvement décrit ci-dessus en est un exemple. Indirectement, ces processus affectent également les interactions au sein du réseau trophique en concentrant, agrégeant ou dispersant le plancton à tout moment et endroit de l'Océan. Selon Okubo (1978), les effets des processus physiques deviennent significatifs dans le contrôle de la distribution des nutriments et du plancton quand l'échelle de temps du processus physique est comparable ou bien plus petite que celle du processus biologique considéré (absorption, croissance, reproduction). Les échelles de temps et d'espace à la fois des processus physiques observés dans l'océan et des réponses biologiques du plancton sont très diverses. La représentation de Daly et Smith (1993) montre que les mécanismes physiques observés dans l'océan se produisent sur une gamme d'échelles spatio-temporelles très étendue allant de la seconde à plusieurs siècles mais cette représentation

(Fig. 3) indique surtout qu'une grande partie de ces processus en particulier de submésos- (<10 km, quelques heures à quelques semaines) et méso-échelle (<100 km, quelques semaines à quelques mois) est coïncidente avec les échelles d'espace et de temps de processus biologiques se produisant, soit au niveau individuel (comportement, physiologie), soit au niveau populationnel ou communautaire du phytoplancton ou du zooplancton.

Très schématiquement, les processus physiques les plus importants en termes d'impact sur les distributions de plancton sont ceux qui contrôlent la disponibilité en nutriments et en lumière ainsi que la localisation des proies et des prédateurs à un instant et lieu donnés. Il vient se surimposer à ce schéma les interactions propres entre les organismes au sein des réseaux planctoniques. On peut citer quelques exemples d'interactions physique-biogéochimie/biologie allant de la micro- à la méso-échelle.

A très petite échelle, la diffusion moléculaire peut dans le cas d'un milieu très appauvri en sels nutritifs interférer avec la réponse physiologique d'absorption de nutriments par le phytoplancton en limitant cette absorption (*e.g.* Thingstad et Rassoulzadegan, 1999 ; Moutin *et al.*, 2002 ; Williams et Follows, 2011). Le zooplancton perçoit et répond à son environnement sur de très petites échelles spatio-temporelles où la turbulence, les contraintes de diffusion ainsi que les forces de viscosité affectent sa capacité à détecter des proies, éviter les prédateurs ou encore à trouver des partenaires de reproduction (*e.g.* Granata et Dickey, 1991 ; Saiz *et al.*, 1992).

A petite et moyenne échelles, c'est-à-dire de quelques mètres à quelques dizaines de kilomètres et quelques heures à quelques mois, l'advection verticale et horizontale, les structures frontales (*voir* Lévy, 2008), ou encore les tourbillons (*e.g.* Martin et Richards, 2001 ; Shearman *et al.*, 2000) ainsi que les phénomènes d'upwelling contrôlent l'abondance en sels nutritifs et la distribution de la lumière. Ces processus physiques peuvent créer, plus

ou moins temporairement, des conditions de fortes abondances nutritives jusque dans la zone éclairée mais ces processus entraînent aussi le plus souvent une rupture de la stratification verticale et donc des conditions de lumière ou de rencontre entre les organismes nettement moins favorables.

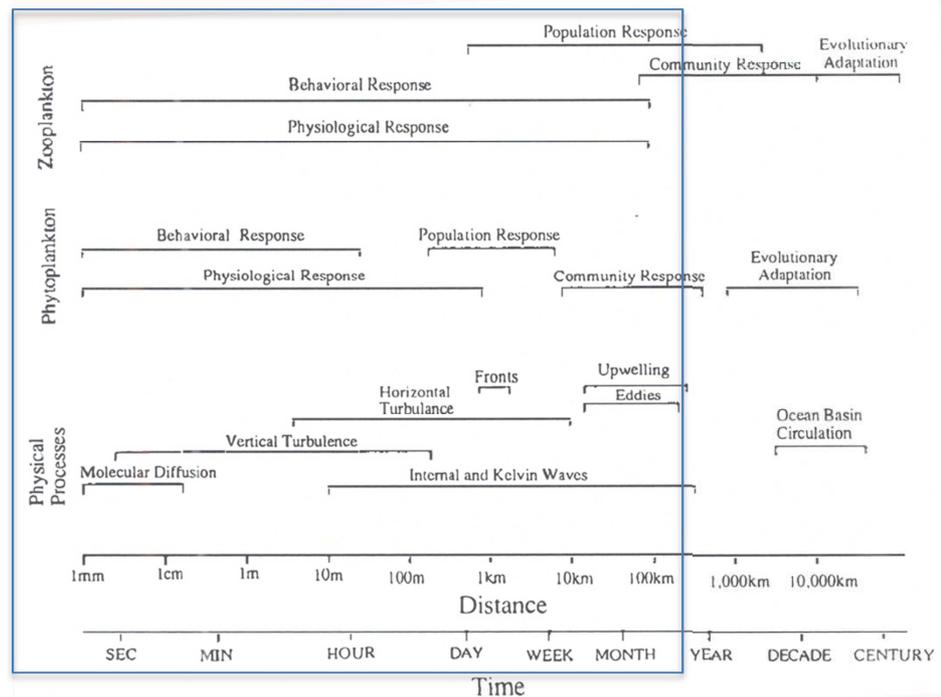


Figure 3 : Echelles temporelles et spatiales des processus physiques dans l'océan avec en correspondance les échelles de la réponse biologique du phytoplancton et du zooplancton (Modifié d'après Daly et Smith, 1993).

Les organismes planctoniques ont développé des adaptations physiologiques et/ou comportementales pour tirer parti de la variabilité des conditions environnementales de la manière la plus avantageuse. Ces adaptations sont en quelque sorte des refuges spatiaux ou temporels contre les conditions physiques défavorables, les limitations par la ressource ou bien encore la prédation. Plus généralement, ces processus adaptatifs interviennent à

différents niveaux de l'organisation biologique selon le paramètre environnemental considéré (Fig. 4). Par exemple, les migrations verticales du zooplancton (niveau population) permettent de contrer des environnements sub-optimaux en termes de proies et constituent une réponse au niveau de la population. Au niveau individuel, il peut exister des réponses physiologiques qui vont influencer en retour la diversité en espèces dans l'espace et le temps. Par exemple, les cellules phytoplanctoniques contrôlent leur vitesse de chute passive en fonction de la concentration environnante en sels nutritifs *via* un ajustement physiologique interne de leur densité. Ainsi, les vitesses de chute diminuent quand le niveau de nutriments environnant les cellules augmente.

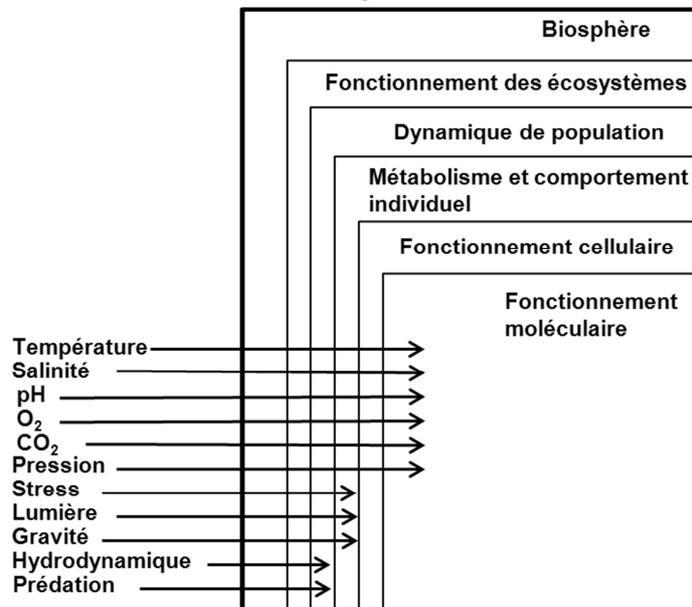


Figure 4 : Hiérarchie des systèmes vivants et niveaux d'action des facteurs du milieu environnant sur ces systèmes. Chaque facteur agit directement à un niveau particulier, entraînant une perturbation qui affecte tous les niveaux supérieurs. Carlotti (1990).

A très grande échelle, et pour des temps supérieurs à une année, le transport des nutriments est contrôlé par les circulations thermo-haline et celle des vents dominants. Ce type de circulation régule les distributions de subsurface en nutriments (Williams et Follows, 2003) notamment en métaux traces (fer). Ces circulations présentent une variabilité interannuelle ou à plus basse fréquence (décennies, siècles) qui peut se répercuter sur la productivité biologique ou bien entrainer des changements durables de communautés planctoniques au sein des écosystèmes. Des changements adaptatifs de type évolution génétique peuvent intervenir indépendamment du forçage physique par hasard au sein d'individus d'une population mais ce sont ensuite les conditions environnementales associées aux changements d'ordre climatique qui permettent de faire émerger ou non en masse ces nouveaux individus mutants.

* *
*

Les études des interactions entre processus physiques et répartition des flux biogéochimiques et ou du plancton peuvent avoir différents buts. Premièrement, d'un point de vue écologique, la compréhension de la répartition de la biodiversité planctonique en fonction de l'hydrodynamique marine est importante à appréhender. De nombreuses observations et des résultats de modèles globaux (*e.g.* Pommier *et al.*, 2007 ; Follows *et al.*, 2007 ; Fuhrman *et al.*, 2008) montrent qu'il existe une répartition latitudinale de la diversité planctonique avec, en particulier, une décroissance de la biodiversité lorsque la latitude augmente. Cette répartition s'organise selon la circulation océanique à grande échelle, la stabilité verticale de la colonne d'eau (Barton *et al.*, 2010) ainsi que la température et l'abondance des sels nutritifs dans la zone euphotique (Martiny *et al.*, 2013). Les résultats de Barton *et al.* (2010) issus de la modélisation soulignent également qu'il existe des « hotspots » de biodiversité qui sont généralement trouvés dans les zones de circulation « énergétiques » comme les courants de bords ouest. Ces résultats sont en accord avec les

observations faites sur les côtes nord-ouest africaines et d'Amérique du Sud de l'Atlantique. Les récents algorithmes du type PHYSAT (D'Ovidio *et al.*, 2010), par exemple, apportent un regard nouveau et plus précis sur la répartition de certains groupes phytoplanctoniques en fonction des structures hydrodynamiques (Fig. 5). Ces études révèlent des répartitions complexes des espèces dominantes de phytoplancton en relation avec l'hydrodynamique (vitesse de déplacement des courants, structures tourbillonnaires) jusqu'à (sub)méso-échelle. Par exemple, on peut noter une prédominance des nanoeucaryotes dans les zones de faible vitesse de courant moyen tandis que les zones de fortes vitesses montrent une dominance des coccolithophoridés, les zones de gradient de vitesse quant à elles, révèlent une dominance des diatomées (Fig. 5B et 5C).

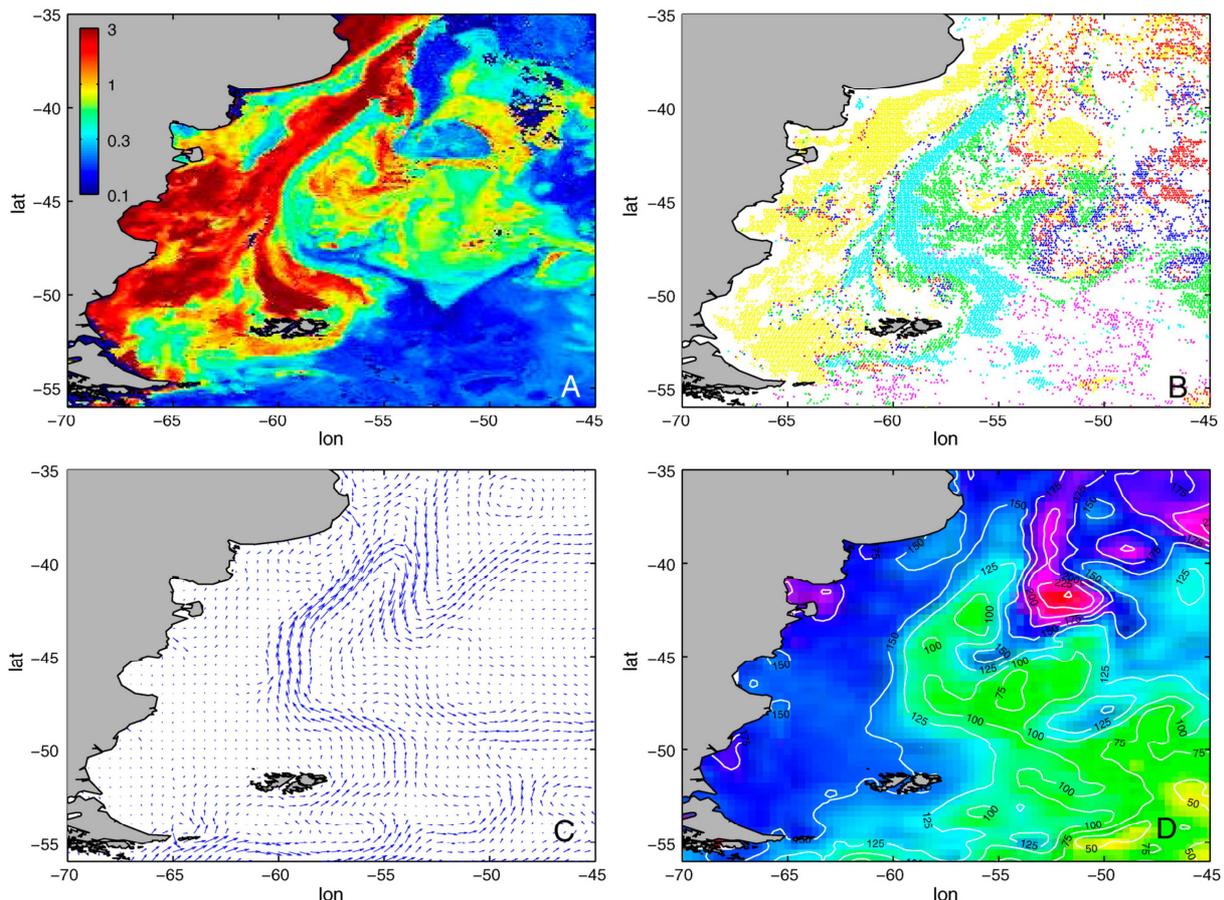


Figure 5 : Structures (sub-)mésos-échelle physiques et écologiques détectées par satellite. (A) Distribution de la chlorophylle totale (mg m^{-3}) ; (B) Groupes phytoplanctoniques dominants identifiés à partir de l'algorithme PHYSAT au cours d'une efflorescence printanière (24 novembre - 1 décembre 2001). Pixels verts indiquent les diatomées, *Prochlorococcus* en rouge, *Synechococcus* en bleu foncé, nanoeucaryotes en jaune, *Phaeocystis* en magenta et coccolithophoridés en cyan. (C) Circulation moyenne, (D) Hauteur dynamique en surface (surélévation en mm par rapport au géoïde moyen). D'après D'Ovidio *et al.* (2010).

Deuxièmement, comprendre la répartition du plancton à différentes échelles spatiales et temporelles permet d'améliorer la compréhension du fonctionnement de la pompe biologique à carbone océanique ainsi que sa quantification. Au cours des dernières décennies, un effort important a été mené au niveau international pour traiter cette question. Lancés à la fin des années 80 dans le cadre du programme cadre international géosphère-biosphère (IGBP), les programmes *Joint Global Ocean Flux Study* (JGOFS Science Plan, 1990) et *Land Ocean Interactions in the Coastal Zone* (LOICZ, Holligan et de Boois, 1993) avaient pour but d'estimer et comprendre plus précisément les processus contrôlant les flux de carbone à l'interface atmosphère-océan et dans la colonne d'eau jusqu'au sédiment, des échelles

régionale à globale et saisonnière à interannuelle, ainsi que la sensibilité de ces flux aux changements globaux respectivement dans l'Océan ouvert et en zones côtières. Néanmoins, ces programmes, comme leur description officielle l'indique ci-dessus, ont surtout traité l'aspect quantification et variabilité des flux de matière biogène aux interfaces et ont plutôt délaissé les études sur le rôle des organismes du plancton et de la structure de ces communautés dans le contrôle de ces flux de matière. L'approche scientifique, développée dans ces programmes avait la caractéristique de plutôt considérer l'écosystème pélagique planctonique en « boîte noire » avec une quantification des flux en entrée et sortie de cette boîte. Le choix de cette approche découlait notamment des travaux de Broecker (*e.g.* Broecker et Peng, 1982 ; Broecker, 1991) qui considéraient une dominance des processus physiques par rapport aux processus biologiques dans la répartition des traceurs marins -et donc des flux- y compris biogéniques. Cette approche a diffusé aussi dans les modèles d'écosystème planctonique développés dans ces programmes et fondés sur une vision extrêmement simplifiée de l'écosystème en représentant seulement quelques compartiments génériques clés : nutriments, phytoplancton, zooplancton et détritus. Ces modèles ont constitué la famille des modèles NPZD -Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus- (*e.g.* Evans et Parslow, 1985 ; Fasham *et al.*, 1990 ; Moloney et Field, 1991). La fin de ces programmes (vers 2003) marque pourtant la nécessité de mieux intégrer le rôle de la biodiversité fonctionnelle et de la structure des communautés planctoniques dans la compréhension du contrôle des flux de carbone et des éléments biogènes (C, N, P, Si) associés dans l'Océan, d'une part en raison d'une accumulation de nouveaux résultats expérimentaux (*e.g.* Rivkin et Legendre, 2001; Hirst et Kiörboe, 2002; Falkowski *et al.*, 2003 ; Hirst et Bunker, 2003; LaRoche et Breitbarth, 2005; Sarthou *et al.*, 2005; Veldhuis *et al.*, 2005; Schoemann *et al.*, 2005) et d'autre part, en raison des limites montrées par les modèles NPZD (*e.g.* Doney *et al.*, 2002 ; Prentice *et al.*, 2004). Les programmes de l'IGBP tel que IMBER (*Integrated Marine Biogeochemistry and Ecosystem Research*) et GLOBEC (*Global Ocean Ecosystems Dynamics*) succédant aux précédents accordent une importance plus marquée aux études à l'interface de l'écologie marine et des cycles biogéochimiques. La progression des connaissances sur la compréhension de la répartition de telles ou telles espèces de plancton jusqu'à de petites échelles spatiales et temporelles –premier point développé ci-dessus– permet donc aujourd'hui d'affiner la compréhension de la pompe biologique océanique du carbone et d'évaluer assez précisément la capacité d'une zone océanique à exporter ou non du carbone vers l'Océan profond qu'il s'agisse d'une exportation dans la dimension verticale (mélange advectif, diffusion) ou bien horizontale, en particulier dans ce dernier cas, les échanges de flux de matières entre les zones côtières et les zones hauturières.

Troisièmement, la compréhension de la répartition du plancton à différentes échelles spatiales et temporelles a une importance fondamentale pour appréhender et anticiper les zones où se concentrent les prédateurs de hauts niveaux trophiques (poissons, mammifères marins, tortues, *etc.*). Cette problématique est en lien avec la gestion des zones de pêches et donc en lien avec la gestion durable d'une certaine activité économique mais aussi avec l'établissement d'aires marines protégées pour la sauvegarde de la biodiversité marine (Micheli *et al.*, 2012). Les structures physiques comme les fronts, les tourbillons, les ondes internes de marée (*etc.*) tantôt dispersent, tantôt agrègent des organismes passifs ou ayant une faible capacité de nage comme le phytoplancton (McManus et Woodson, 2012). Outre les effets mécaniques, ces structures peuvent aussi temporairement créer des conditions de lumière et nutriments favorables aux développements phytoplanctoniques. L'augmentation de biomasse primaire dans ces structures entraîne l'agrégation active d'organismes aux capacités de nage supérieures et recherchant de la nourriture tels que du zooplancton ou des larves par exemple (*e.g.* Genin *et al.*, 2005 ; Woodson et McManus, 2007). Ces zones de concentrations en nourriture attirent ensuite poissons (Benoit-Bird, 2009) et autres grands prédateurs qui passent un plus long pourcentage de leur temps dans ces zones (*e.g.* Wolanski et Hamner, 1988 ; Genin, 2004 ; Polovina *et al.*, 2001 ; Woodson et McManus, 2007 ; Bailleul *et al.*, 2010 ; Cotté *et al.*, 2011). A l'opposé, certaines zones où se

concentrent rapidement et perdurent de grandes quantités de biomasses planctoniques peuvent indirectement provoquer la disparition de toute vie animale dans de vastes régions océaniques -les OMZs- en raison d'une désoxygénation partielle voire totale d'une partie de la colonne d'eau (*e.g.* Paulmier et Ruiz-Pino, 2008). Ces minimums d'oxygène résultent d'une conjonction particulière de processus hydrodynamiques (faible ventilation, courants pauvres en oxygène, *etc...*) et biogéochimiques (forte consommation d'oxygène par les bactéries hétérotrophes aérobies en raison d'une forte productivité primaire dans la zone euphotique). Ces zones, outre le fait qu'elles impactent les distributions des prédateurs de haut niveau trophique et donc l'économie des pêcheries, sont en extension à l'heure actuelle en raison du changement climatique (réchauffement des eaux) et sont des zones sources pour l'atmosphère d'importantes quantités d'oxyde d'azote (GES à fort potentiel) et de dénitrification/anammox impactant sur le long terme les bilans globaux d'azote océanique (*e.g.* Ulloa *et al.*, 2012)

* *
*

Saisir l'impact des processus physiques sur la répartition du plancton et des flux biogéochimiques a pris un certain temps, essentiellement en raison des techniques d'observations. Celles-ci ont revêtu, pendant très longtemps, par nature, un caractère discret à la fois temporellement et spatialement sous la forme classique de prélèvements d'eau. Depuis les premières observations au XVIII^{ème} siècle jusqu'à il y a une trentaine d'années (époque de l'apparition de l'outil satellite en océanographie), l'ensemble des campagnes de terrain n'a sans doute permis d'échantillonner qu'une infime partie de l'océan et l'échantillonnage d'une zone donnée à un moment donné, ne permet seulement que d'entrevoir le mode de fonctionnement de cette zone. On peut penser que même le fonctionnement des zones océaniques faisant l'objet d'un suivi « en continu » avec une résolution d'échantillonnage au maximum bimensuelle (*e.g.* sites BATS, DYFAMED, HOT) ou même des zones côtières par définition plus accessibles n'est que partiellement compris. L'outil satellital avec les capteurs infrarouges, « couleur de l'océan » ou encore altimétriques, effectif depuis une trentaine d'années maintenant a permis de révéler l'existence d'interactions jusqu'alors insoupçonnées entre les processus physiques et biogéochimiques (tourbillons, filaments, fronts à petite échelle et fugaces), mais cet outil ne dévoile les imbrications complexes (Fig. 5 et 6) qu'à la surface des océans.

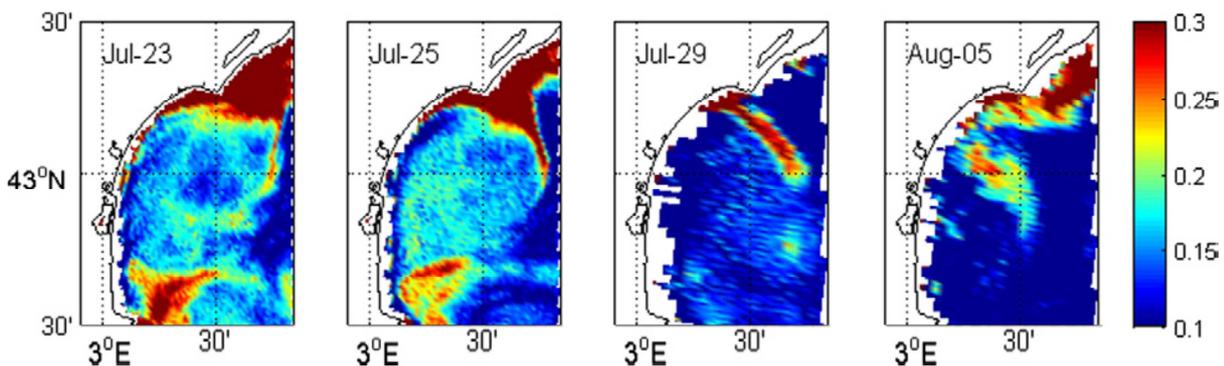


Figure 6 : Concentrations en chlorophylle (mg Chl m^{-3}) provenant du capteur SeaWiFs et traitées avec l'algorithme OC5 entre le 23 juillet et 5 aout 2001 en Méditerranée nord-occidentale. Cette séquence temporelle permet d'appréhender l'évolution rapide du phytoplancton en surface en relation avec une structure hydrodynamique, en l'occurrence ici un tourbillon anticyclonique côtier d'environ 20 km de diamètre moyen. D'après Campbell *et al.* (2013).

Aujourd'hui, même si les mesures classiques fondées sur l'analyse de l'eau recueillie dans des bouteilles (type Niskin[®], Go-FLO[®]) fixées le long d'un câble ou sur des carrousels restent l'approche universelle de l'observation de l'océan, on assiste depuis une décennie à l'émergence de techniques d'observation extrêmement variées, qui offrent à présent une

batterie importante d'instruments (gliders, flotteurs profileurs, AUV...). Ces instruments, grâce à des progrès dans l'autonomie, la miniaturisation, l'acquisition et la transmission d'informations à haute fréquence en temps réel, rendent possible un échantillonnage synoptique et/ou à très haute résolution spatiale et temporelle allié à une acquisition simultanée de plusieurs paramètres hydrographiques et biogéochimiques. Les résultats récoltés avec ces outils (Fig. 7) donnent une description totalement nouvelle de l'océan en termes de compréhension des échelles de temps et d'espace associés à certains processus fondamentaux (*e.g.* circulation des masses d'eau) pilotant la dynamique de l'écosystème planctonique jusqu'à des échelles très fines, en particulier en profondeur, par exemple aux niveaux des nutriclines et des maximum profonds de plancton.

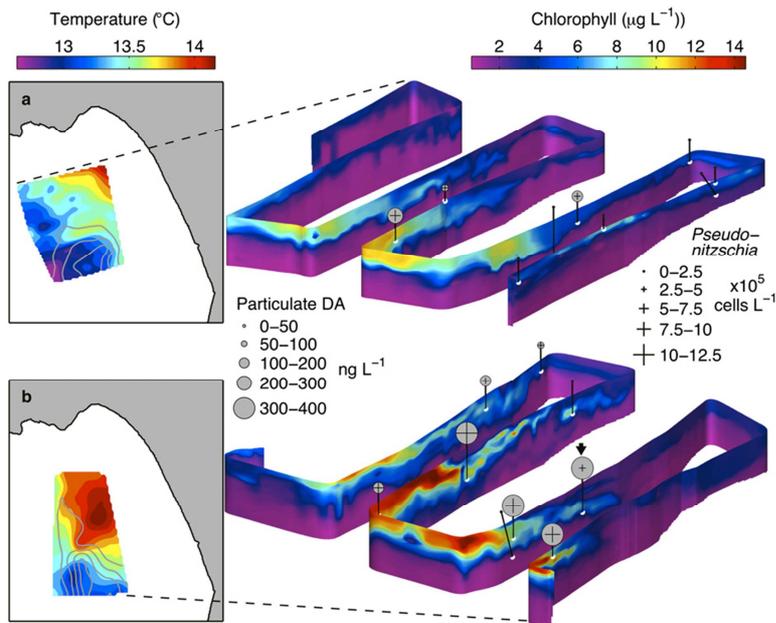


Figure 7: Distributions quasi-synoptiques en température (valeurs moyennes entre 2 et 15 m), concentrations en chlorophylle, abondance de diatomées toxiques (*Pseudonitzschia*), et en toxine (*Acide domoïque particulaire*) au cours de deux radiales séquentielles et consécutives de l'AUV *Dorado*® dans la baie de Monterey. Ce type d'AUV est capable de prélèvements *in situ* pour analyses ultérieures au laboratoire (ici abondances en diatomées et toxine domoïque), prélèvements matérialisés ici par les traits verticaux sur le trajet de l'AUV. D'après Ryan *et al.* (sous presse).

Dans la même ligne, une technique récente alliant miniaturisation des capteurs et écologie de certains mammifères marins permet d'échantillonner des régions très difficiles d'accès aux plateformes habituelles de prélèvements avec un rythme d'acquisition à très hautes fréquences spatiale et temporelle. Dans cette technique, l'animal remplace finalement le véhicule automatisé comme porteur de capteurs de mesures hydrographiques (sonde CTD) et/ou biogéochimiques (fluorescence). Les déplacements verticaux et horizontaux des animaux (en général des éléphants de mer) ont d'ores et déjà pu mettre en évidence les structures frontales complexes et la progression du front de glace de mer dans l'Océan Austral (Charrassin *et al.*, 2008) mais aussi tout récemment les influences des régimes lumière/mélange vertical dans le contrôle des efflorescences phytoplanctoniques dans la région des îles Kerguelen (Blain *et al.*, 2013).

Même si, comme on vient de le voir brièvement ci-dessus, il existe de nouvelles techniques d'acquisition de données très prometteuses pour améliorer la compréhension du rôle des processus physiques dans le fonctionnement des écosystèmes planctoniques, certaines échelles clés restent peu contraintes en termes d'échantillonnage notamment en ce qui concerne l'étude des variabilités à (sub)mésoéchelle sur de vastes régions et sur des échelles de temps allant au-delà de quelques semaines. En effet, les nouvelles techniques évoquées précédemment ne permettent encore que des études, certes intensives, mais de régions relativement restreintes (quelques dizaines à une centaine de km) et sur quelques semaines au maximum. On pense par exemple à l'étude de la variabilité interannuelle de processus à (sub)méso-échelle (extension des zones de convection profonde, événements extrêmes localisés pour étudier leur récurrence sur le long terme, *etc.*) et des conséquences sur l'écosystème (bilans de matière, changement des successions d'espèces, ...). Les flotteurs profileurs Bio-Argo du projet NAOS (*e.g.* Xing *et al.*, 2011) pourraient couvrir cet

échelle d'étude en particulier dans la dimension temporelle car ils ont une capacité d'acquisition à haute fréquence pendant plusieurs années mais ces plateformes restent à ce jour trop peu nombreuses (y compris en Méditerranée) pour former un réseau à assez haute résolution spatiale permettant de reconstruire des champs spatiaux eulériens de paramètres hydrographiques et/ou biogéochimiques.

* *
*

L'outil de modélisation apparaît comme la seule alternative actuellement pour représenter un spectre de variabilités à différentes échelles de temps et d'espace que cela soit pour des traceurs hydrographiques ou bien biogéochimiques dans le cas de modèles couplés. La gamme d'échelles d'étude d'un modèle dépend de deux couples de paramètres du modèle : i) sa résolution spatiale et son pas de temps qui définissent la plus haute résolution d'étude possible et ii) la durée de la simulation et l'emprise spatiale du modèle qui déterminent la plus basse résolution d'étude. Le modèle permet donc de quantifier l'impact de toute une gamme de variabilités d'un processus sur un autre processus.

La très grande majorité des modèles utilisés actuellement en Océanographie est constituée de modèles déterministes, c'est-à-dire que l'évolution des variables du système modélisé est déterminée par des relations de causes à effets (les processus). Ainsi, et par opposition aux modèles probabilistes, l'évolution temporelle des variables d'un modèle numérique déterministe à un instant $t+1$ est complètement déterminée par les valeurs de ces variables à l'instant t précédent. C'est principalement ce type d'approche qui a été utilisée dans les travaux de modélisation que j'ai développés jusqu'à présent. Ces modèles déterministes sont aujourd'hui utilisés pour mieux comprendre le fonctionnement de l'Océan mais aussi pour prédire son évolution. Il y a donc à la fois un aspect descriptif au sens large (validation des distributions observées, déconvolution des processus, *etc.*) et un aspect prédictif. Dans ce dernier cas, le modèle permet par exemple de tester des hypothèses sur l'évolution du système étudié en modifiant un ou des processus auquel le système est soumis. Cette stratégie d'application des codes numériques est valable en biogéochimie marine pélagique où la représentation numérique des cycles des principaux éléments biogènes (carbone, azote, phosphore, fer, *etc.*) est largement utilisée depuis presque une trentaine d'années maintenant mais cette stratégie prévaut, de la même façon, pour l'étude d'autres compartiments océaniques ou plus généralement terrestres (atmosphère, biosphère continentale, hydrosphère, *etc.*). L'outil de modélisation est donc très puissant mais il faut avoir conscience de ses limites, à savoir qu'il ne reste toujours qu'une approximation plus ou moins élaborée de la réalité observationnelle.

En ce qui concerne les codes de biogéochimie marine, leur élaboration et même leur utilisation requièrent de respecter plusieurs étapes pour tenter d'aboutir au meilleur modèle possible, c'est-à-dire un modèle qui possède une grande portabilité (au sens défini dans Friedrich *et al.*, 2007) et qui a donc toutes les chances d'avoir un caractère prédictif relativement juste. Cette stratégie de développement et d'utilisation des codes est celle qui a prévalu dans mes travaux de recherche jusqu'à présent. Premièrement, la représentation des processus pilotant l'évolution des variables modélisées doit avoir une base la plus mécaniste possible (*e.g.* Flynn, 2005 ; Baklouti *et al.*, 2006a) pour être adaptée à une large gamme de conditions environnementales diverses et donc conférer au modèle la qualité de portabilité. Dans l'idéal, cela ne nécessite plus de modifier le jeu des paramètres du modèle en fonction de la région océanique modélisée comme cela est encore souvent pratiqué. Deuxièmement, les modèles doivent se focaliser sur la représentation de certains groupes planctoniques ou niveaux trophiques clés (*plankton functional types*, *cf.* Le Quéré *et al.*, 2005) qui ont un rôle majeur, dits « fonctionnel », dans la dynamique des cycles biogéochimiques des principaux éléments biogènes dans l'Océan. Le nombre et le type de groupes clés à prendre en considération peuvent ensuite varier selon les prévalences observées dans la zone étudiée et surtout le questionnement scientifique. C'est finalement ce questionnement et les échelles de temps sur lesquelles on travaille qui vont déterminer le degré de complexité du modèle en termes de structure et de représentation des processus.

Une fois ces choix arrêtés, il est nécessaire d'éprouver le modèle en le confrontant à la réalité de données expérimentales à l'aide de métriques adaptées. Il s'agit de l'étape de validation ou au moins d'évaluation du modèle car la plupart du temps un certain nombre de variables d'état du modèle ne peuvent pas être confrontées à la réalité terrain parce que, soit elles n'ont pas de caractérisation biologique précise, soit elles ne peuvent pas être quantifiées à l'aide des techniques de mesures actuelles. A ce stade, le modèle n'est pas couplé à un modèle d'hydrodynamique marine et les données utilisées pour évaluer la qualité du modèle peuvent être des données récoltées en laboratoire (chémotats, batch) ou bien en milieu naturel confiné (mésocosmes). Cette démarche scientifique a prévalu lors de l'élaboration de la plateforme Eco3M et du premier exercice de validation d'une configuration donnée de cette plateforme (*cf.* section 3.1.2.; Baklouti *et al.*, 2006a,b). Le couplage à un modèle d'hydrodynamique marine peut ensuite intervenir. Très schématiquement, une fois le couplage effectué, les variables biogéochimiques deviennent des traceurs en général non conservatifs dans une masse d'eau et sont donc soumis aux effets physiques présents dans cette masse d'eau dont la taille est la maille du modèle. Ces effets qu'on appelle encore variables forçantes (disponibilité en lumière, transports) sont essentiellement pilotés par les flux radiatifs (lumière, chaleurs latente et sensible) et non radiatifs (tension de vent, pluies) à l'interface air-mer. Les flux radiatifs proviennent en général d'un modèle météorologique d'atmosphère et ils sont très importants pour le modèle biogéochimique car ils apportent la quantité de lumière disponible à un instant donné à la surface de l'océan, variable cruciale pour la répartition du plancton autotrophe non seulement en surface mais aussi jusqu'à la base de la zone euphotique. Les flux radiatifs vont aussi déterminer, *via* le modèle hydrodynamique, les températures de la couche océanique superficielle donc la répartition de la densité et ainsi l'état de stratification, la dissolution des gaz atmosphériques -pour certains biogéniques (*e.g.* CO₂)- mais aussi l'intensité des processus biogéochimiques (*e.g.* taux de croissance des organismes). Les flux non radiatifs vont déterminer *via* le modèle hydrodynamique la répartition de la salinité qui peut avoir un rôle important dans la structuration spatiale des organismes en milieu côtier mais aussi surtout les mélanges dans leur composante advective notamment (par les champs de tension de vent), processus qui a un rôle primordial dans la répartition du plancton et des nutriments dans l'Océan. Le transport diffusif des variables biogéochimiques est également pris en compte en particulier dans sa composante verticale, la composante horizontale étant plus souvent négligée, en l'occurrence si le pas de temps du modèle correspond à une diffusion horizontale « sous-maille ». Le code hydrodynamique permet donc de prendre en compte (*via* l'équation de conservation pour les transports) les influences de toutes les variables forçantes auxquelles une variable biogéochimique est soumise à un instant donné et qui sont susceptibles de faire varier sa concentration sur un pas de temps et dans une maille du modèle.

Quel que soit le degré de sophistication du modèle biogéochimique, qu'il s'agisse d'un modèle NPZD (*e.g.* Evans et Parslow, 1985 ; Franks et Chen, 1996) ou d'un modèle multi-éléments biogènes à groupes fonctionnels de plancton (*e.g.* Aumont *et al.*, 2003) couplé au modèle d'hydrodynamique marine, lorsqu'on a à disposition un tel outil, les possibilités d'études sont en vérité assez vastes dans le domaine de la biogéochimie marine. Les questionnements autour de l'impact des processus de circulation hydrodynamique (variabilités, intensité) dans la répartition des nutriments et du plancton à différentes échelles ou encore dans la valeur des bilans de matière biogène (flux d'exportation, productivité primaire, respiration, etc...) peuvent être adressés. Par exemple, quel est le rôle de la circulation à grande échelle dans le maintien de gradients trophiques au sein d'une région océanique donnée ? A quelle hauteur contribue l'activité des circulations hydrodynamiques à (sub)méso-échelle (filaments, tourbillons, ondes inertielles, ...) et des événements extrêmes (tempêtes, vagues de chaleur, etc...) dans les bilans de matière, *etc...* Ce sont là autant de questions importantes autour du rôle de l'Océan dans le cycle global du carbone auxquelles il ne peut être répondu actuellement que par la modélisation couplée qui permet l'intégration d'un grand nombre de processus (biologique et physiques) sur un large spectre d'échelles spatiales et temporelles.

La question du couplage d'un modèle biogéochimique de plancton ne s'entend pas seulement avec un modèle d'hydrodynamique marine mais aussi, et de plus en plus, avec un modèle de plus hauts niveaux trophiques (poissons en particulier). Outre le fait, que ce type de couplage puisse résoudre certains biais des modèles de bas niveaux trophiques (les problèmes liés à la fermeture, *cf.* section 3.1.4.), cet ensemble de modèles couplés (modèles « end-to-end », *e.g.* Travers *et al.*, 2009) qui a l'ambition de représenter l'écosystème des producteurs jusqu'au plus grands prédateurs, permet d'aborder la problématique des ressources marines pêchées, de comprendre leur répartition et aussi leurs fluctuations en fonction des conditions environnementales. Il y a aussi un aspect prédictif sur le devenir des stocks de ressources dans le contexte du changement climatique et d'une pression de pêche toujours plus importante (Cury *et al.*, 2008). Comme on le verra dans la suite de ce manuscrit (section 3.1.4.), il y a avant tout des verrous techniques à faire sauter au niveau du couplage de deux types de modèles assez différents dans leur conception et leur fonctionnement. Par exemple, il est nécessaire de « faire parler » un modèle de bas niveaux trophiques fondé sur la représentation de groupes fonctionnels de plancton dans un repère eulérien avec un modèle de hauts niveaux trophiques fondé sur une approche lagrangienne d'individus-centrés représentant des petits -voire gros- poissons pélagiques ayant des taux de croissance et cycles de vie très différents de ceux du plancton (Fig. 8).

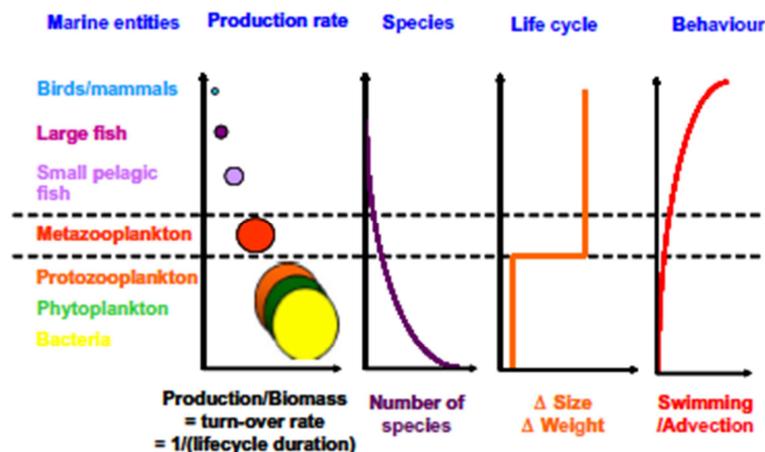


Figure 8 : Représentation schématique des différences clés en termes de production, de nombre d'espèces, de cycle de vie et de comportement natatoire entre les différents niveaux trophiques dans les écosystèmes marins (Carlotti et Poggiale, 2010).

* *
*

La thématique de recherche que j'ai développée depuis mon recrutement en 2001 concerne l'ensemble des points que je viens d'aborder dans cette dernière partie d'introduction. Cette thématique est centrée sur ***l'étude de l'impact des processus physiques sur la structuration spatio-temporelle du réseau trophique planctonique pélagique et sur les bilans d'éléments biogènes en mer Méditerranée.*** Ces études ont revêtu à la fois un caractère d'expérimentation *in situ* intensivement jusqu'en 2003 et aussi entre 2007 et 2010 : études sur le plateau du golfe du Lion pour évaluer l'impact des apports biogéochimiques des eaux du Rhône et de la circulation de plateau sur la dynamique planctonique et la stœchiométrie des éléments biogènes, étude des tourbillons de méso-échelle sur la structuration du réseau planctonique (campagnes LATEX) mais aussi un caractère d'expérimentations numériques en travaillant avec des modèles couplés à haute résolution spatiale sur l'ensemble du domaine nord-occidental en allant au-delà d'une simulation d'un seul cycle annuel destratification-stratification. Cette stratégie a ainsi permis de prendre en compte des processus hydrodynamiques au large (convection profonde) et ceux liés à la circulation du Courant Nord Méditerranéen en mers Ligure et Tyrrhénienne et donc

d'appréhender la variabilité interannuelle de la dynamique biogéochimique pélagique et son évolution possible dans le futur dans cette région océanique. Ces études numériques (mais toujours en lien avec la donnée terrain) ont utilisé d'abord des modèles biogéochimiques relativement rudimentaires (de type NPZD jusqu'en 2003-2004) puis des modèles beaucoup plus élaborés de type multi-éléments biogènes à groupes fonctionnels de plancton avec stœchiométrie interne flexible. J'ai ainsi participé, depuis 2004 au développement et à la diffusion de la plateforme de modélisation biogéochimique Eco3M qui sert de base actuellement au code biogéochimique utilisé dans les études précitées. Cela m'a amené à réfléchir sur les problématiques de fermeture des codes de bas niveaux trophiques et donc à travailler sur la représentation numérique des groupes fonctionnels clés de zooplancton et plus récemment en particulier, sur le couplage end-to-end avec des modèles de hauts niveaux trophiques de poissons.

Depuis mon recrutement, j'ai déjà connu trois laboratoires tous localisés à Marseille d'abord deux UMR successifs du Centre d'Océanologie de Marseille, le Laboratoire d'Océanographie Biogéochimique jusqu'en 2007 (LOB, dirigé par les Pr. B. Coste puis B. Queguiner), puis le Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique (LOPB, dirigé par le Pr. B. Queguiner, puis le Dr. F. Carlotti). Depuis 2012, l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO) au sein duquel j'effectue mes recherches fait partie de l'OSU Institut Pythéas et offre un cadre très intéressant pour le développement et la poursuite de mes activités car la modélisation couplée physique-biogéochimie est par nature très pluridisciplinaire. Ce type de modélisation d'écosystème requiert une base expérimentale et observationnelle diversifiée par exemple pour la formulation des processus et la validation des codes, base qui existait avant la création de cet institut mais qui s'est sensiblement renforcée depuis la structuration de notre laboratoire.

* *
*

Dans les sections suivantes, j'évoquerai d'abord en quoi l'étude de la biogéochimie marine de la mer Méditerranée peut faire progresser les connaissances sur le fonctionnement de la dynamique planctonique et des cycles d'éléments biogènes au niveau de l'Océan global ainsi que leurs évolutions possibles dans le futur. La mer Méditerranée est une région océanique soumise à d'intenses forçages atmosphériques (dépôts secs et humides importants, vents, évènements extrêmes) et continentaux (fleuves, ruissellement) et c'est donc une zone très intéressante pour étudier l'impact de ces forçages et leur variabilité sur la biogéochimie marine de cette zone. Ensuite, je parlerai des outils d'études de ces variabilités d'une part, sous l'angle des approches par modélisation et d'autre part sous celui des approches *in situ* (campagnes de terrain) et « *pseudo in situ* » (imagerie satellitale couleur de l'eau). Concernant le premier type d'approches, cette partie sera dédiée aux travaux sur l'amélioration de la représentation des processus biogéochimiques avec la mise en place de la plateforme Eco3M, les travaux sur la fermeture des codes de bas niveaux trophiques en lien avec la représentation du zooplancton et le couplage bidirectionnel avec le modèle de poissons OSMOSE. Je montrerai aussi l'intérêt de ces outils de modélisation pour la formation à la recherche et les transferts qu'il est possible de faire vers l'enseignement dès le niveau licence. Concernant les approches *in situ*, nous verrons en quoi les différentes stratégies d'échantillonnage (types lagrangien, eulérien), les échelles de temps et d'espace d'acquisition des données (campagnes ponctuelles, suivi à long terme en un point) ou encore l'utilisation de l'imagerie satellitale permettent de révéler l'échelle des variabilités des processus biogéochimiques en lien avec les processus physiques. On examinera également dans chacun des cas, quel est l'intérêt de ces séries de données de terrain et les limites correspondantes pour l'évaluation des sorties des codes couplés biogéochimie-physique. Après cette partie consacrée aux outils d'analyse développés et/ou utilisés dans mes recherches et enseignements, nous étudierons les impacts de processus à variabilité haute fréquence sur la stœchiométrie des éléments biogènes et la structuration de la communauté planctonique en Méditerranée nord-occidentale sous l'angle à la fois de la modélisation et de l'analyse de données *in situ*. Quelques exemples seront détaillés, celui des lentilles d'eau

dessalées d'origine rhodanienne et ceux des tourbillons, filaments et méandres associés au courant nord méditerranéen. Nous terminerons par une analyse des conséquences sur la biogéochimie marine de processus physiques dont la variabilité est pilotée à plus basse fréquence. Nous verrons que plusieurs études dans les thèses que j'ai co-dirigées ont montré que la variabilité interannuelle de l'intensité de la convection profonde au large pilote la structure de l'assemblage planctonique et les flux d'exportation de carbone dans le bassin nord-occidental. D'autres travaux, en utilisant les propriétés intégratives des modèles, ont permis d'analyser les effets potentiels du changement climatique sur les processus hydrodynamiques et les conséquences sur la dynamique des écosystèmes planctoniques à long terme.

En dernier lieu, je parlerai des perspectives de recherche que je souhaite développer pour les années à venir et qui portent dans trois directions : (i) Evaluations, à l'aide de la plateforme MORCE-MED, des bilans biogéochimiques globaux (bassins, sous-bassins méditerranéens) et rétroactions des forçages de l'atmosphère et des surfaces continentales en climat présent ; (ii) études sur la représentation numérique des transferts de matières biogènes vers les échelons trophiques supérieurs en vue d'améliorer la prédictibilité des modèles end-to-end pour la conservation de la biodiversité ; (iii) Evolutions et incertitudes sur les trajectoires de la biogéochimie marine en Méditerranée, études à l'aide d'un Regional Earth System Model.

II. VARIABILITE DES PROCESSUS PHYSIQUES ET DES DYNAMIQUES BIOGEOCHIMIQUES EN MEDITERRANEE NORD-OCCIDENTALE

II.1. Principaux questionnements scientifiques sur la Méditerranée et enjeux socio-économiques associés

Quels sont les intérêts scientifiques et les enjeux socio-économiques à étudier actuellement la mer Méditerranée ? Du point de vue strictement scientifique, la Méditerranée concentre, sur une région océanique relativement restreinte (moins de 1% de la surface globale océanique), un certain nombre de processus clés permettant de mieux comprendre le fonctionnement de l'Océan dans ses interactions avec l'atmosphère et les continents, dans les domaines de l'hydrodynamique, de la chimie ou encore de la biologie marines au sens large.

II.1.1. Une imbrication complexe entre processus physiques et dynamique des écosystèmes marins

Tout comme dans l'Océan global, il existe ainsi en Méditerranée une circulation thermo-haline qui est pilotée par un apport d'eau Atlantique et une sortie d'eaux méditerranéennes continus au détroit de Gibraltar auxquels vient s'ajouter l'existence de zones de convection profonde fonctionnant sur un mode identique à celui observé en Atlantique Nord. Mais contrairement à l'Océan global, les temps de résidence et de ventilation des eaux profondes sont très courts, de l'ordre de 70 ans environ (MerMex-Group, 2011), ce qui rend très sensible la Méditerranée et les écosystèmes associés à toute perturbation sur les flux d'échanges air-mer, continent-mer et aux frontières ouvertes (Gibraltar, Mer Noire). L'entrée d'eau en provenance de l'Atlantique et de Mer Noire s'explique par un bilan d'eau négatif d'environ 0,5 à 1 m a⁻¹ (Ribera d'Alcalà *et al.*, 2003), indiquant donc que les précipitations, le ruissellement et les apports par les fleuves ne compensent pas les pertes par évaporation. Le phénomène de convection profonde s'explique, quant à lui, par l'occurrence récurrente de vents du nord froids et secs très intenses durant les mois d'hiver provoquant une densification des eaux de surface par pertes de chaleurs et sur-salure et donc leur plongée jusqu'au fond (*e.g.* Gascard, 1978). Les zones de convection sont aux droits des régions continentales où les reliefs montagneux bordant les rivages nord s'interrompent, permettant aux flux atmosphériques venant du nord d'arriver jusqu'en Méditerranée (Millot et Taupier-Letage, 2005). En théorie à l'état stationnaire, *i.e.* sur des échelles de temps longues (interannuelle à pluri-décennale) et au niveau de l'ensemble du bassin, c'est la circulation thermo-haline qui pilote la quantité et la dispersion des éléments biogènes (Béthoux *et al.*, 1999) et affecte ainsi directement la distribution et le cycle saisonnier du phytoplancton (efflorescence ou non), et *in fine* le niveau de productivité potentielle disponible pour les échelons trophiques supérieurs. Les régimes météorologiques méditerranéens composés d'événements extrêmes soudains, courts mais intenses (crués, tempêtes, régimes de vents saisonniers, ...) suivis de périodes relativement plus calmes vont engendrer des circulations additionnelles à plus petites échelles spatiales et temporelles (*e.g.* Zakardjian et Prieur, 1998 ; Flexas *et al.*, 2002 ; Hamad *et al.*, 2005 ; Testor *et al.*, 2005 ; Petrenko *et al.*, 2005 ; Testor et Gascard, 2006). Ces circulations vont provoquer des modifications transitoires dans les distributions grande-échelle des éléments biogènes et du plancton et donc amener à une certaine régionalisation -en fait un patchiness- des régimes de productivité marine tel que c'est, d'ailleurs, régulièrement observé (*e.g.* Diaz *et al.*, 2000 ; Bosc *et al.*, 2004 ; D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà, 2009). Ces circulations créent aussi, souvent, des zones d'accumulation ou de rétention de planctons (*e.g.* Carlotti *et al.*, 2014) et de larves de poissons (*e.g.* Guizien *et al.*, 2012) et sont aussi des habitats favorables à la reproduction des poissons (Agostini et Bakun, 2002 ; Palomera *et al.*, 2007). Comme on peut le voir, la Méditerranée, encore plus qu'une autre région océanique sans doute, est le siège d'une imbrication de processus physiques complexes couplant atmosphère et océan à différentes échelles de temps et d'espace et impactant *in fine* la dynamique des écosystèmes marins de

manière fortement non linéaire. Cette région océanique est donc un cas-type très intéressant pour étudier les interactions entre processus physiques et biogéochimie marine au sens large.

II.1.2. Des spécificités biogéochimiques par rapport à l'Océan global

Tout comme de vastes régions océaniques (Longhurst, 2006), la Méditerranée est une zone pauvre en nutriments voire extrêmement pauvre pour le bassin oriental (*e.g.* Moutin et Raimbault, 2002). Cette oligotrophie quasi-généralisée s'explique par une faiblesse des apports fluviaux et du ruissellement mais surtout par une circulation anti-estuarienne qui provoque une exportation nette d'éléments nutritifs inorganiques du bassin oriental vers le bassin occidental au niveau du détroit de Sicile et d'autre part, du bassin occidental vers l'Océan Atlantique au niveau de Gibraltar (Sarmiento *et al.*, 1988 ; Béthoux *et al.*, 1998). L'enrichissement des eaux de surface en nutriments n'est finalement possible qu'épisodiquement, c'est-à-dire lorsque des processus physiques permettent la remontée d'eaux profondes ou intermédiaires (convection profonde, activité méso-échelle, upwelling) ou *via* des apports fluviaux directs en zones côtières. Sur des échelles de temps assez longues, la quantité d'éléments biogènes en Méditerranée va être contrôlée par les quantités apportées (fleuves, sources atmosphériques et souterraines, ruisselllements, etc...) et celles échangées aux détroits (Gibraltar, Bosphore) mais aussi par l'utilisation biologique de ces éléments et donc la stœchiométrie des organismes marins. Et concernant ces éléments biogènes, le questionnement scientifique le plus important en Méditerranée n'est pas fondamentalement leurs quantités absolues qui varient très lentement mais davantage la déviation observée des rapports d'abondance entre les principaux éléments biogènes (McGill, 1965) par rapport à ceux de l'Océan global, les rapports de Redfield (Redfield, 1934). La stœchiométrie élémentaire dans tous les compartiments (particulaire et dissous, inorganique et organique) montre un excès de carbone, un déficit en phosphore qui s'accroît d'ouest en est par rapport à l'azote (*e.g.* Coste *et al.*, 1984; Raimbault et Coste, 1990 ; Krom *et al.*, 1991), et un déficit sporadique en silicates (Béthoux *et al.*, 1998 ; 2002 ; Leblanc *et al.*, 2003). Plusieurs hypothèses ont été avancées depuis un certain nombre d'années pour expliquer cette déviation de la stœchiométrie en particulier pour celle des rapports N:P particulièrement élevés. La revue de Krom *et al.* (2010) fait le point, au moins pour le bassin oriental, sur ces différentes hypothèses, les trois principales étant la stœchiométrie des apports continentaux et atmosphériques (Fig. 9) associés à une faible dénitrification (Krom *et al.*, 2004), le processus de fixation d'azote (*e.g.* Pantoja *et al.*, 2002), l'adsorption du phosphate sur des particules (Krom *et al.*, 1991). Une étude récente à Gibraltar montre que cette déplétion ne serait pas due, en tout cas, à un apport appauvri en phosphate des eaux Atlantique qui seraient même davantage un vecteur d'enrichissement (Huertas *et al.*, 2012).

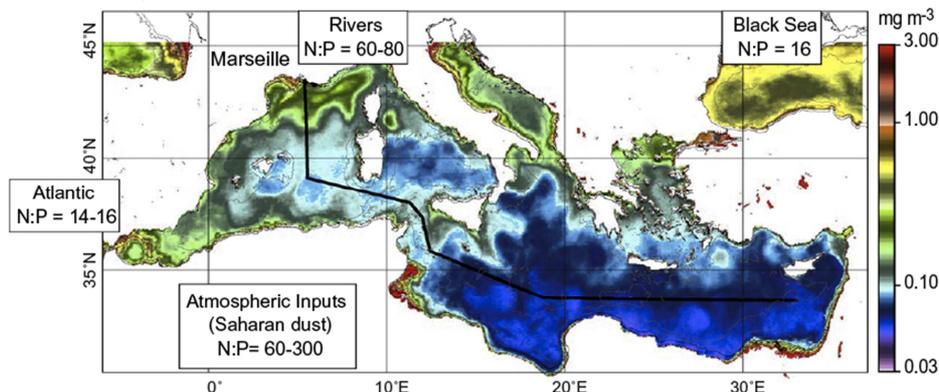


Figure 9 : Carte satellite (Aqua-MODIS) de la concentration moyenne en chlorophylle durant l'été 2007 en Méditerranée avec les rapports nitrate vs. phosphate des principales sources externes de nutriments. La ligne noire continue représente le trajet de la campagne BOUM transméditerranéenne juillet 2008. D'après MerMex-Group (2011).

Certaines de ces hypothèses ont, tour à tour, été rejetées ou confirmées au gré d'études ponctuelles sans clairement identifier le rôle réel de chaque processus dans la déviation des rapports d'abondance nitrate *vs.* phosphate. Récemment d'ailleurs, l'étude de Pujol-Pay *et al.* (2011) issue des données de la campagne transméditerranéenne BOUM (Fig. 9), apporte un questionnement supplémentaire à cette problématique en montrant que dans les eaux intermédiaires et profondes, les ratios nitrate *vs.* phosphate tendent vers les valeurs canoniques de Redfield dans les deux bassins ce qui entre en contradiction avec toutes les observations faites depuis plusieurs décennies. Des études supplémentaires sont sans doute encore nécessaires pour clarifier les raisons de cette spécificité biogéochimique mais qu'on peut retrouver dans d'autres régions océaniques (Atlantique sub-tropical nord, *e.g.* Ammerman *et al.*, 2003 ; Pacifique sub-tropical nord, *e.g.* Karl *et al.*, 2001). **C'est à ce niveau comme on le verra, à la fin du manuscrit dans la section *Perspectives*, que les modèles couplés physique-biogéochimie à l'échelle du bassin vont pouvoir être utilisés pour tester des hypothèses et répondre sur l'origine et le maintien de ce type de spécificités méditerranéennes.**

II.1.3. Des effets de la perturbation climatique déjà multiples et décelables

Les questionnements évoqués précédemment s'inscrivent dans l'hypothèse d'une mer Méditerranée à l'état stationnaire. Mais cette hypothèse aujourd'hui ne semble plus être atteinte compte tenu des pressions anthropiques directes et indirectes que cette région subit de manière croissante au fil du temps. Un rapport assez récent de l'Agence Européenne de l'Environnement (2006) indique que la population des pays riverains à la Méditerranée s'élevait à 450 millions d'habitants en 1996 contre 246 en 1960. L'augmentation ne cessera de continuer puisque ce chiffre passera à 520-570 millions en 2030. Cette pression démographique en essor est renforcée par le tourisme saisonnier qui ne représente pas moins du tiers du tourisme international mondial. Les 135 millions de touristes qui ont visité la région en 1996 vont passer à 235-300 millions par an au cours des vingt prochaines années. Cette démographie et ces flux saisonniers s'accompagnent d'un cortège de dégradations à partir des zones littorales mais aussi jusqu'en haute mer qui vont à terme modifier les équilibres biogéochimiques de la Méditerranée. Ces dégradations peuvent être liées à (i) des sources de pollutions situées à terre amenant directement des éléments chimiques biogènes ou non (eaux usées, ruissellements agricoles et urbains) et pouvant s'accumuler le long des réseaux trophiques (métaux lourds, substances radioactives, polluants organiques persistants) ou modifier localement la pénétration de la lumière (matières en suspension), (ii) des destructions et altération physiques des habitats littoraux naturels (disparition des zones humides « éponges ») accentuant le ruissellement et les apports continentaux notamment lors d'évènements extrêmes, (iii) pollution au large lié à l'important trafic maritime. Une série de problèmes émergents pouvant avoir des enjeux socio-économiques importants s'ensuit : invasions biologiques explosives et pullulantes (méduses, ...), surexploitations des ressources halieutiques, expansion de l'aquaculture, proliférations récurrentes d'algues nuisibles, eutrophisation. En retour, ces problèmes émergents pourraient avoir un impact sur le tourisme en général. L'ensemble des problèmes évoqués ci-dessus sont des effets directs de l'anthropisation de la Méditerranée mais il ne faut pas omettre les effets indirects et sous-jacents tels que ceux liés au changement global qui vont jouer en particulier sur les variables environnementales forçantes du milieu et donc *in fine* sur la répartition des éléments biogènes, du plancton et des organismes de plus hauts niveaux. L'atmosphère se réchauffant sous l'effet des émissions de gaz à effet de serre (0,6°C depuis la fin du XIX^{ème} siècle et plus de 2°C d'ici la fin du XXI^{ème} siècle, IPCC 2013), l'océan par transfert thermique emmagasine cette chaleur. Le dernier rapport du GIEC (IPCC 2013), dans ces conclusions, indique même que « le réchauffement océanique constitue l'essentiel de l'augmentation de la quantité d'énergie emmagasinée au sein du système climatique et représente plus de 90 % de l'énergie accumulée entre 1971 et 2010 (degré de confiance élevé). Il est quasiment certain que l'océan superficiel (jusqu'à 700 m de profondeur) s'est réchauffé entre 1971 et 2010, et il s'est probablement réchauffé entre les

années 1870 et 1971 ». La Méditerranée n'échappe pas à une tendance au réchauffement des eaux et le phénomène commence à être relativement bien documenté (voir la revue du MerMex-Group, 2011 ; Schroeder *et al.*, 2013). Les eaux de surface ont des tendances au réchauffement relativement rapides, de l'ordre de 0,03° à plus de 0,15°C par an (*e.g.* Nykjaer, 2009). Les eaux intermédiaires et profondes sont impactées avec des taux de réchauffement plus faibles mais non négligeables, entre trois et sept millièmes de degré par an (Béthoux et Gentili, 1996). Certaines études montrent que les tendances au réchauffement ne sont pas linéaires (Vargas-Yanez *et al.*, 2008) avec des accélérations du réchauffement en surface sur quelques années suivies de ralentissements sur les années suivantes. Il est nécessaire de rester prudent sur l'évaluation de ces tendances en raison du faible nombre de données et de leur répartition spatiale qui rendent l'estimation des tendances sensibles aux méthodes d'analyse. Cet état de fait plaide pour la mise en place d'observatoires pérennes à haute fréquence de mesures pour dégager des tendances fiables à long terme (Vargas-Yanez *et al.*, 2009). Le programme HYDROCHANGES mis en place par la CIESM depuis 2002 (CIESM, 2002) est constitué d'un réseau de mouillages équipés de capteurs CTD et/ou courantomètres dans l'ensemble de la Méditerranée (Fig. 10) et dont certains de ces mouillages sont en place depuis plus d'une vingtaine d'années (Schroeder *et al.*, 2013). Ce type de réseaux est destiné à l'étude de l'évolution des caractéristiques hydrologiques à long terme mais aussi des liens qui apparaissent entre les séries des sites pouvant mettre en évidence ces caractéristiques sur des échelles de temps plus courtes.

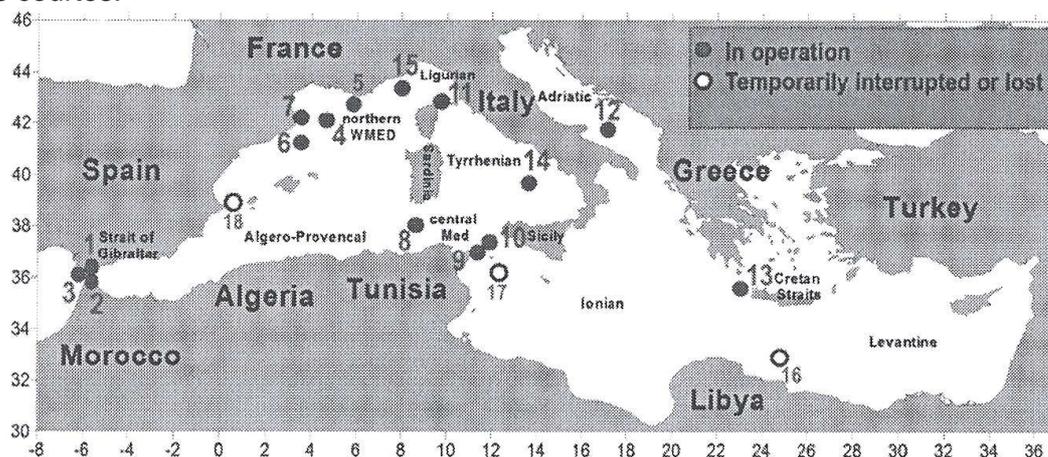


Figure 10 : Carte des différents sites du réseau HYDROCHANGES. Les numéros font référence aux caractéristiques techniques de chaque mouillage détaillées dans Schroeder *et al.* (2013).

La plupart des modèles couplés atmosphère-hydrodynamique régionaux à haute résolution prévoit, à partir des scénarios de changement climatique standards, un réchauffement hautement probable de l'ensemble de la mer Méditerranée au cours des 40 prochaines années (*e.g.* Dubois *et al.*, 2012). Les analyses des sorties de modèles montre que ce réchauffement a deux sources : d'une part un transfert net positif de chaleur depuis l'atmosphère qui induit un réchauffement des eaux de surface et d'autre part, un flux net positif par le détroit de Gibraltar. Les flux de chaleur latente et de courtes longueurs d'onde augmenteraient tandis que les flux de chaleur sensible et infrarouges diminueraient en raison de la réduction du couvert nuageux et des températures de surface de l'eau (rétroaction). Les bilans d'eau donnés par ces modèles montrent globalement un assèchement de cette région océanique avec d'une part une augmentation de l'évaporation (*ca.* 2%) et d'autre part une diminution des précipitations et des apports continentaux d'environ 10 et 15% respectivement par rapport à la période 1961-1990.

Il est donc hautement probable d'après les résultats des modèles régionaux climatiques couplés que cette augmentation de température se poursuive encore pendant des dizaines d'années avec des conséquences potentiellement importantes du point de vue de la

biogéochimie marine en Méditerranée. Des changements pourront intervenir à la fois sur la pompe de solubilité et la pompe biologique du carbone et sur les cycles des éléments biogènes associés, modifiant ainsi la productivité marine à différentes échelles d'espace et de temps dans cette région. Tout l'enjeu actuel est de savoir, finalement, dans quel sens sera modifiée cette productivité. Nous verrons, dans une partie des travaux de thèse que j'ai encadrés (*cf.* section II.5.2.), que certaines tendances notamment sur la pompe biologique du carbone se dessinent pour la fin du siècle en cours. Cependant, il reste des questionnements ouverts sur le fonctionnement d'une grande partie du système notamment la pompe de solubilité et les réponses adaptatives des organismes des protozoaires jusqu'aux métazoaires les plus complexes. Je reparlerai de ce volet d'étude dans mes perspectives de recherches à la fin du manuscrit (*cf.* section III.3.). L'augmentation de la température va d'une part jouer un rôle sur l'équilibre du système des carbonates qui contrôle le pH et la pression partielle de CO₂ dans l'eau. Par exemple la solubilité du dioxyde de carbone dans l'eau diminue avec une température croissante favorisant plutôt un dégazage (source) vers l'atmosphère, processus déjà démontré comme étant déjà en cours dans plusieurs régions océaniques (*e.g.* Le Quéré *et al.*, 2007 ; Watson *et al.*, 2009).

L'augmentation de la température de l'eau va aussi impacter l'hydrodynamique marine en particulier sur la dimension verticale, en renforçant la stratification de la colonne d'eau et défavorisant les mélanges diapycnaux. Dans ces conditions, le retour des sels nutritifs dans la couche éclairée est réduit et peut diminuer le niveau de productivité primaire (Doney, 2006). La structure des communautés planctonique semble également être impactée avec une progression du plancton de petite taille (composant la boucle microbienne) au détriment des plus grandes classes de taille et des réseaux trophiques courts. Ce basculement pourrait avoir des conséquences significatives sur la productivité de l'écosystème, sur les transferts de carbone et d'énergie vers les hauts niveaux trophiques et la capacité d'un écosystème à exporter du carbone vers les couches profondes dans un sens général de réduction. Mais, la température favorise -jusqu'à un certain point- la croissance des organismes en accélérant les processus physiologiques. Cela peut allonger par exemple la saison de croissance du phytoplancton, avec des efflorescences précoces comme on le verra (*cf.* section II.5.1.) mais cela favorise aussi le métabolisme de tous les organismes hétérotrophes (bactéries, animaux, etc...) qui sont à l'origine de la minéralisation de la matière organique et du retour vers l'atmosphère sous forme de CO₂ du carbone fixé par les autotrophes. Chez les métazoaires marins, l'activité métabolique alimente les processus de maintenance, de croissance, de reproduction (travaux de thèses de L. Eisenhauer et M. Vaugeois sur le mesozooplancton, *cf.* section II.3.1.4.) et impacte finalement le comportement de l'animal en terme de déplacement, de recherche de partenaire ou de stratégie de prédation. L'animal réagit à la modification de température soit directement *via* son activité métabolique jusqu'à un certain point qui constitue l'optimum thermique puis son activité décroît ensuite rapidement si la température augmente encore. La gamme de tolérance thermique est espèce-dépendante. Des adaptations génétiques ou non (sex-ratio, composition élémentaire, maturité sexuelle, etc...) peuvent se produire aussi. On comprend que ces différentes stratégies peuvent entraîner la disparition ou l'arrivée d'espèces dans une zone donnée lorsqu'une variable forçante comme la température va montrer des variations sur le long terme. Ces bouleversements, du point de vue écologique peuvent déstabiliser assez rapidement et abruptement les relations complexes au sein d'un réseau trophique en créant des découplages entre proies et prédateurs (pic d'abondances décalés, proies non consommées) ce qui peut entraîner des ruptures de transferts d'énergie et rendre des écosystèmes très peu productifs.

En détaillant ci-dessus, les effets directs et indirects de la température seule sur l'écosystème pélagique, on peut déjà clairement s'apercevoir que les impacts sont nombreux et complexes car la variable température intervient à différents niveaux de structuration du vivant, en fait de l'infra-cellulaire à l'inter-communautaire (Fig. 4). Mais d'autres variables forçantes modifiées par le changement global viennent aussi perturber le fonctionnement de ces écosystèmes. La composition chimique même du milieu marin est affectée avec

l'accumulation de CO₂ qui entraîne une diminution du pH de l'eau. Ce processus d'acidification semble particulièrement accentué en Méditerranée avec une diminution du pH estimée entre -0,14 to -0,05 unité depuis le début de l'industrialisation (Touratier et Goyet, 2011) contre -0,10 unité pour l'océan global (IPCC, 2013) ce qui pourrait, à terme, avoir des effets négatifs sur la productivité des organismes calcifiants. L'échelle de diminution du pH serait d'autant plus importante à préciser que ces organismes sont responsables, *via* la sédimentation carbonatée, d'un puits de carbone élevé en Méditerranée (Schneider *et al.*, 2007). Par conséquent, la diminution de la part de l'effet « ballast » dans l'exportation de matière particulaire pourrait réduire l'intensité de la pompe biologique. Plus globalement, les vitesses de chute du matériel particulaire qui sédimente pourrait diminuer aussi car des études expérimentales montrent que la production d'exo-polymères transparents (TEP) par le phytoplancton -notamment les diatomées- augmente lorsque le pH diminue (Engel, 2002 ; Thornton, 2009) et amène les micro-algues à un appauvrissement interne en carbone. Ces modifications physiologiques au niveau cellulaire provoqueraient, là encore, une diminution du rendement de la pompe biologique puisqu'une reminéralisation plus importante du matériel organique pourrait se produire dans la zone stratifiée superficielle.

L'ensemble de ces processus, à la fois d'ordres physique et biogéochimique, va déterminer le métabolisme net (Smith et Hollibaugh, 1993) de la Méditerranée, c'est-à-dire son statut de source ou de puits de CO₂ vis-à-vis de l'atmosphère. Dans une région océanique donnée, ce statut évolue bien entendu selon l'échelle de temps considérée (saisonnière *vs.* pluri-annuelle) mais il va aussi changer d'un endroit à un autre. En Méditerranée, quelques évaluations réalisées à partir de mesures directes des flux de CO₂ à l'interface air-océan existent au niveau local (*e.g.* Copin-Montégut *et al.*, 2004 ; Aït-Ameur et Goyet, 2006 ; Krasakopoulou *et al.*, 2007 ; De Carlo *et al.*, sous presse), en point fixe (*e.g.* Hood et Merlivat, 2001) et au niveau de sous-bassins (*e.g.* Krasakopoulou *et al.*, 2009). Ces jeux de données concernent généralement une courte période de temps (quelques semaines) avec une haute fréquence de mesures et plus rarement des périodes de temps plus longues (pluri-annuelle) mais dans ce cas-là couvertes par des mesures à plus basse fréquence (mensuelle). En revanche, les évaluations du métabolisme net au niveau de l'ensemble du bassin ont été assez rares jusqu'à présent. Les quelques estimations disponibles ont été réalisées à partir de méthodes indirectes c'est-à-dire soit déduites de bilans globaux de carbone (Copin-Montégut, 1993), soit extrapolées à partir d'un point fixe (Hood et Merlivat, 2001), soit encore évaluées à partir de l'outil satellite (D'Ortenzio *et al.*, 2008). Toutes ces études concourent à caractériser la Méditerranée comme étant un puits faible à moyen de CO₂ de l'ordre 0,02 à 1,85 10¹² molC a⁻¹. Mais ces quelques études suggèrent aussi une variabilité interannuelle importante du bilan (*e.g.* D'Ortenzio *et al.*, 2008) et un statut opposé du bassin ouest (puits important) et du bassin est (source importante). Une étude fondée sur une approche de modélisation en boîte (Louanchi *et al.*, 2009) suggère que ce bilan global ne serait plus à l'équilibre en étant passé d'une source faible nette (+0,05 10¹² molC a⁻¹) dans les années 60 à un puits faible net (-0,17 10¹² molC a⁻¹) dans les années 90.

Les changements dont on vient de montrer quelques exemples éloignent la Méditerranée d'un état stationnaire et devraient en théorie être plus rapides dans cette région que dans d'autres grands bassins océaniques étant donné son caractère quasi-fermé et surtout son temps de ventilation qui est beaucoup plus court (~70 ans) que la période d'industrialisation (environ 200 ans). Des estimations récentes de la pénétration du carbone d'origine anthropique en Méditerranée, plus fortes que dans d'autres régions océaniques (Schneider *et al.*, 2009 ; Lee *et al.*, 2011) démontre une fois encore cette propriété de la Méditerranée vis-à-vis du changement climatique. Cela fait de cette région océanique une espèce de laboratoire naturel permettant de tester sur des échelles spatiales et temporelles plus courtes, les effets de la perturbation climatique sur les processus hydrodynamiques et biogéochimiques et les conséquences potentielles sur les hauts niveaux trophiques avec une transposition possible des résultats obtenus à l'océan global.

II.2. La Méditerranée nord-occidentale en particulier

Le premier « terrain de jeux » que j'ai parcouru est le bassin de Méditerranée nord-occidentale qui est particulièrement adapté à ma thématique de recherche car il existe, dans cette zone océanique, un couplage étroit entre les processus physiques et la biogéochimie marine pélagique, couplage qui s'observe sur une gamme d'échelles spatiales et temporelles très variées.

Cette région présente en effet des aires de grande profondeur, siège de convections profondes dont l'intensité dépend de l'occurrence des vents du nord et nord-ouest en hiver (Herrmann *et al.*, 2010). Ces grands mouvements verticaux permettent la remontée d'eaux riches en sels nutritifs jusqu'en surface en hiver à l'origine d'efflorescences printanières très intenses au large (*e.g.* MEDOC-group, 1970). Cette région est aussi concernée par une circulation cyclonique de grande échelle (Courant Nord Méditerranée, CNM, Millot, 1999). Plutôt stable en été et vecteur d'oligotrophie dans le bassin nord-occidental, le Courant Nord est déstabilisé par les vents hivernaux accentuant la formation de méandres de méso-échelle associés à la veine principale de circulation (Millot, 1987, 1999 ; Alberola *et al.*, 1995 ; Sammari *et al.*, 1995 ; Conan *et al.*, 1998). Cette activité hydrodynamique de méso-échelle permet des efflorescences très localisées et fugaces (Diaz *et al.*, 2000 ; Niewiadomska *et al.*, 2008).

Le nord du bassin est constitué d'un plateau continental large (le golfe du Lion) recevant les eaux douces du premier fleuve de Méditerranée en termes de débit (*e.g.* Ludwig *et al.*, 2009), le Rhône, source de sels nutritifs et de matières organique et sédimentaire (Minas et Minas 1989 ; Videau et Leveau 1990 ; Sempéré *et al.*, 2000). Ces apports maintiennent une productivité importante tout au long de l'année sur le plateau continental (*e.g.* Bosc *et al.*, 2004). Enfin, les conditions atmosphériques y sont fortement contrastées, avec une succession d'étés secs et chauds et d'hivers froids et humides très ventés amenant à des apports ponctuels mais massifs de poussières d'origine saharienne (*e.g.* Guerzoni *et al.*, 1999 ; Ternon *et al.*, 2010). Les observations « couleur de l'océan » (*e.g.* D'Ortenzio et Ribera d'Alcalà, 2009) ou obtenues directement sur le terrain (*e.g.* revue de Lefèvre *et al.*, 1997) montrent que ces différents forçages physiques permettent la coexistence d'une grande diversité des régimes productifs en Méditerranée nord-occidentale.

Toute la difficulté, la complexité d'étude de cette région océanique est d'identifier et quantifier le rôle de tel ou tel processus physique sur l'évolution des assemblages planctoniques et des bilans d'éléments biogènes associés car les différents processus physiques agissent sur la dynamique biogéochimique à des échelles d'occurrence spatiales et temporelles très variées avec des interactions complexes et fortement non linéaires.

L'appréhension du rôle de ces phénomènes physiques sur la biogéochimie marine dans cette région ne peut se faire par la seule approche expérimentale de terrain. La modélisation, qui permet d'assurer à la fois la continuité spatio-temporelle et le lien entre les processus est l'outil principal utilisé dans mes recherches. Cet outil est le seul, actuellement, qui permet la déconvolution de l'effet de tel ou tel processus physique sur la biogéochimie marine.

II.3. Outils d'analyse des variabilités

Je présente dans cette partie les outils d'analyse que j'ai développés et/ou utilisés au cours de mes recherches. Deux types d'approches ont essentiellement été employés et souvent entremêlés, l'une alimentant l'autre. Il s'agit d'une part de l'approche par modélisation couplée. Je détaillerai le cheminement intellectuel et les raisons fondamentales qui nous ont poussés à un certain moment à développer une nouvelle plate-forme de modélisation biogéochimique, la plate-forme Eco3M. Je montrerai quelles passerelles peuvent être faites vers l'enseignement de la modélisation dès le niveau Licence grâce à cet outil. Enfin, je parlerai des travaux entrepris sur l'amélioration de la fermeture des codes biogéochimiques avec le raffinement du niveau zooplanctonique ainsi que les couplages effectués avec les modèles de hauts niveaux trophiques type OSMOSE. D'autre part, nous verrons en quoi les approches *in situ* de type eulérien menées jusqu'au milieu des années 2000 ont montré leurs limites dans l'étude des variabilités des processus biogéochimiques en Méditerranée nord-occidentale et pourquoi, suite à ces constatations, il a été nécessaire de réfléchir à d'autres stratégies notamment de type lagrangien. Nous analyserons les interactions possibles de ces jeux de données de terrain et aussi des données issues des satellites « couleur de l'océan » (appelées par la suite données « pseudo *in situ* ») avec les modèles couplés sur des aspects de validation des sorties numériques et de recherche des paramètres les plus adaptés pour les formulations mathématiques des processus.

II.3.1. Approches par modélisation

II.3.1.1. *Un premier code NPZD adapté à la biogéochimie méditerranéenne et ses limites.*

Jusqu'en 2004, le code biogéochimique utilisé dans mes travaux de recherche en particulier dans le cadre du chantier Méditerranée du Programme National d'Environnement Côtier (PNEC) a été un modèle de type NPZD que j'avais développé au cours de ma thèse de doctorat (Diaz, 2000). Ce modèle était issu de la génération des modèles de Fasham *et al.* (1990), c'est-à-dire une représentation de quelques compartiments génériques de plancton associée à l'hypothèse forte de l'azote comme principal élément limitant de la productivité primaire. Cependant, compte tenu de travaux antérieurs sur le rôle de l'abondance du phosphore dans le contrôle des productions bactérienne et primaire dans cette région de Méditerranée (*e.g.* Thingstad et Rassoulzadegan, 1995, 1999 ; Thingstad *et al.*, 1998 ; Diaz *et al.*, 2001) et voulant toujours essayer d'intégrer au plus près les observations de terrain dans les modèles biogéochimiques, j'avais introduit parallèlement à la représentation du cycle de l'azote, un cycle du phosphore, les deux cycles étant couplés au niveau de la formulation d'une co-limitation azote-phosphore sur la croissance du groupe phytoplanctonique générique (Fig. 11). Cette approche de couplage de deux cycles d'éléments biogènes était relativement originale à l'époque car il n'y avait eu, jusqu'à lors, que des applications utilisant un modèle NPZD strict, donc fondé sur l'azote dans cette région océanique (Tusseau *et al.*, 1997, 1998 ; Lévy *et al.*, 1998 ; Lacroix et Nival, 1998 ; Lacroix et Grégoire, 2002). On peut cependant citer les travaux de modélisation écosystémique de Valérie Andersen (*e.g.* Andersen et Rassoulzadegan, 1991) représentant une croissance des diatomées contrôlée par l'abondance de nitrate et de silicates. Un autre point original était que toutes ces études s'intéressaient soit à la reproduction des dynamiques saisonnières ou bien annuelles relativement aux données du point fixe DyFaMed tandis que les applications de modélisation que je développais étaient plutôt centrées sur la reproduction d'événements à haute fréquence temporelle (jours à mois) et à petite échelle spatiale (mesoéchelle) comme on le verra dans l'exemple présenté ci-après.

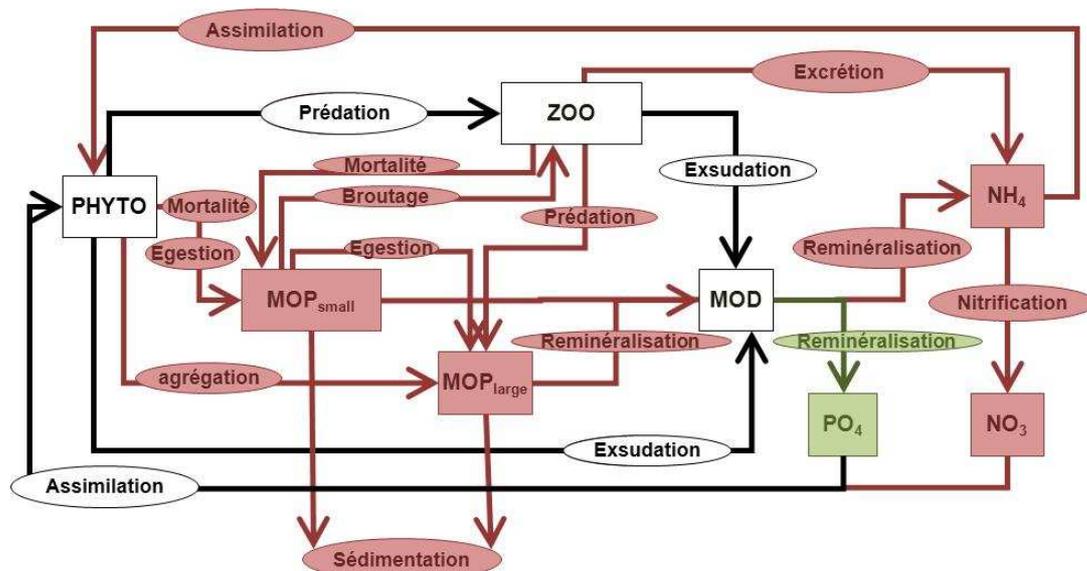


Figure 11 : Schéma conceptuel du modèle NPZD adapté à la Méditerranée via l'adjonction d'un cycle du phosphore et utilisé dans les travaux du PNEC Chantier Méditerranée jusqu'en 2004 (e.g. Diaz *et al.*, 2003). En rouge, variables et flux exprimés en azote ; en vert, variables et flux exprimés en phosphore. En noir, variables et flux exprimés en azote et phosphore.

Ce modèle a été utilisé au cours de la thèse d'Emilie BONNIN et les résultats de ce modèle ont été régulièrement présentés dans le cadre de colloques nationaux du Programme National d'Océanographie Côtier volet Méditerranée entre 2001 et 2005 (*cf. cv.*, p. 115) et aussi dans un colloque international (Leredde *et al.*, 2001). Les travaux de thèse d'E. Bonnin notamment ceux concernant l'exportation de la matière organique n'ont pas été à proprement parler valorisés par une publication dans une revue à comité de lecture suite à l'abandon de sa thèse et on peut le regretter. Néanmoins, ce modèle a été employé dans trois publications à comité de lecture : une version simplifiée de ce code NPZD (sans détritux) a été publiée sur une étude d'optimisation des paramètres d'un modèle par assimilation variationnelle (Leredde *et al.*, 2005). Cette méthode d'assimilation a un intérêt particulier pour calibrer les paramètres des formulations mathématiques des processus dans les modèles d'écosystème pélagique, paramètres dont les valeurs sont souvent incertaines. Par ailleurs, le code NPZD couplé à Symphonie a été utilisé pour reproduire les dynamiques biogéochimiques saisonnière et annuelle dans une zone proche du delta du Rhône dans le but de prévenir les évènements d'eutrophisation observés dans le golfe de Fos (Fontana *et al.*, 2009, 2010). Ces études ont aussi permis de tester un schéma d'assimilation séquentielle de données chlorophylle SeaWifs (filtre SEEK) dans le modèle couplé en vue d'améliorer sa prédictibilité.

D'une manière générale, les possibilités d'investigation du fonctionnement de l'écosystème pélagique et de ses transformations face au changement climatique par exemple se révèlent assez limitées avec les codes biogéochimiques de type NPZD en raison de leur extrême simplicité structurelle et des hypothèses fortes qui sous-tendent ce genre de modèles (e.g. pas de flexibilité élémentaire). L'utilisation de ce type de modèles biogéochimiques pour la Méditerranée est d'autant plus discutable que cette zone océanique présente des particularités dans son fonctionnement écosystémique par rapport à l'Océan global. La Méditerranée recèle une diversité considérable au niveau des protozoaires (virus, bactéries, phytoplancton, flagellés et ciliés) et du zooplancton (revue de Siokou-Frangou *et al.*, 2010 ; e.g. Christaki *et al.*, 2011 ; Nowaczyk *et al.*, 2011). Une variabilité extraordinaire de cette diversité est aussi observée sur des échelles de temps et d'espace assez courtes avec des allers-retours rapides entre une communauté planctonique dominée par la boucle microbienne et une communauté dominée par les diatomées selon la disponibilité des sels nutritifs et de leurs abondances respectives (e.g. Marty *et al.*, 2002 ; Lucea *et al.*, 2003 ;

Crombet *et al.*, 2011) ainsi que des prédateurs qui présentent eux aussi une grande diversité dans leurs modes de prédation (*e.g.* Christaki *et al.*, 1999, 2001 ; revue de Siokou-Frangou *et al.*, 2010). Du point de vue bottom-up, on peut citer aussi le rôle important de l'élément phosphore dans le contrôle des productions picoplanctonique et bactérienne (*e.g.* Thingstad *et al.*, 1998 ; Diaz *et al.*, 2001 ; Moutin *et al.*, 2002). L'ensemble de ces spécificités font émerger des mécanismes écologiques particuliers de raccourcis trophiques (*e.g.* Thingstad *et al.*, 2005) qui permettent le maintien d'une exportation conséquente de carbone vers le fond malgré une abondance globalement faible en sels nutritifs.

II.3.1.2. Implémentation de la plate-forme Eco3M et modèle Eco3M-Med pour la Méditerranée

L'objectif de cette activité de recherche lancée au printemps 2003 a été d'aboutir assez rapidement à la mise à disposition d'une plate-forme de modélisation biogéochimique ayant la capacité de représenter facilement plusieurs groupes fonctionnels de plancton (au sens de « *Plankton Functional Types* » PFT, Le Quéré *et al.*, 2005) et plusieurs cycles d'éléments chimiques majeurs. Cette réflexion a été menée au sein d'un groupe restreint de chercheurs du laboratoire (M. Baklouti, F. Diaz, C. Pinazo et B. Queguiner) et a permis d'aboutir en 2004 à la création de la plate-forme Eco3M (Ecological Modular Mechanistic Model). Cette plate-forme a été conçue pour être utilisable de façon modulaire aussi bien dans le choix des variables d'état que des processus biogéochimiques ou écologiques qui relient les variables entre elles. Ce travail important a été publié en 2006 dans la revue *Progress in Oceanography* (Baklouti *et al.*, 2006a). Après la phase de construction technique de la plate-forme réalisée par M. Baklouti et V. Faure (Baklouti *et al.*, 2006b), il a fallu faire des vérifications sur la cohérence de fonctionnement de cet outil et j'ai comparé notamment les résultats produits par le code NPZD que j'avais jusqu'alors utilisé avec ceux fournis par la plate-forme Eco3M à structure et processus identiques, et ce, indépendamment de toute code hydrodynamique. Une fois ces premiers tests concluants, j'ai ensuite couplé Eco3M à la plate-forme hydrodynamique d'océan côtier Symphonie avec laquelle je travaillais depuis un certain nombre d'années. Cette étape, essentiellement technique s'est faite en étroite collaboration avec des chercheurs du Laboratoire d'Aérodynamique (C. Estournel, P. Marsaleix) et a nécessité d'accorder les codes entre eux en créant des routines de couplage. Ces routines géraient en particulier le transfert des solutions des processus sources et puits biogéochimiques vers le code hydrodynamique et leur retour vers le module biogéochimique après passage dans les équations de transport et diffusion des traceurs biogéochimiques.

J'ai fait une ré-analyse approfondie des données des campagnes de la phase I (1998-2001) du PNEC-Méditerranée *Chantier golfe du Lion* et en particulier les campagnes saisonnières MOOGLi, le suivi pluri-annuel en point fixe SOFi. J'ai associé cette ré-analyse à un important travail de fond bibliographique. Cette étape de travail avait pour but, dans un premier temps, de dégager les communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques dominantes aussi bien en biomasse qu'en terme d'activité dans l'écosystème pélagique de Méditerranée nord-occidentale. Ainsi, cela a permis d'aboutir à une structure de modèle (ci-après dénommé Eco3M-MED) suffisamment complexe (mais pas trop non plus) pour représenter de manière réaliste l'évolution saisonnière de l'écosystème pélagique de Méditerranée nord-occidentale (Herrmann *et al.*, 2013). Les travaux ont démontré que la structure de la communauté planctonique susceptible de reproduire au mieux les variations saisonnières observées pouvait être constituée des groupes suivants : parmi le phytoplancton, une communauté de trois groupes de PFT ayant des fonctionnalités différentes au sein de l'écosystème doit être considérée : les cyanobactéries (*Synechococcus*) -picophytoplancton, <2 µm- pour leur rôle potentiel dans la fixation d'azote moléculaire en Méditerranée (*e.g.* Le Moal et Biegala, 2009) et leur rôle crucial dans l'utilisation des nutriments régénérés en période stratifiée (Moutin *et al.*, 2002), un groupe générique de diatomées (microphytoplancton, 20-200 µm) du fait de fortes abondances détectées non seulement au printemps mais aussi en période hivernale de « pré-conditionning » (intense mélange de la colonne d'eau) et qui sont susceptibles,

dans cette dernière période d'être à l'origine des efflorescences très transitoires déjà observées avec de fortes potentialités d'exportation de matière vers le fond. Enfin, un dernier groupe hétérogène (nanophytoplancton, 2-20 μm) est constitué par des flagellés autotrophes dont l'abondance est importante en fin de période stratifiée et par d'autres groupes tels que les cryptophycées ; les flagellés ont un rôle important dans l'utilisation de la matière organique dissoute labile dont les stocks sont importants en fin d'été et dans la nutrition des échelons trophiques supérieurs, en particulier celle du microzooplancton. Concernant les organismes hétérotrophes, quatre groupes ont été considérés : (i) les pico-hétérotrophes (principalement les bactéries, 0,3-1 μm) qui reminéralisent la matière organique et peuvent entrer en compétition, dans certaines circonstances, avec le picophytoplancton pour les sels nutritifs (en particulier le phosphate en Méditerranée, Thingstad *et al.*, 1998), (ii) le nanozooplancton (5-50 μm , principalement les flagellés bactériovores et les plus petits des ciliés) consommateur de bactéries et de *Synechococcus*, (iii) le microzooplancton (50-200 μm , principalement des ciliés et les plus gros flagellés) ont des caractéristiques (croissance, taux d'ingestion...) proche du groupe précédent mais avec un spectre de proies plus large et une capacité à consommer les plus petites diatomées, (iv) un compartiment de mesozooplancton (>200 μm , principalement des copépodes mais aussi des amphipodes et appendiculaires) herbivore sur les plus grandes catégories de plancton et produisant des détritiques (fèces, logettes...) à sédimentation rapide. L'inclusion de la boucle microbienne (ciliés, flagellés et bactéries) et des flux associés (prédation, excrétion,...) a été réalisée au cours du stage de Master Recherche de Nicolas FLAHAUT (Flahaut, 2006) co-encadré avec M. Baklouti et T. Moutin.

Quatre compartiments de matière inorganique dissoute ont été retenus. Pour l'azote, nitrate et ammonium sont distingués en raison de leurs apports différentiels par les rivières et leur rôle distinct dans le fonctionnement de l'écosystème pélagique (production nouvelle *vs.* régénérée). Le phosphore inorganique dissous est considéré sous la forme de phosphate car il joue un rôle très important dans le contrôle de la production primaire en raison de sa faible disponibilité (Diaz *et al.*, 2001 ; Marty *et al.*, 2002). Les silicates dissous sont aussi pris en considération car ce sel nutritif absorbé par les diatomées peut limiter ponctuellement leur développement en Méditerranée nord-occidentale en fin d'efflorescence par exemple (Leblanc *et al.*, 2003). La matière organique dissoute sous la forme carbone, azote et phosphore est représentée car elle sert de substrat aux bactéries hétérotrophes et pour son importance dans l'estimation précise de la production exportée (accumulation saisonnière dans la zone stratifiée, Avril, 2002). La matière organique particulaire (sous forme de carbone, azote, phosphore et chlorophylle) est divisée en deux classes de taille en fonction de leur vitesse de sédimentation. Tous les compartiments de phytoplancton et de matière organique sont représentés sous la forme de plusieurs éléments carbone, chlorophylle (le cas échéant autotrophes, détritiques), azote, phosphore, et silicium dont les contenus varient au cours du temps en fonction de la disponibilité extérieure en éléments chimiques pour les osmotrophes (Fig. 12). Les différents groupes de zooplancton et les bactéries hétérotrophes sont seulement représentés en terme de carbone car leurs contenus internes en éléments biogènes sont considérés comme invariants (homéostasie) même si leur flux d'excrétion et d'exsudation varie en composition élémentaire de manière implicite selon la composition de leur nourriture selon le modèle d'Anderson et Pondaven (2003). Le modèle est donc par construction à stoechiométrie élémentaire variable (dit « non-redfieldien ») et donc particulièrement bien adapté à la représentation de l'écosystème pélagique méditerranéen. Le modèle Eco3M-MED sous cette structure (Fig. 12) a été disponible à partir du milieu de l'année 2006 et a été utilisé dans les thèses de Marine Herrmann (Herrmann, 2007) et Pierre-Amaël Auger (Auger, 2011).

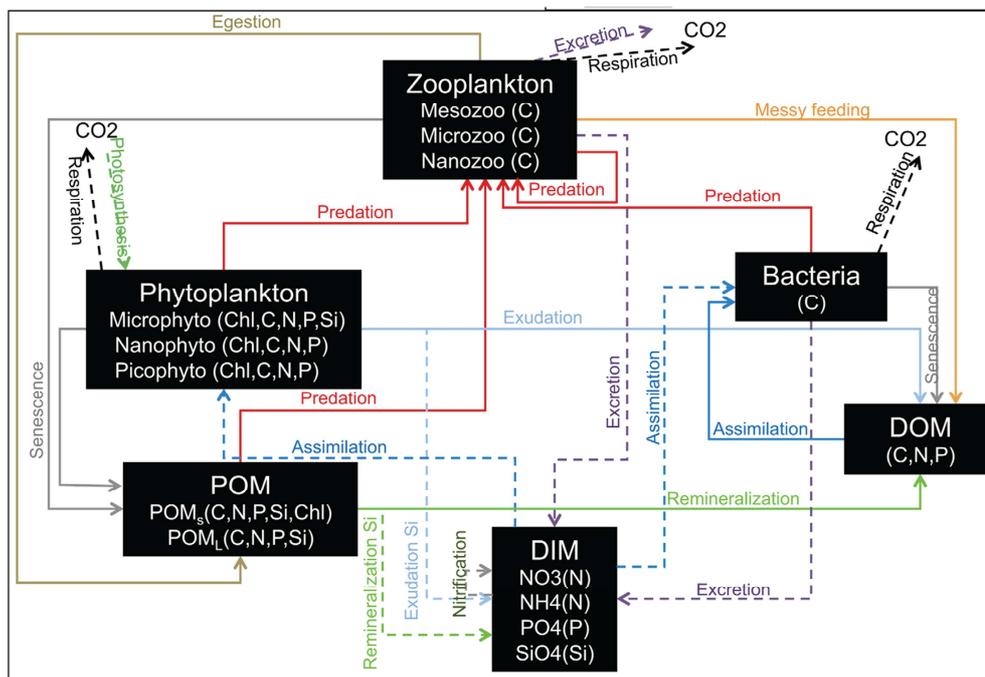


Figure 12 : Schéma conceptuel du modèle d'écosystème pélagique : groupes fonctionnels, éléments biogènes et chimiques considérés et processus biogéochimiques associés. Les flèches en traits pleins représentent les flux de matière organique tandis que celles en pointillés représentent les flux de matières inorganiques (e.g. Herrmann *et al.*, 2013).

Par la suite, j'ai fait évoluer légèrement la version précédente de ce code pour la thèse de Rose Campbell (Campbell, 2012) ainsi que pour le stage de Master Recherche de Maxime Vaugeois (Vaugeois, 2010). Les raisons en sont les suivantes : même si l'hypothèse d'homéostasie semble justifiée pour le mésozooplancton (e.g. Sterner et Robinson, 1994), des expériences de laboratoire et des données de terrain (Eccleston-Parry et Leadbeater, 1995; Vrede *et al.*, 2002; Makino *et al.*, 2003) ne montrent pas clairement un équilibre élémentaire pour les unicellulaires hétérotrophes. C'est pourquoi j'avais fait le choix de représenter les protistes prédateurs et les bactéries hétérotrophes dans une stœchiométrie variable et modulée par les flux d'exsudation et d'absorption/excrétion de matière organique dissoute à la manière de Baklouti *et al.* (2011). Une autre modification importante par rapport aux versions précédentes concernait l'inclusion d'un contrôle plus réaliste par la température de la croissance des groupes phytoplanctoniques (inclusion de la thermo-inhibition, Eppley *et al.*, 1972).

Ces différentes versions de modèle sont à la base des résultats et analyses présentés dans les récentes publications d'Auger *et al.* (2011), Campbell *et al.* (2013), Herrmann *et al.* (2013). Ce code d'écosystème planctonique couplé au code Symphonie a été aussi largement utilisé en versions 1D et 3D dans la thèse de L. Eisenhauer (Eisenhauer, 2011) que je n'encadrai pas directement mais dont les contours du sujet requerraient l'emploi de ce type de modèle. Ce travail a donné lieu à deux publications (Eisenhauer *et al.*, 2009 ; Carlotti *et al.*, 2014) dont je détaillerai les principaux résultats dans la suite du manuscrit.

Plus généralement, le contenu de la plate-forme de modélisation biogéochimique Eco3M évolue aujourd'hui en permanence et ne se limite pas bien évidemment aux travaux précités. Ainsi, la bibliothèque numérique de formulation des processus biogéochimiques est continuellement enrichie par les différents utilisateurs de l'outil. Différentes configurations de modèles biogéochimiques sont ou ont été disponibles au MIO de façon à répondre au mieux aux spécificités des sites étudiés. On peut citer quelques applications : estuaire du fleuve Sénégal (Baklouti *et al.*, 2011) mettant en œuvre un couplage entre le code hydrodynamique Mobeehdyc et la plate-forme Eco3M, Lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie où est mis en œuvre un couplage entre la plate-forme Eco3M et le code hydrodynamique MARS3D dans

trois thèses (Faure *et al.*, 2010 ; Hochard *et al.*, 2012 ; Fuchs *et al.*, 2013), Baie de Marseille dans le cadre du projet MASSILIA (Thèse en cours de M. Fraysse, C. Pinazo) avec un couplage MAR3D-Eco3M en version parallélisée. Enfin plus récemment, une autre application du couplage MARS3D-Eco3M (ANR COSTAS, F. Carlotti) a été étendue au bassin nord-occidental méditerranéen (Alekseenko *et al.*, 2014) et adaptée à l'advection d'organismes à stœchiométrie variable (Baklouti *et al.*, en révision). Les avancées de ces travaux se trouvent, entre autres, dans la représentation des organismes en abondances cellulaires (Mauriac *et al.*, 2011) ainsi qu'une résolution spatiale forte (1,2 km) permettant d'étudier l'impact des structures hydrodynamiques de sub-mésoséchelle sur les flux biogéochimiques et la structuration des niveaux inférieurs du réseau planctonique.

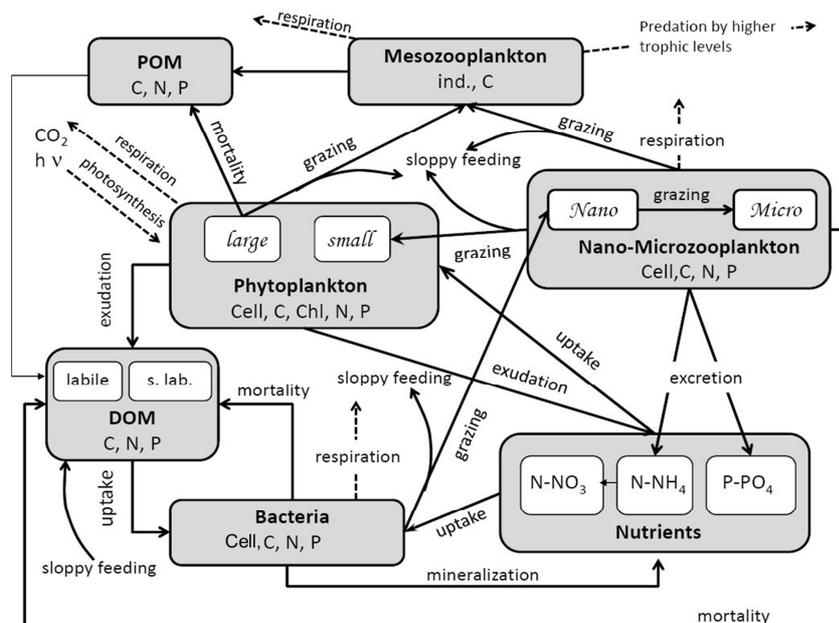


Figure 13 : Schéma conceptuel du modèle Eco3M-Med : groupes fonctionnels, éléments biogènes et chimiques, abondances cellulaires considérés et processus biogéochimiques associés. Les flux de matière entre les compartiments sont indiqués par les flèches pleines. Les flèches pointillées montrent les flux d'échange avec le milieu extérieur (D'après Guyennon *et al.*, 2013 ; Alekseenko *et al.*, 2014).

Nous avons décidé en 2011 de converger M. Baklouti et moi-même vers une version commune d'écosystème planctonique numérique et des processus associés pour une applicabilité en Méditerranée. Cette démarche s'est faite dans un souci de cohérence scientifique et de plus grande lisibilité vis-à-vis de la communauté extérieure étant donné le nombre déjà important de versions de code qui existent actuellement dans notre laboratoire. Cette version de modèle, dénommée Eco3M-Med et disponible sur la plate-forme Eco3M associe des éléments des versions de codes utilisés dans les thèses de M. Herrmann et P-A. Auger et de la version plus hauturière adaptée à un environnement oligotrophe incluant un module de boucle microbienne réaliste et des processus fortement corrélés à l'état nutritionnel interne des cellules (Mauriac *et al.*, 2011). Nous pensons qu'Eco3M-Med (Fig. 13) est le mieux à même de représenter la diversité de la structure planctonique et de son activité en Méditerranée influencée par la variabilité des limitations nutritives et des modes de prédation. Par rapport aux versions utilisées dans mes travaux précédents, Eco3M-Med dont la première application vient d'être publiée (Alekseenko *et al.*, 2014) est, par certains aspects, plus complexe (abondance cellulaire, davantage de processus reliés à la stœchiométrie interne) et plus simple (absence de groupe de phytoplancton intermédiaire et de silicates, pas de contrôle par la température). Le choix par exemple d'exprimer les variables en terme d'abondance cellulaire a été fait pour augmenter les possibilités de validation des sorties de modèles étant donné l'utilisation maintenant en routine et *in situ* d'appareils comme le LISST, le LOPC ou encore le cytomètre en flux. Ce choix

d'abondances permet aussi de découpler croissance et division cellulaire. Nous avons également fait l'hypothèse que l'abondance de silicates n'affectait pas le développement des diatomées en Méditerranée conformément aux observations de Marty *et al.* (2002) mais d'autres études suggèrent que cet élément le serait potentiellement à certaines périodes très resserrées de l'année (*e.g.* Leblanc *et al.*, 2003). Sur le long terme, les apports en silicates *via* les rivières seraient en diminution par rapport à ceux d'azote et de phosphore (Ludwig *et al.*, 2009) et le contrôle de la croissance des diatomées pourrait devenir plus important amenant à reconsidérer notre hypothèse dans l'optique de simulations pluri-décennales prédictives par exemple. Ces choix résultent donc d'un compromis entre réalisme acceptable et coup numérique liée à une trop grande complexité mais peuvent évoluer aussi en fonction du questionnement scientifique de l'étude par modélisation.

Eco3M-Med est la version actuellement utilisée dans la thèse d'Arnaud Guyennon (financement de la région PACA, 2011-2014) dont le sujet porte sur l'étude de la « *contribution du plancton marin à la séquestration du carbone atmosphérique en Méditerranée* ». Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre d'une collaboration étroite développée depuis presque trois ans maintenant avec l'équipe UME de l'ENSTA-ParisTech (K. Béranger *et al.*) à travers le programme SIMED-2 (financement GMMC, 2011-2013+2014, PI. K. Béranger/T. Arsouze) et avec le LSCE (J-C. Dutay *et al.*) dans le cadre du projet MED-ICCBIO (financement GIS Climat-Environnement-Société, 2011-2013). SIMED-2 est un projet en partenariat renforcé regroupant une quinzaine de laboratoires nationaux dont un des objectifs principaux est de modéliser la circulation générale en Méditerranée à méso-échelle en climat présent. Le projet SIMED-2 s'insère dans le programme intégré MISTRALS (INSU/CNRS), et plus spécifiquement dans les volets HyMEX (Hydrological cycle in the Mediterranean EXperiment) and MerMEX (Marine Ecosystems Response in the Mediterranean EXperiment) portant sur la réponse des écosystèmes méditerranéens au changement global. Le projet MED-ICCBIO a apporté un financement à l'origine de l'embauche, pendant 18 mois, d'un ingénieur de recherche (A. Sambe) qui a fait le travail de couplage entre la plate-forme Eco3M et la plate-forme NEMO. Arnaud Guyennon a actuellement à disposition pour mener à bien sa thèse ce code couplé sur une emprise spatiale couvrant l'ensemble du bassin méditerranéen et sur une période de simulation réaliste allant de 1970 à 2010 avec une résolution spatiale au $1/12^\circ$ de degré (6-8 km). Je parlerai précisément des premiers résultats de thèse d'Arnaud Guyennon dans la section « Perspectives » de mon manuscrit car ils ouvrent des champs d'investigations futures assez vastes. Un des objectifs du projet SIMED-2 dont une prolongation d'un an a été récemment entérinée, est d'avoir à disposition un modèle de circulation hydrodynamique sur base NEMO au $1/36^\circ$ de degré (2-3 km) représentant à la fois les circulations thermo-haline et cyclonique ainsi que les méandres et tourbillons à (sub-)mésos-échelle associés à ces circulations sur une simulation réaliste couvrant plusieurs décennies récentes.

Le modèle couplé NEMO-Eco3M est un des éléments clé de la plate-forme de modélisation climatique régionale méditerranéenne MORCE-MED (Fig. 14, d'après Drobinski *et al.*, 2012). Cette plate-forme constitue le premier RESM (Regional Earth System Model) sur le bassin méditerranéen, qui est une version régionale des Earth System Models (ESMs) globaux qui sont actuellement utilisés dans les exercices d'inter-comparaison des modèles climatiques planétaires (*e.g.* CMIP5). Cet outil combine, pour ce qui nous concerne, une représentation à haute résolution de la circulation hydrodynamique et assez poussée de la biogéochimie marine, l'ensemble étant contraint par des champs de modèles climatiques régionaux (RCSMs équipe Déqué du CNRM) très performants. Mais à la différence des outils précédents que j'ai utilisés dans mes recherches, les rétroactions possibles d'autres compartiments (surfaces continentales, biosphère terrestre aérienne et des sols) *via* l'atmosphère ou directement sur la biogéochimie marine sont non seulement prises en compte mais représentées assez finement par des modèles dédiés. Un tel outil donne l'espoir de représenter de manière encore plus réaliste la répartition du plancton et des éléments biogènes en Méditerranée et leurs évolutions futures même si cet ensemble complexe peut apparaître comme une « usine à gaz » ! On pourrait aussi s'interroger sur

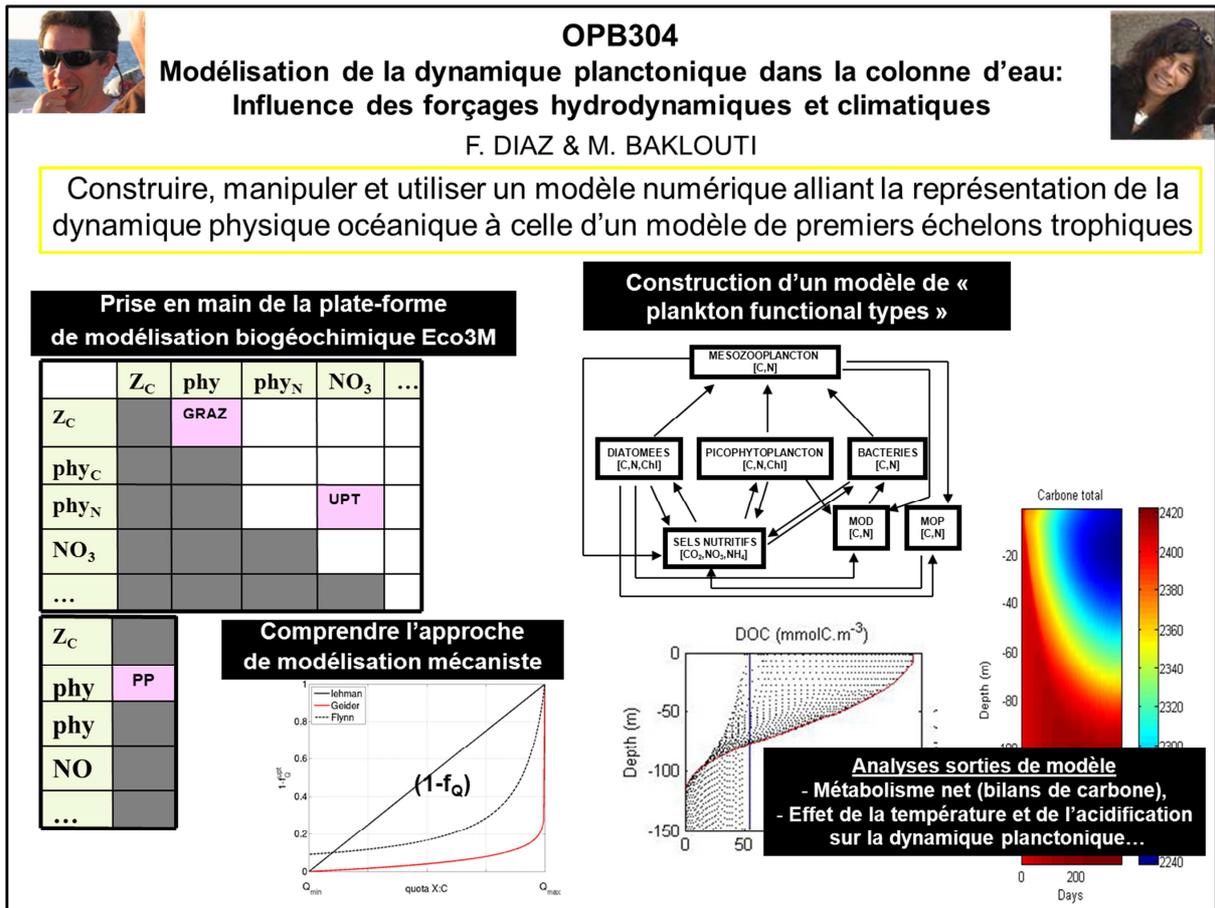


Figure 15: Fiche de présentation du module de Master Recherche Océanographie spécialité « Océanographie Physique et Biogéochimique » mettant en œuvre la plate-forme de modélisation Eco3M.

Comme il est possible de le voir sur la fiche de présentation (Fig. 15), ce module propose aux étudiants la construction d'un modèle biogéochimique d'écosystème planctonique relativement simple tout en mettant l'accent sur une approche mécaniste de la représentation des processus biogéochimique. L'analyse des sorties de ce modèle est d'abord faite selon la seule dimension temporelle (dite « 0D ») pour comprendre sa dynamique interne. L'adjonction, aussi réalisée par les étudiants, d'un module des carbonates permet de montrer le rôle de l'activité planctonique sur la dynamique des différentes espèces de carbone inorganique et sur le pH de l'eau de mer. L'autre partie du module concerne la manipulation de ce modèle dans une version couplée à un modèle physique unidimensionnel de colonne d'eau. Dans cette partie, les étudiants travaillent sur la sensibilité de la dynamique du plancton et des carbonates à certains paramètres physiques (coefficients de mélange, vitesse de chutes des particules) et/ou variables forçantes (pCO_2 , température de l'air). Les variations des paramètres se font dans les gammes prévues du changement climatique (scénarios IPCC, évolutions de l'hydrodynamique) et cela permet d'analyser l'effet de chaque variable forçante ou paramètre sur les bilans de carbone organique et inorganique, l'intensité des pompes à carbone et le métabolisme net de l'écosystème modélisé. La problématique d'acidification et des conséquences sur la productivité planctonique sont également abordées. Enfin, l'accent est, d'une manière générale, mis sur une analyse critique des résultats du modèle, le réalisme de ses résultats par rapport aux connaissances qu'on les étudiants sur la biogéochimie marine, les améliorations possibles à faire. Cela permet de donner conscience aux étudiants, qu'ils travaillent plus tard ou non avec un modèle, que cet outil est et restera toujours une approximation plus ou moins correcte de la réalité.

II.3.1.4. Représentation du mesozooplancton et fermeture des modèles biogéochimiques

Dans la plupart des modèles biogéochimiques de plancton pélagique depuis les modèles NPZD jusqu'aux modèles décrivant la dynamique de plusieurs PFT, la représentation du mesozooplancton, qui est en général le plus haut niveau trophique représenté, se limite à un compartiment générique global (dite représentation « bulk »). Le terme de « fermeture » des flux du modèle, qui représente les processus de disparition (mortalité, prédation) du plus haut niveau trophique, reste aussi relativement simpliste (formulation linéaire ou quadratique, *e.g.* Fasham *et al.*, 2006) alors que, par exemple, les prédateurs du mesozooplancton sont extrêmement diversifiés en terme de développement, de taille ou encore de stratégies de prédation (Conover, 1960 ; Carlotti *et al.*, 1993 ; Paffenhöfer *et al.*, 2007). Ces caractéristiques sont des points de faiblesse de ces modèles car la paramétrisation de la fermeture, en plus d'avoir une faible signification écologique sert le plus souvent à ajuster le modèle aux données du fait d'une grande sensibilité de la dynamique du modèle à cette paramétrisation (Mitra, 2009). En outre, représenter un seul compartiment le plus souvent paramétré à partir d'informations sur les adultes revient à ignorer le développement complexe de ces

métazoaires planctoniques, dont le stade final adulte est précédé par différents stades (œufs, larves, sub-adultes...) chacun caractérisé par une écologie très différente (nutrition, taille, durée de vie, capacité de déplacement).

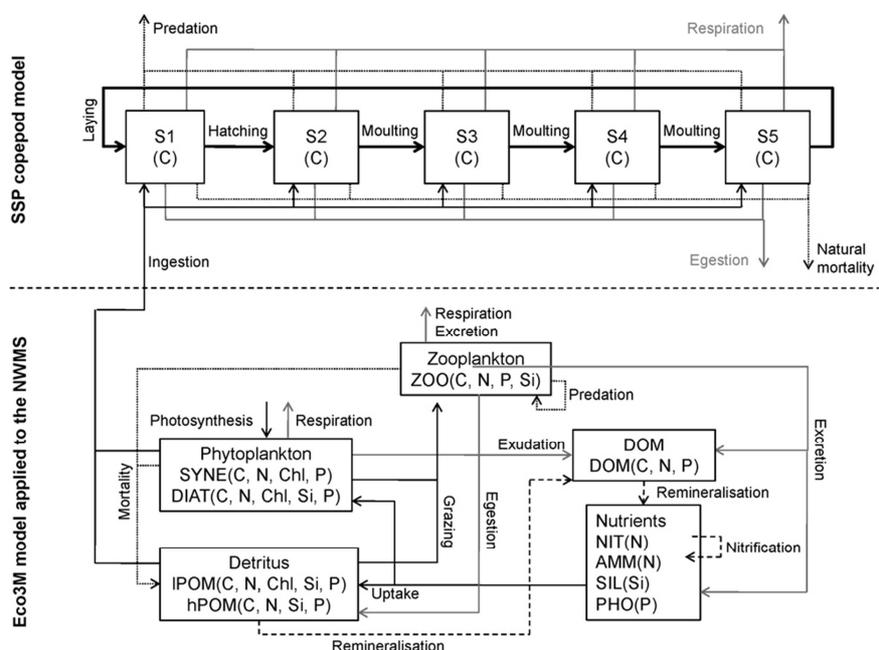


Figure 16 : Diagramme conceptuel du couplage « one-way » entre le modèle de population de copépode structuré en classes de stade et Eco3M-MED (variante simplifiée de la version d'Auger *et al.*, 2011). Variables et processus décrits en détails dans Eisenhauer *et al.* (2009). La variable zooplancton « bulk » de ECO3M-MED (ZOO) représente un compartiment de mesozooplancton incluant les autres groupes de copépodes, les crustacés planctoniques (*e.g.* amphipodes) et des gélatineux (appendiculaires). Une partie de ce compartiment (appelé prédateurs) a aussi la capacité de consommer les différents stades du modèle *Centropages typicus*.

Une partie de mes activités de recherche récentes s'est orientée vers l'amélioration de la représentation de la fermeture des codes de premiers niveaux trophiques ce qui a d'abord nécessité de réfléchir à la représentation de l'échelon mesozooplancton dans ces modèles. Ces travaux ont été menés en collaboration étroite avec F. Carlotti. Une première opportunité pour avancer cette réflexion s'est réalisée dans le cadre de la thèse de L. Eisenhauer (Eisenhauer, 2011) pour laquelle j'ai apporté à la fois une assistance technique et une expertise scientifique. Dans cette thèse, un modèle de population de copépodes structuré en stades de développement a été élaboré. Ce modèle de population de copépodes, publié en 2009 (Eisenhauer *et al.*, 2009) représente explicitement la dynamique des différents stades depuis les œufs jusqu'aux adultes en passant par les stades

intermédiaires copépodites (Fig. 16) et a été calibré avec des paramètres provenant de l'espèce *Centropages typicus* qui est une espèce dominante en Méditerranée nord-occidentale (e.g. Gaudy et al., 2003). Le principe du modèle de population est fondé sur deux séries d'équations, une décrivant les flux de biomasse à travers les différents stades et l'autre décrivant l'abondance des individus (Tab. 1). L'abondance des individus et la biomasse totale de chaque classe permet d'accéder à la masse moyenne par individu au sein de chacune des classes. Le passage d'une classe à l'autre se fait lorsqu'un cette masse moyenne dépasse une valeur critique typique du stade. La formulation des processus (Tab. 2) est fondée sur des relations d'allométrie à la masse.

Tableau 1 : Equations du modèle de population de copépodes organisé en classes de stade. (A) Abondance, (B) Biomasse. Termes démographiques : (H) Hatching, (M) Moulting, (L) Laying. Mortalité naturelle (μ) et prédation (Ψ). Croissance (G) et respiration métabolique (R). (W) masse moyenne individuelle dans une classe de stade. D'après Eisenhauer et al. (2009).

Abundance		
$\frac{dA_1}{dt} = \frac{L_{5,1}}{m_e} B_5 - H_{1,2} A_1$		$-\mu_1 A_1 - \psi_1 P A_1$
$\frac{dA_2}{dt} = H_{1,2} A_1 - M_{2,3} A_2$		$-\mu_2 A_2 - \psi_2 P A_2$
$\frac{dA_3}{dt} = M_{2,3} A_2 - M_{3,4} A_3$		$-\mu_3 A_3 - \psi_3 P A_3$
$\frac{dA_4}{dt} = M_{3,4} A_3 - M_{4,5} A_4$		$-\mu_4 A_4 - \psi_4 P A_4$
$\frac{dA_5}{dt} = M_{4,5} A_4$		$-\mu_5 A_5 - \psi_5 P A_5$
Biomass		
$\frac{dB_1}{dt} = L_{5,1} B_5 - H_{1,2} B_1$	$-R_1 B_1$	$-\mu_1 B_1 - \psi_1 P B_1$
$\frac{dB_2}{dt} = H_{1,2} B_1 - M_{2,3} B_2$	$+(G_2 - R_2) B_2$	$-\mu_2 B_2 - \psi_2 P B_2$
$\frac{dB_3}{dt} = M_{2,3} B_2 - M_{3,4} B_3$	$+(G_3 - R_3) B_3$	$-\mu_3 B_3 - \psi_3 P B_3$
$\frac{dB_4}{dt} = M_{3,4} B_3 - M_{4,5} B_4$	$+(G_4 - R_4) B_4$	$-\mu_4 B_4 - \psi_4 P B_4$
$\frac{dB_5}{dt} = M_{4,5} B_4$	$-L_{5,1} B_5$	$+(G_5 - R_5) B_5$
$W_i = \frac{B_i}{A_i}$		

Tableau 2 : Formulation des fonctions des processus biologiques du modèle de population de copépodes fondées sur des relations allométriques. D'après Eisenhauer et al. (2009).

Biological processes	Functions
Ingestion	$I_i = I_{\max,i} \frac{\text{Food}}{K_i + \text{Food}} W_i^{-0.25} \left[\frac{\text{Temp}}{\tau_{\text{opt}}} \left(\frac{\tau_1 - \text{Temp}}{\tau_1 - \tau_{\text{opt}}} \right) \right]^{(\tau_1 - \tau_{\text{opt}} / \tau_{\text{opt}})^{\alpha}} f(W_i)$ $f(W_i) = 1 - \frac{(W_i - \omega_{\text{trf}})^2}{(\omega_{\text{ing}} - \omega_{\text{trf}})^2}$
Assimilation	$G_i = a e_i I_i$
Egestion	$E_i = (1 - a e_i) I_i$
Metabolic losses	$R_i = \text{Resp}_{\text{at}} + \text{Resp}_{\text{bt}}$
Active respiration	$\text{Resp}_{\text{at}} = R_a I_i$
Basal respiration	$\text{Resp}_{\text{bt}} = R_b W_i^{-0.25} Q_{10}^{(T - \tau_{\text{ref}} / 10)}$
Hatching	$H_{1,2} = H_{\max} \frac{(\omega_{\text{ref}1} - W_1)^{\alpha}}{(\omega_{\text{ref}1} - W_1)^{\alpha} + (\omega_{\text{ref}1} - \omega_{\text{trf}1})^{\alpha}}$
Moulting	$M_{i,i+1} = M_{\max} \frac{(W_i - \omega_{\text{ref}i})^{\alpha}}{(W_i - \omega_{\text{ref}i})^{\alpha} + (\omega_{\text{trf}i} - \omega_{\text{ref}i})^{\alpha}}$
Laying	$L_{5,1} = \gamma L_{\max} \frac{(W_i - \omega_{\text{ref}i})^{\alpha}}{(W_i - \omega_{\text{ref}i})^{\alpha} + (\omega_{\text{tr}5} - W_i)^{\alpha}}$

Une fois validé sur les données disponibles (taux de croissance et développement des différents stades), le modèle de population a été intégré à la plate-forme Eco3M et couplé au modèle Eco3M-MED-Symphonie dans une version hydrodynamique uni- puis tridimensionnelle. Les résultats du couplage avec le modèle tridimensionnel seront détaillés dans la section II.4. Dans la version unidimensionnelle, un cycle annuel de la dynamique de population de *C. typicus* a été simulé à la station DyFaMed en Mer Ligure. Les simulations montrent des variations saisonnières cohérentes en termes d'abondances et de biomasses ainsi qu'en termes de nombre de générations, de masse corporelle des adultes et de production d'œufs (Fig. 17).

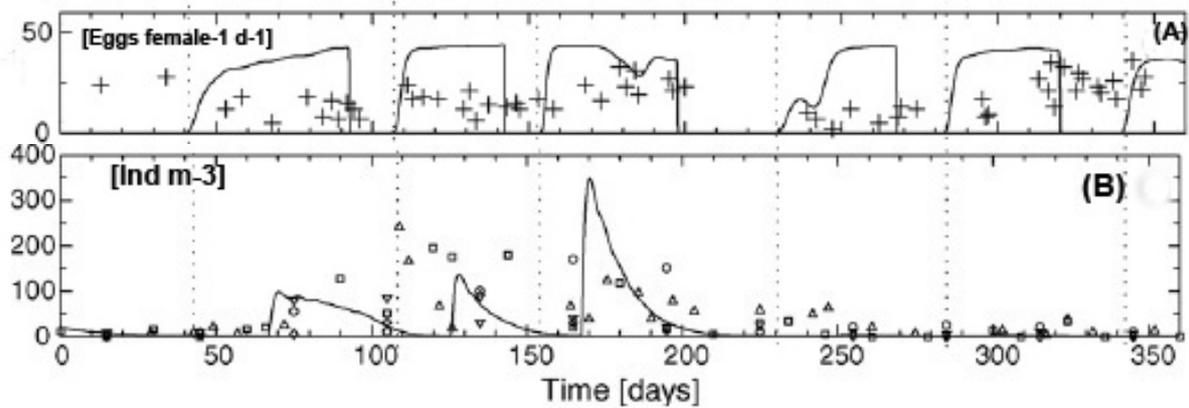


Figure 17 : Simulation d'un cycle annuel de la dynamique de *Centropages typicus* avec le modèle couplé population-hydrodynamique 1D- plancton. (A) Production d'œufs par individu (ligne continue) comparée aux données (croix) d'Halsband-Lenk *et al.* (2001). (B) Nombre de copepodites simulés (ligne continue) comparés à différents time-series (symboles) en Méditerranée nord-occidentale. Détails des provenances des time-series dans Eisenhauer *et al.* (2009).

Un autre résultat important de cette étude est de montrer une dynamique des flux des processus représentés (ingestion, respiration,...) sensiblement opposée en particulier en période d'efflorescence printanière entre un modèle *Centropages typicus* « bulk » et le modèle en classes de stade (Fig. 18) ce qui a comme conséquence principale une occurrence différente dans le temps du pic de biomasse de *Centropages*. Ce genre d'expérience numérique donne la mesure des erreurs qui peuvent être faites dans les modèles d'écosystème planctonique utilisant une représentation agrégée du mesozooplancton.

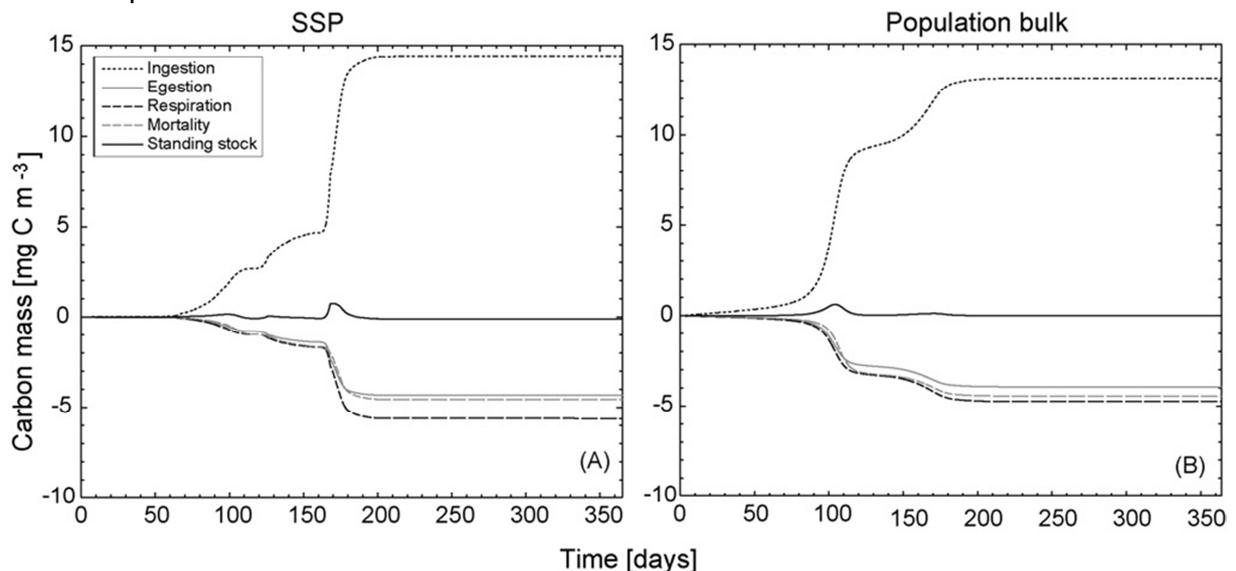


Figure 18 : Flux intégrés des processus selon le temps et biomasse résultante (Standing stock) de *Centropages* dont la dynamique est représentée sous forme de classes de stade (A) et sous forme agrégée (dite « bulk ») (B). D'après Eisenhauer *et al.* (2009).

Les recherches sur la diversification de la représentation des groupes fonctionnels de zooplancton se sont poursuivies dans le cadre de la thèse de M. Vaugeois (co-encadrée avec F. Carlotti). Un des objectifs de la thèse était d'aboutir à la réalisation de deux modèles de population de zooplancton gélatineux filtreur (appendiculaires) et prédateur (méduses). Je présente ici une partie des travaux de thèse qui ont été récemment publiés dans la revue *Plos One* concernant un modèle mécaniste individu-centré d'appendiculaires autour des processus d'acquisition d'énergie (Vaugeois *et al.*, 2013). L'élaboration d'un modèle de

population de méduses à l'issue de cette thèse ne sera certainement pas réalisée par manque de temps malheureusement.

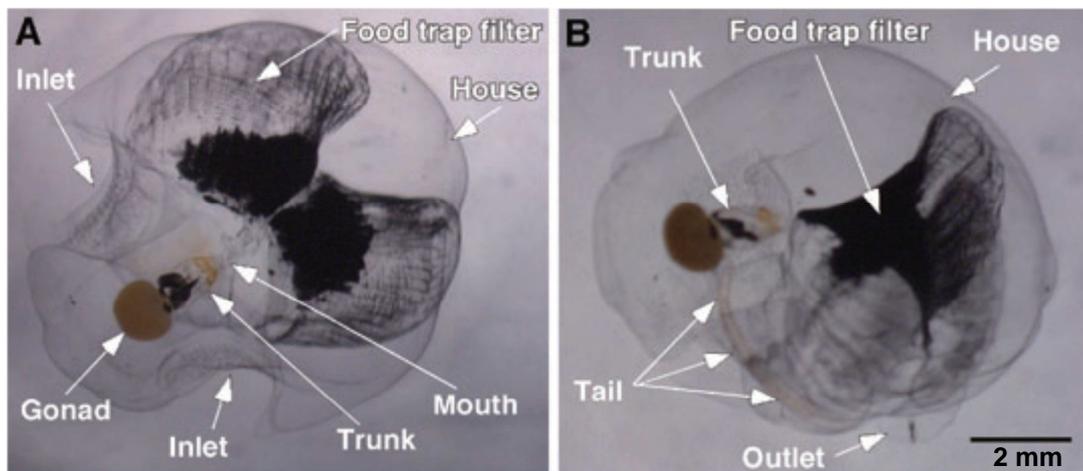


Figure 19 : Vues dorsale (A) et latérale de l'espèce ubiquiste *Oikopleura dioica*. D'après Nishida (2008).

Pourquoi s'être intéressé à la représentation du zooplancton gélatineux et en particulier aux appendiculaires (Fig. 19) ? Ce groupe de zooplancton représente un groupe important d'organismes aux stratégies de prédation variées (filtreurs, carnivores) mais toujours très efficaces. Leur occurrence semble erratique. Ces organismes comme les salpes (tuniciers filtreurs) par exemple, apparaissent rapidement en très grosses quantités puis disparaissent aussi rapidement en quelques jours (*e.g.* Ménard *et al.*, 1994). Leurs quantités dans l'océan sont très certainement sous-estimées non seulement en raison de leur occurrence difficile à prévoir mais aussi en raison des méthodes d'échantillonnage utilisées et mal adaptées à leurs structures plutôt fragiles. Dans cet ensemble, les appendiculaires représentent une composante relativement importante. Ils sont en général second en terme d'abondance derrière le groupe copépodes (Fenaux *et al.*, 1998 ; Berline *et al.*, 2012) mais peuvent se trouver en position dominante à certaines périodes de l'année notamment en automne en Méditerranée (*e.g.* Licandro et Icardi, 2009) en raison de leur dynamique de croissance explosive lorsque les conditions sont favorables (Gorsky et Palazzoli, 1989). La biologie assez spécifique de ces organismes leur permet d'occuper une niche écologique unique au sein du réseau trophique. Les appendiculaires vivent dans une structure qu'ils construisent appelée logette et qui peut être vue comme un microenvironnement servant à concentrer la nourriture *via* les processus de pompage d'eau et de filtration. La structure de l'appareil de filtration permet, à ce groupe, une prédation sur une très grande gamme de tailles de proies (Deibel, 1998) allant des bactéries jusqu'au microzooplancton (Gorsky et Fenaux, 1998). Ces organismes court-circuitent en quelque sorte la boucle microbienne et sont un raccourci trophique entre les petits producteurs primaires et les plus hauts niveaux trophiques car ils sont aussi des proies pour les petits poissons pélagiques (Capitanio *et al.*, 2008). Leur capacité à filtrer jusqu'à de tout petit plancton leur donne un avantage écologique significatif en particulier en milieu oligotrophe et stratifié où les petites classes de taille sont dominantes. Dans la mesure où la structure des communautés planctoniques tendrait à une dominance de plus en plus grande des petites classes de taille dans les prochaines décennies (*e.g.* Finkel *et al.*, 2010 ; Winder et Sommer, 2012), cet avantage écologique serait encore plus important et pourrait favoriser le groupe des appendiculaires. C'est une des raisons pour lesquelles nous nous sommes intéressés, avec F. Carlotti, à la représentation numérique de ce type d'organismes. Mais cette stratégie de concentration de nourriture dans la logette palliant la pauvreté du milieu a aussi un coup énergétique important puisque la logette doit être remplacée à de nombreuses reprises au cours de la vie de l'organisme et cette structure représente une partie non négligeable de la masse de l'organisme (*e.g.* Sato, 2001). Les logettes usagées et leur contenu sont abandonnés dans le

milieu. Leur production de pelotes fécales est aussi élevée compte tenu de leur fort taux de filtration (Deibel, 1998). Les appendiculaires produisent donc des déchets en grosses quantités et peuvent contribuer de manière significative à la neige marine et donc à l'exportation de carbone (*e.g.* Alldredge, 2004). Ils peuvent donc maintenir très probablement une exportation particulière de matière en milieu oligotrophe et c'est une autre raison pour un biogéochimiste de s'intéresser à ces organismes.

Bien sûr, nous n'avons pas été les premiers à tenter de représenter mathématiquement l'écophysiologie complexe des appendiculaires et plusieurs modèles empiriques ou plus mécanistes existaient préalablement à la thèse de M. Vaugeois. Mais chacun de ces modèles soit faisait l'impasse sur un compartiment (absence explicite du compartiment logette, *e.g.* Lombard *et al.*, 2009) ou des processus (filtration et égestion, Lopez-Urrutia *et al.*, 2003 ; assimilation, Fernandez *et al.*, 2004) soit considérait des processus constants (assimilation, Touratier *et al.*, 2003 ; Lopez-Urrutia *et al.*, 2003). Une partie du travail de thèse de M. Vaugeois propose un modèle mécaniste d'individu qui se focalise sur les processus liés à l'acquisition d'énergie sous forme de carbone chez l'espèce *Oikopleura dioïca* (Vaugeois *et al.*, 2013). Ce premier modèle (Fig. 20) est complété par un modèle d'allocation de l'énergie dans cet organisme (Vaugeois *et al.*, en préparation).

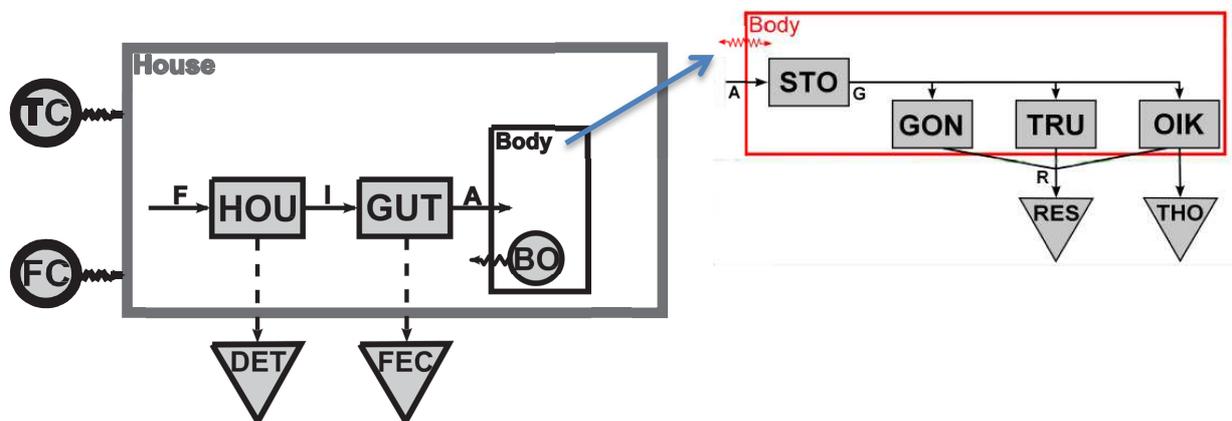


Figure 20 : Schéma conceptuel du modèle individuel d'*Oikopleura dioïca*. Variables forçantes en température (TC) et concentration extérieure en nourriture (FC) pour le modèle d'acquisition en énergie. Variables d'état (rectangles) et variables diagnostiques (triangles). Toutes les variables de l'appendiculaire sont exprimées en biomasse de carbone. Logette (HOU), Intestin (GUT), corps (BO), déchets accumulés dans la logette et relargués dans le milieu (DET), pelotes fécales accumulées (FEC) tout au long de la vie de l'organisme. Filtration (F), Ingestion (I), Assimilation (A). Détails dans Vaugeois *et al.* (2013). Les variables d'état pour le modèle d'allocation d'énergie en carbone (à droite) sont les réserves (STO) disponibles pour la croissance, la reproduction et la maintenance, les gonades (GON), le tronc (TRU) et l'épithélium oikoplastique (OIK). Deux variables sont diagnostiques : masses cumulées de carbone rejeté dans le milieu par respiration (RES) et sous forme de logettes (THO) tout au long de la vie de l'organisme. Flux de croissance (G), flux de respiration (R). Détails dans Vaugeois *et al.* (en prep.).

Le modèle d'acquisition d'énergie en carbone représente la dynamique des contenus en matière de la logette et de l'intestin et les processus d'ingestion et d'assimilation dépendent directement de ces contenus. Le modèle représente les effets du remplacement de logette et simule la production de pelotes fécales selon un processus discret comme le suggère les observations (Lopez-Urrutia et Acuña, 1999). En revanche, le modèle ne prend pas en considération l'effet de la taille des particules sur les processus de filtration, ingestion et assimilation. Le modèle d'acquisition d'énergie a été utilisé pour tester un certain nombre d'hypothèses sur la physiologie et les capacités adaptatives d'*Oikopleura* face une variabilité des conditions du milieu environnant (température, nourriture). Des simulations mimant des périodes de jeune par manque de nourritures ont été menées pour estimer les capacités de l'intestin et la logette à amortir les fluctuations de la disponibilité de nourriture dans le milieu environnant.

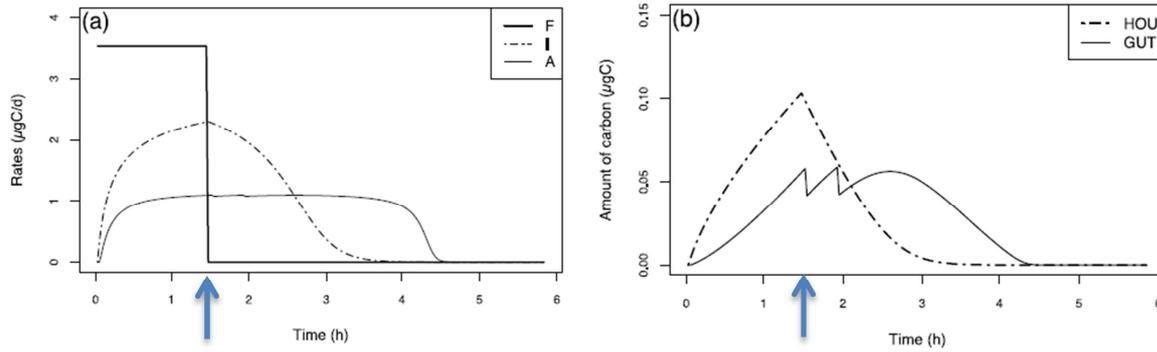


Figure 21 : Dynamiques temporelles des flux F , I et A (a) et des variables d'état HOU et GUT (b) avec une interruption alimentaire intervenant au milieu de la durée de vie d'une logette (1,44h, flèche bleue). Simulation faite avec une concentration alimentaire de $100 \mu\text{gC l}^{-1}$ et à une température de 15°C . D'après Vaugeois *et al.* (2013).

On peut observer le comportement du modèle et plus précisément la dynamique des flux et des compartiments lors d'une soudaine absence de nourriture dans le milieu environnant notre appendiculaire « numérique » (Fig. 21). Le taux de filtration (F) chute immédiatement à zéro parce que ce taux dépend directement de la concentration alimentaire externe. L'ingestion (I) au contraire ne tombe pas immédiatement à zéro car ce processus dépend de la concentration en particules dans la logette et il faut environ 2h après l'interruption pour atteindre un flux nul ce qui correspond dans les conditions de la simulation au temps de vidage complet d'une logette. L'assimilation (A) prend encore davantage de temps à devenir égale à zéro car ce flux est fonction du contenu en nourriture de l'intestin. Il faut environ 3h après l'interruption pour que l'assimilation s'arrête ce qui correspond au temps de vidage de l'intestin. Les temps de vidage de la logette et de l'intestin dépendent aussi de la concentration extérieure en nourriture (Fig. 22). Pour des concentrations faibles de l'ordre de 0 à $50 \mu\text{gC l}^{-1}$ ce qui est une gamme généralement rencontrée en Méditerranée (*e.g.* Pujopay *et al.*, 2011), les temps de vidage présentent des variations sensibles notamment pour l'intestin.

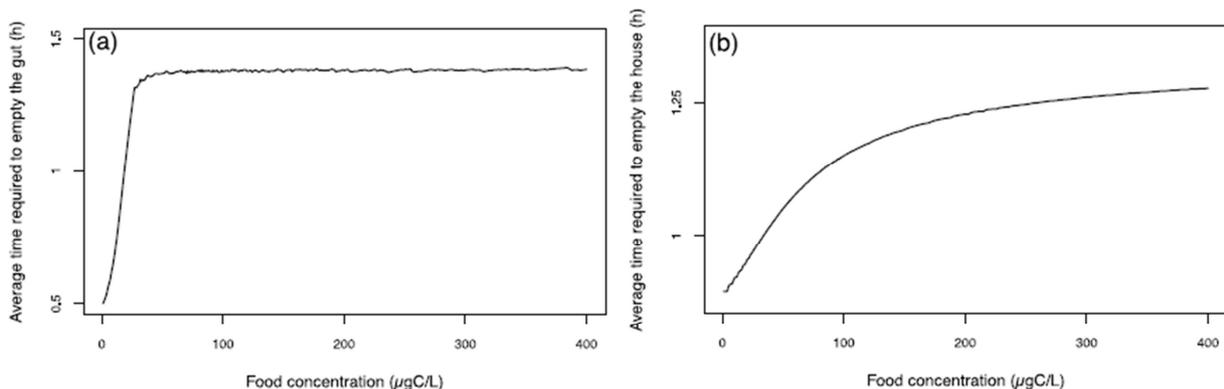


Figure 22 : Temps moyen requis pour un vidage complet de l'intestin (a) et de la logette (b) en fonction de la concentration en nourriture dans le milieu extérieur. Détails supplémentaires dans Vaugeois *et al.* (2013).

Ces résultats demanderaient des validations expérimentales pour être confirmés ou infirmés pour permettre en retour, le cas échéant, d'améliorer ce modèle d'individu. Mais ils ont le mérite de délivrer des ordres de grandeurs sur les temps physiologiques des appendiculaires et donc finalement de renseigner sur l'écologie de ces organismes en fonction des variations des facteurs du milieu comme la température ou la concentration en nourriture. Les résultats mis en évidence pourraient en particulier expliquer leur dynamique de pullulation et leur disparition tout aussi rapide lorsque la logette n'a plus la capacité d'amortir les absences de nourriture ce qui semble se produire au bout de quelques heures seulement.

Les travaux de thèse de M. Vaugeois doivent se conclure prochainement (soutenance prévue juillet 2014) avec l'objectif terminal de transposer le modèle individuel d'appendiculaire, que je viens de présenter, en modèle de population et biomasse en vue d'avoir un module de zooplancton gélatineux filtreur plus facilement intégrable dans un modèle de bas niveaux trophiques. Contrairement aux copépodes, le cycle de vie de l'appendiculaire est plus simple, ne comportant que deux stades de développement, un stade larvaire et un stade adulte (Bouquet *et al.*, 2009). En revanche, la transposition de processus se faisant par intermittence comme les largages de la logette avec son contenu particulaire et de pelotes fécales sont plus difficiles à représenter dans un modèle de biomasse. Doit-on considérer des processus continus avec des biomasses moyennes de pelotes fécales et de contenus en logette par exemple ? Une réflexion est aussi nécessaire concernant la transposition des relations allométriques des processus d'acquisition (Filtration, ingestion, assimilation) et d'allocation (croissance, respiration) d'énergie de l'échelle individuelle à l'échelle de la population. La transposition d'un type de modèle à un autre implique obligatoirement des hypothèses simplificatrices et donc une certaine perte de la dynamique fine représentée au niveau individuel mais toute la difficulté est de trouver un équilibre entre agrégation d'informations et conservation d'une certaine dynamique individuelle qui donnera une fonction propre à ce groupe lors de son intégration dans un modèle de bas niveaux trophiques couplé à l'hydrodynamique. En effet, le but de cette opération de transposition est de pouvoir au final démontrer les rôles exacts de ce groupe de gélatineux sur la structuration du réseau planctonique et les flux d'exportation de carbone à différentes échelles temporelles (saison, années). Un modèle en biomasse d'appendiculaires issu du modèle individuel de Lombard *et al.* (2009) a été incorporé dans l'écosystème planctonique numérique BFM couplé à un modèle d'hydrodynamique unidimensionnelle dans le cadre d'une étude au point DyFAMed (Berline *et al.*, 2011). Les résultats montrent un impact significatif sur la production de détritus et les quantités de carbone exporté (dans le sens d'une augmentation) au point de désaccorder les évaluations des flux numériques d'exportation avec les données de trappes à sédiments disponibles et au contraire, un très faible impact sur la structuration du réseau trophique. Dans cette étude, la transposition du modèle individuel d'appendiculaire en un compartiment unique de biomasse s'est faite sur la base d'une forte agrégation des propriétés du modèle individuel et sur une simplification aussi forte de certains processus initialement non linéaires et rendus ensuite constants. Ces choix pourraient donc expliquer les écarts obtenus entre modèle et données et cela prouve aussi qu'il y a un gisement de travail et de questionnements encore importants sur cette thématique de recherche.

Si la diversification de la représentation du mesozooplancton pour aller au-delà d'une simple représentation « bulk » est une étape cruciale, l'amélioration du lien dynamique entre les compartiments prédateurs et proies est tout aussi importante pour augmenter les qualités reproductives et prédictives des modèles. Il n'a pas été possible dans les thèses de Eisenhauer et Vaugeois d'arriver jusqu'à un véritable couplage dynamique « two-ways » entre les modèles de mesozooplancton et le modèle de bas niveaux trophiques. Ce type de couplage impliquerait une rétroaction sur les quantités de proies et certains composés dissous (ammonium, phosphate, matière organique dissoute). Tel que réalisé jusqu'à présent (Eisenhauer *et al.*, 2009 ; Carlotti *et al.*, 2014), davantage qu'un couplage, il faudrait plutôt parler de forçage unidirectionnel (« one-way ») qui serait un terme plus approprié dans le sens où la dynamique spatiale et temporelle de la population de mesozooplancton est déterminée par les champs de proies délivrés par le modèle de bas niveaux trophiques, mais les différents stades de la population de mesozooplancton n'ayant en retour aucune influence sur le stock des proies ou sur les quantités de matière dissoute *via* des processus d'excrétion.

La question de la fermeture des modèles biogéochimiques de plancton se pose aussi sur le terme de prédation qui s'exerce sur le dernier niveau trophique numérique, en général le mesozooplancton qu'il soit générique ou représenté en classes de stade comme dans les travaux que j'ai détaillés précédemment. Ce terme de perte est censé représenter toute

l'activité de prédation des organismes planctonophages qui sont un groupe extrêmement divers en milieu marin puisque cela peut être des larves de poissons jusqu'à de grands mammifères. La prise en compte de cette diversité peut se faire en substituant ce terme de prédation générique par un modèle de hauts niveaux trophiques décrivant la diversité et la dynamique des prédateurs potentiels sur le plancton tels que certains poissons, céphalopodes et groupes de macrozooplancton (*e.g.* euphausiacés).

Tableau 3: Principales différences dans la conception des modèles OSMOSE et Eco3M-MED/SYMPHONIE.

OSMOSE		Eco3M-MED/Symphonie
IBM (lagrangien)	Formalisme	eulérien
Java	Langage	Fortran
Tonnes de poids humide	Unités	Mmol / m ³
2D horizontale	Grille spatiale	3D
15 jours	Pas de temps	1 heure

Cette possibilité de faire un tel couplage entre le modèle Symphonie-Eco3M-MED et un modèle de hauts niveaux trophiques s'est présentée lorsque j'ai été contacté pour une participation au projet EMIBIOS (End-to-end Modelling and Indicators for Biodiversity Scenarios) à la fin de l'année 2010. Ce projet piloté par Y.-J. Shin (IRD-Cape Town) a démarré courant 2011 pour se terminer fin 2013 sur un financement de la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB). L'objectif de ce projet était de développer une approche innovante de modélisation end-to-end pour prévoir les trajectoires futures de la biodiversité marine et des écosystèmes associés sous une combinaison de scénarios IPCC et de gestion des pêches dans six régions océaniques (golfe du Lion, Manche, Adriatique, golfe de Gabès, Benguela Sud et Nord Humbolt). Cette stratégie devait permettre de déduire une série d'indicateurs de biodiversité pour aider à la prise de décision sur les options possibles dans le futur sur la gestion des pêcheries et la mise en place d'aires marines protégées. Au sein du MIO, Daniela Banaru et moi-même avons en charge la réalisation du projet pour la partie golfe du Lion élargi aidés pour cette tâche par une stagiaire post-doctorante (Tosca Ballerini) financée pendant une période d'une année. Outre les objectifs mêmes du projet, il y avait essentiellement trois intérêts supplémentaires du MIO à participer à ce projet : (i) couplage innovant entre des modèles de bas et hauts niveaux trophiques encore jamais réalisé en zone méditerranéenne avec comme possibilité une fois l'outil *ad hoc* mis en place de le transposer à l'échelle du bassin ou de toute autre sous-région, (ii) quantification de la rétroaction de prédation des hauts niveaux trophiques sur les distributions de plancton, amélioration ou non de la qualité des sorties de modèle couplé par la prise en compte d'une perte plus réaliste sur les stocks, (iii) possibilité à terme de mieux comprendre les déplacements et l'écologie de grands poissons pélagiques notamment le thon rouge espèce à forte valeur ajoutée à la fois économiquement et en terme de biodiversité en Méditerranée. Le modèle de hauts niveaux sur lequel a été effectué le couplage avec Symphonie-Eco3M est le modèle OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecOSystems Exploitation) développé par l'équipe de Y.-J. SHIN (Shin et Cury, 2004). Il s'agit d'un modèle multi-espèces spatialisé et dynamique de type individu-centré décrivant le cycle de vie des prédateurs marins supérieurs (croissance, prédation, reproduction, migration). Nous avons choisi d'emblée d'élaborer un couplage réel c'est-à-dire bidirectionnel (« two-way ») avec des distributions de proies alimentant les prédateurs mais aussi avec une rétroaction de cette prédation sur les champs de proies. Cette tâche de couplage s'est révélée

particulièrement délicate du point de vue technique car les deux modèles sont extrêmement différents dans leur conception (Tab. 3). Les principales difficultés résident dans : (i) la différence de formalisme de nature lagrangienne pour OSMOSE et eulérienne pour le modèle Eco3M-MED/Symphonie. Cependant dans OSMOSE, l'individu n'occupe pas un espace ponctuel mais se trouve à l'intérieur d'un espace donné dans un pas de temps, ce qui représente une forme de discrétisation, certes qui n'a pas la même résolution spatiale (4 fois plus faible) que celle du modèle de bas niveaux trophiques, mais il y a une analogie à partir de laquelle on peut projeter les champs de proies sur la grille horizontale OSMOSE. (ii) La différence importante d'échelle entre les pas temps pose problème. La biomasse et la répartition du plancton peuvent beaucoup changer au cours d'un seul pas de temps d'OSMOSE ce qui impose une prédation constante des hauts niveaux trophiques sur de nombreux pas de temps du modèle de plancton. Ce genre d'hypothèse forte lisse en partie la rétroaction des prédateurs sur les champs de proies. (iii) La différence en terme de grille spatiale 3D/2D horizontale induit une perte d'information et de précision entre les deux modèles. En effet, la dimension verticale manquante dans OSMOSE nécessite de faire passer des champs de plancton intégrés sur la colonne d'eau (ou moyens) à OSMOSE et la prédation due aux hauts niveaux trophiques ne varie qu'en chaque point de la grille horizontale mais pas sur la verticale ; la prédation de surface s'applique donc uniformément sur toute la colonne d'eau.

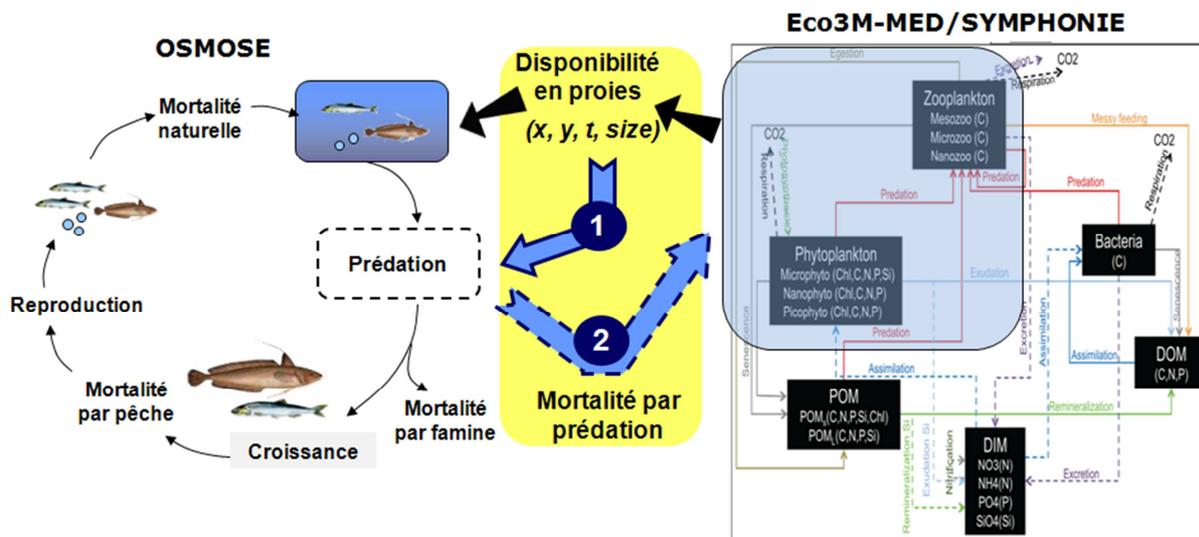


Figure 23 : Principe du couplage two-way entre OSMOSE et Eco3M-MED/Symphonie réalisé dans le cadre du projet EMIBIOS pour le golfe du Lion. Les flèches bleues représentent les informations échangées entre les deux modèles : flux 1, champs de proies spatialisés 2D et transmis à chaque pas de temps de OSMOSE, les proies transmises sont incluses dans le rectangle bleu ; flux 2 : champs spatialisés 2D de coefficients de mortalités par prédation qui viennent s'ajouter aux coefficients de mortalité naturelle des différentes catégories de plancton. Adapté d'après Travers *et al.* (2009).

Nous nous sommes inspirés, en tout cas pour ce qui est du principe du couplage en lui-même, des travaux précédemment réalisés par l'équipe de Y.-J. Shin sur le couplage ROMS/N₂P₂Z₂D₂-OSMOSE pour l'upwelling du Benguela (Travers *et al.*, 2009). En particulier, les informations échangées entre les deux modèles se font sur le même principe (Fig. 23) : transmission des champs de proies planctoniques aux prédateurs d'OSMOSE chacun des prédateurs ayant un spectre de taille préférentielle de proies et renvoi au modèle de bas niveaux trophiques de coefficients de mortalité par prédation qui viennent s'ajouter aux coefficients de mortalité naturelle s'exerçant déjà sur les différents groupes de plancton. Mais la comparaison entre les deux types de couplage s'arrête rapidement d'une part, car la structure du lien entre le code d'hydrodynamique et le modèle de bas niveaux trophiques est très différente, en l'occurrence Symphonie-Eco3M-MED doit être le programme « maître »

phytoplancton et les bactéries, une prédation zooplanctonique de certaines larves ou œufs de poissons ou bien encore une production de détritus (égestion, mortalité) par les hauts niveaux trophiques consommés par les communautés bactériennes ou les mixotrophes. Un couplage aussi sophistiqué n'a encore jamais été entrepris et mériterait qu'on s'y attèle à un moment ou un autre.

Je détaillerai dans la section *perspectives* d'autres pistes de travail pour améliorer la représentation numérique du transfert de la matière biogène vivante vers les hauts niveaux trophiques et les rétroactions de ces derniers sur les dynamiques des bas niveaux trophiques et des matières nutritives dissoutes.

II.3.2. Approches in situ et pseudo-in situ

La maîtrise de la connaissance de la donnée expérimentale ainsi que des stratégies d'échantillonnage, *i.e.* des conditions dans lesquelles la donnée a été acquise est indispensable pour mettre en évidence non seulement les échelles de variabilité des processus et des écosystèmes mais aussi pour la validation des modèles et leur amélioration. Au travers des campagnes océanographiques auxquelles j'ai participées ou que j'ai mises au point (*cf.* Annexe 2, p. 128), je propose ci-après une réflexion sur les différents types d'approches expérimentales *in situ* (eulérienne *vs.* lagrangienne) et leurs limites dans les études des phénomènes à (sub)-mésos-échelle. Je montrerai également comment la donnée satellitale, couleur de l'océan principalement, donnée que je qualifierai de « *pseudo-in situ* » permet une validation du modèle biogéochimique sur une gamme d'échelles de variabilité très importante. Cette partie de mon manuscrit a pour vocation de montrer les articulations complexes qu'il peut exister entre la donnée numérique et la donnée issue de mesures directes ou indirectes.

II.3.2.1. *Vers l'abandon des stratégies d'échantillonnage eulérien dans un contexte de variabilités à hautes fréquences ?*

En océanographie contemporaine, il y a deux types stratégies possibles pour échantillonner l'océan. Il y a d'une part la méthode eulérienne qui consiste à prélever ou mesurer directement une quantité ou un flux en un ou plusieurs points prédéterminés. Et il y a la méthode lagrangienne qui permet d'échantillonner une masse d'eau en mouvement par conséquent, les points de prélèvements ne sont pas, par définition, fixés à l'avance. Dans ce dernier cas, il faut bien sûr caractériser par différentes méthodes le déplacement de la masse d'eau.

J'ai commencé ma carrière d'océanographe biogéochimiste par le terrain avant de m'intéresser à l'océanographie numérique et à l'époque, la plupart des campagnes étaient de type eulérien avec un réseau de stations planifié à l'avance lors du montage de la campagne une voire deux années auparavant. Cela permettait d'avoir une stratégie claire avec une planification et une priorisation précises des échantillonnages à effectuer. D'un point de vue organisationnel, cette stratégie est assez confortable mais présente rapidement des limitations dans l'interprétation des résultats en particulier lorsque il y a, comme en Méditerranée nord-occidentale un couplage étroit entre les processus physiques et biogéochimiques.

Les premiers travaux que j'ai publiés étaient issus d'échantillonnages eulériens réalisés dans le cadre du chantier PNEC Méditerranée. Lors de l'expérience **High Frequency Fluxes** (HFF, programme européen MTP II-MATER), j'avais pu démontrer une variabilité à petite échelle importante de paramètres physico-chimiques classiques (température, salinité, nutriments) et de la productivité primaire au sens large (productions primaire, nouvelle et régénérée) « au prix » de visites quasi-hebdomadaire d'un réseau resserré de neuf stations dans la partie est du golfe du Lion (Diaz *et al.*, 2000). J'avais établi dans cette publication l'hypothèse en particulier à partir de l'analyse des températures et des salinités, que cette variabilité biogéochimique était probablement due à une variabilité importante des types de masse d'eau circulant sur la zone d'étude mais sans, cependant, pouvoir démontrer le lien

formel. Un travail spécialement dédié à l'étude du contexte physique lors de l'expérience HFF (Flexas *et al.*, 2002) a clairement démontré une zone soumise à la circulation du courant Nord et de ses méandres mais caractérisée aussi par la présence de tourbillons transitoires. Une autre publication à laquelle j'ai participé suggère que la variabilité des masses d'eau observée durant cette expérience entraîne, selon les masses d'eau présentes un couplage ou un découplage entre les processus autotrophes et hétérotrophes provoquant une variabilité à petite échelle des flux d'exportation de carbone (Van Wambeke *et al.*, 2002). Ce genre d'études permet d'effectuer une série d'observations de paramètres biogéochimiques et de les mettre en parallèle avec des observations hydrodynamiques ou physiques mais l'échelle d'espace échantillonné est trop faible et l'échelle de temps d'échantillonnage trop longue pour identifier et suivre une structure hydrodynamique (front, méandre, tourbillons) et ses effets sur la biogéochimie marine.

Dans la même ligne, les campagnes eulériennes **MoOGLi** de 1998/99 du PNEC (Raimbault et Durrieu de Madron, 2003) représentaient un réseau serré d'une vingtaine de stations réparties dans le golfe du Lion plus quelques transects (Fig. 25A) et étaient de nature très pluridisciplinaire dans leur stratégie couvrant des domaines aussi divers que l'hydrodynamique marine (Estournel *et al.*, 2003 ; Petrenko, 2003), la météorologie (Eymard *et al.*, 2003), la biogéochimie pélagique (Gaudy *et al.*, 2003) et benthique (Denis et Grenz, 2003 ; Grémare *et al.*, 2003).

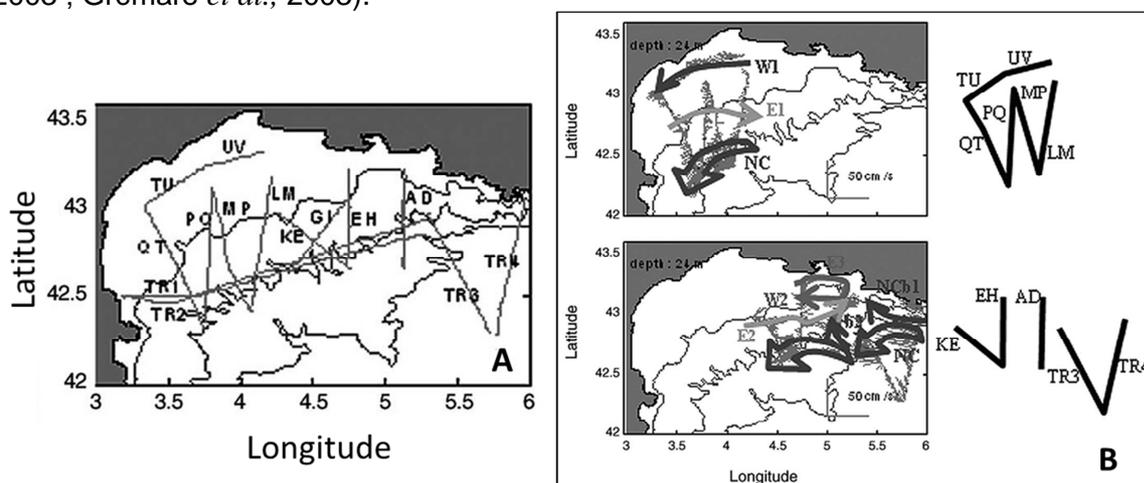


Figure 25 : Trajet du bateau (N/O Le Suroît) lors de la campagne MoOGLi2 en juin 1998. Les noms des transects sont donnés par les noms des stations des extrémités de chaque radiale (A). Principales directions et vitesses des courants à 24 m de profondeur issues des données ADCP de coque entre le 6 et 8 juin (haut) et entre le 17 et 19 juin (bas). A droite figurations des noms transects. Les doubles flèches noires représentent la branche principale du Courant Nord ; en flèche simple, intrusion du Courant Nord ou courants de plateau (B). D'après Petrenko (2003).

Concernant la biogéochimie marine, la publication que j'ai écrite (Diaz *et al.*, 2001) démontre un contrôle de la production primaire par la disponibilité en phosphate sur l'ensemble de la zone en début de printemps ce qui tend à prouver, dans le même temps, que cette caractéristique biogéochimique serait relativement indépendante des processus physiques. Cependant, aucune publication en termes de couplage physique-biogéochimie n'a pu aboutir bien que nous ayons à l'époque Anne Petrenko et moi-même fait une analyse conjointe assez poussée des différents jeux de données des campagnes MoOGLi. La raison essentielle de cet « échec » est à trouver principalement dans la différence d'échelles (à la fois temporelle et spatiale) entre l'échantillonnage du réseau des stations et celle des processus physiques qui influent sur les distributions de plancton et de nutriments dans cette région. Au cours de ces campagnes, les cinq transects n'avaient pas été échantillonnés dans un ordre régulier et précis comme par exemple d'ouest en est pour les campagnes SARHYGOL quelques années plus tard (Petrenko *et al.*, 2005). Certains transects avaient été visités à plusieurs reprises tandis d'autres transects, contiguës aux précédents, l'ont été

quelques jours plus tard ce qui a entraîné un manque de synopticit   important dans l'enchaînement des mesures discrètes. Dans ces conditions, l'interprétation des donn  es n'est possible que « par morceaux », c'est-  -dire sur des s  quences temporelles courtes et continues (Fig. 25B) pour ce qui concerne en tout cas les donn  es physiques comme celles de l'ADCP de coque. L'analyse de ces donn  es r  v  le des structures hydrodynamiques complexes et transitoires telles des intrusions du courant Nord sur le plateau (Petrenko, 2003) ou des tourbillons de m  so-  chelle (Estournel *et al.*, 2003). Dans cette derni  re   tude, une comparaison mod  le-donn  es est r  alis  e de la m  me mani  re sur des s  quences courtes de la campagne. La difficult   d'interpr  tation et m  me de comparaison avec une donn  e num  rique est encore plus grande pour des donn  es biog  ochimiques « bouteilles » par nature plus discrètes que des donn  es ADCP provenant d'un enregistrement continu. Un seul   quivalent aux donn  es physiques acquises en continu pourrait   tre la donn  e de fluorim  tre mais il est n  cessaire d'avoir de nombreux points de comparaison pour avoir une calibration solide dans des eaux aux propri  t  s optiques aussi vari  es que celles de la M  diterran  e nord-occidentale (*e.g.* Para *et al.*, 2010).

Les campagnes **RHOFI** (PNEC) auxquelles j'ai particip  es en 2002-2003 avaient pour but de v  rifier s'il existait, comme au voisinage de l'embouchure d'autres grands fleuves (golfe du Mexique, Gilbes *et al.*, 1996 ; Adriatique, Beg Paklar *et al.*, 2001 ; c  te est Atlantique, Chen *et al.*, 1999) des lentilles d'eau dessal  e dans la zone de dilution du Rh  ne. Ces campagnes ont mis en   vidence que certaines conditions sp  cifiques de vent favorisent la formation de ces lentilles. Ces structures se d  tachent des eaux du panache du Rh  ne et peuvent   tre observ  es jusqu'en mer Catalane (Sabat  s *et al.*, 2004). Les donn  es acquises au cours de ces campagnes m'ont permis de proposer en collaboration, avec des chercheurs de l'observatoire de Banyuls/Mer (taxonomie du phytoplancton, mati  re organique) un fonctionnement   cologique et biog  ochimique des lentilles d'eau dessal  e issues du panache du Rh  ne (Diaz *et al.*, 2008).

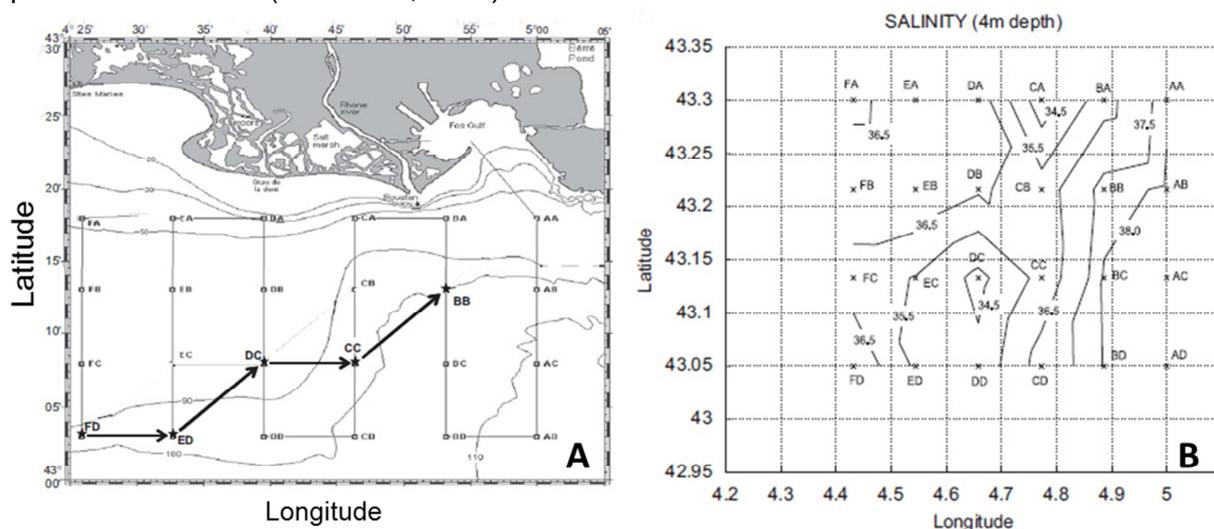


Figure 26 : Carte du r  seau de stations   chantillonn  es lors de la campagne RHOFI 2002 (A). Distribution spatiale de la salinit      4 m de profondeur. La lentille d'eau dessal  e est observ  e autour de la station DC et est clairement d  tach  e du panache du Rh  ne visible au niveau de la station CA. (B). D'apr  s Diaz *et al.* (2008).

Les r  sultats sur les param  tres de base   chantillonn  s en mode discret, comme par exemple la salinit   (Fig. 26B), montrent clairement que la lentille n'a pas   t     chantillonn  e en totalit   dans son d  veloppement spatial en particulier sur son bord sud. Dans ce cas-l  , ce n'est pas une question de maillage trop l  che car les structures hydrodynamiques sont mises en   vidence assez pr  cis  ment mais plut  t une question d'emprise spatiale de l'  chantillonnage pas assez importante (Fig. 26A). Cette emprise a   t   d  cid  e avant la campagne en fonction des r  sultats d'  tudes pr  c  dentes (*e.g.* Morel *et al.*, 1990 ; Naudin *et al.*, 2001) et ne peut pas   tre trop grande pour conserver une certaine synopticit   sur

l'ensemble des mesures (moins de 24h pour parcourir tout le réseau) en tenant compte de la vitesse de déplacement du bateau. Elle doit rester aussi dans la taille des capacités humaines de prélèvements et traitements des échantillons à bord. Par ailleurs, ce type de stratégie eulérienne ne permet pas de suivre le devenir de la structure d'intérêt, les échanges potentiels avec le milieu environnant, les changements de structure des communautés microbienne au gré de l'évolution des rapports d'abondance en nutriments dans la lentille, *etc.*. L'utilisation d'un modèle couplé sur ce type de jeu de données peut permettre de répondre à ce genre de questions en prolongeant « numériquement » l'échantillonnage de terrain. En effet, on peut imaginer, dans la mesure où le modèle valide préalablement les observations de terrain (*e.g.* lentille présente bien localisée avec des caractéristiques physico-chimiques bien reproduites), analyser le devenir de cette structure au travers des sorties du modèle. C'est cette démarche conjointe données/modèle qui a été privilégiée par la suite comme on va le voir.

Compte tenu des limitations évoquées ci-dessus, et de l'envie de comprendre plus complètement le fonctionnement biogéochimique de ces lentilles d'eau dessalée, la collaboration avec les collègues de Banyuls s'est poursuivie dans l'élaboration du projet **BIOPRHOFI** (Resp. J-J. Naudin). Cette fois-ci le choix d'une stratégie lagrangienne a été opté : une première phase de détection et localisation de la lentille intervient puis un marquage de cette lentille est réalisé par l'intermédiaire d'une bouée de type Holey-sock. Une fois larguée à l'intérieur de la lentille, la dérive de la bouée matérialise son déplacement (Fig. 27) et des prélèvements sont réalisés à proximité pour déterminer l'évolution des caractéristiques de la masse d'eau pendant environ 4,5 jours dans le cas présent. L'approche lagrangienne retenue pour BIOPRHOFI avait l'avantage d'une plus grande cohérence par rapport aux précédentes campagnes compte tenu d'une structure hydrodynamique évoluant rapidement dans le temps et l'espace. Dans ce projet qui a été financé par le PNEC-Chantier Méditerranée et dont la campagne de terrain s'est effectuée en mai 2006, j'étais plus particulièrement en charge du volet de modélisation biogéochimique en collaboration avec C. Estournel (POC-LA) pour la partie modélisation hydrodynamique des lentilles.

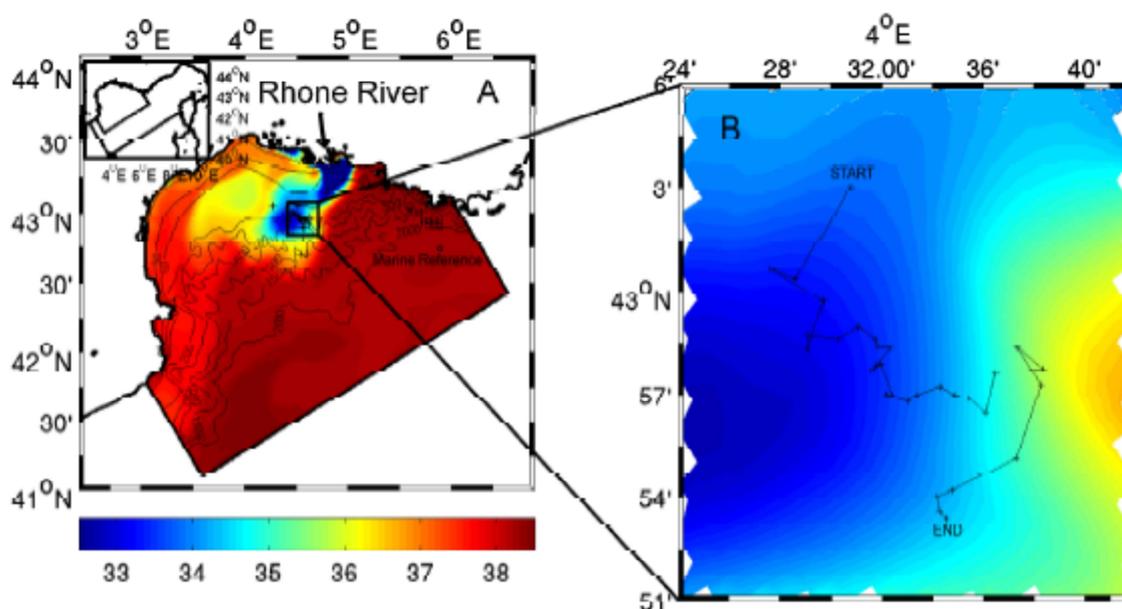


Figure 27 : Illustration de la stratégie de modélisation imbriquée pour la campagne BIOPRHOFI, localisation des points de mesures (+) et de la référence marine (•) ; Champs de salinité numérique du 26 mai 2006 dans le domaine « fille » (A). Zoom sur la trajectoire de la bouée avec la localisation des différents sites (+) de prélèvements (B). D'après Auger *et al.* (2011).

Il y a eu pour ce projet BIOPRHOFI une collaboration très étroite entre expérimentateurs et modélisateurs. La réalisation du volet de modélisation couplée s'est faite dans le cadre de la

thèse de P-A. Auger (co-encadré avec C. Estournel) qui a été défendue en mars 2011. Les objectifs de cette thèse, concernant BIOPRHOFI, étaient d'aboutir à une représentation numérique acceptable de la dynamique physique, biogéochimique et écologique de la lentille en utilisant les données de la campagne de terrain. Cette étape s'est réalisée d'abord par l'analyse approfondie des données disponibles ce qui a permis de confirmer les hypothèses de fonctionnement des lentilles que j'avais avancées à la suite des campagnes RHOFI (Diaz *et al.*, 2008). Ensuite une calibration spécifique des paramètres du modèle biogéochimique dédiée à l'écosystème de la zone d'influence rhodanienne a été proposée et validée à partir de la série de données disponibles. La réponse des différentes communautés planctoniques à la spécificité biogéochimique des apports du Rhône a ainsi été prise en considération en particulier le déséquilibre entre les quantités de phosphate et de nitrate et l'impact de ce déséquilibre sur les rapports internes en N:P des organismes planctoniques. Puis, le modèle a été utilisé comme un outil permettant de mener une analyse du système beaucoup plus poussée que ne le permet la seule analyse des données de terrain en particulier pour faire des hypothèses quant au rôle des lentilles dans les échanges côte-large de matière. L'exploitation du modèle a permis d'évaluer notamment la capacité d'une lentille à exporter le carbone et à quantifier la part du carbone déposée sur le fond. Je reparlerai en détails des résultats les plus marquants auxquels nous avons aboutis plus loin dans mon manuscrit (*cf.* §. II.4.2.).

Les résultats des recherches du PNEC-Chantier Méditerranée (achevé fin 2005) avaient montré d'une manière générale qu'il existait une très forte imbrication des processus physiques et biogéochimiques dans le golfe du Lion jusqu'à une très petite échelle de temps et d'espace. L'autre enseignement principal était aussi que pour comprendre la biogéochimie marine dans cette région, il était crucial de mener des études couplées pour avoir notamment une caractérisation très précise du contexte hydrodynamique. L'expérience accumulée nous a donc amenés à organiser, à partir de 2005 au sein du laboratoire de l'époque (LOPB), une réflexion autour de l'impact des processus hydrodynamiques de (sub)meso-échelle sur la dynamique biogéochimique en zone côtière, avec en particulier l'objectif de mieux comprendre le rôle de ces processus dans les transferts de matière et d'énergie entre la zone côtière et l'océan du large.

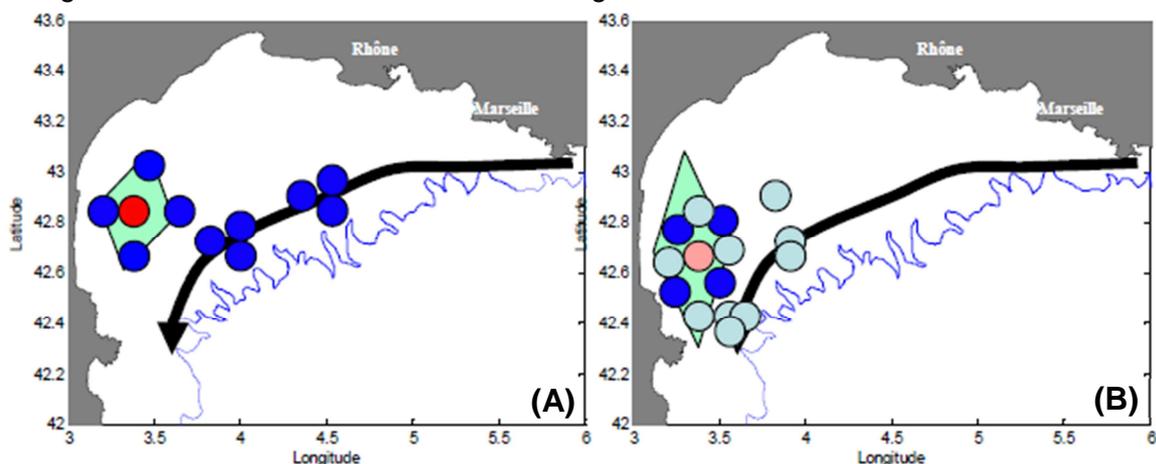


Figure 28 : La structure hydrodynamique ciblée représentée par le losange vert dont le grand axe indique la direction théorique d'étirement principal. La bouée iridium est indiquée en rouge (puis rose après 24h) et celle de type GPS-Argos en bleu (bleu pâle après 24h). Positions initiales des bouées lors de leur lâcher avant le largage du traceur SF₆ (A) ; Positions à la fin de la mise à l'eau du traceur 24-h après (B). Figures issues du dossier de demande de financement LATEX à LEFE en 2007.

La circulation horizontale à (sub)mesoscale est un processus majeur puisqu'il contrôle les distributions spatiales des nutriments et peut induire un fort patchiness dans les répartitions du phytoplancton et du zooplancton (*e.g.* revue de Lévy, 2008). Mais les processus physiques qui pilotent ces distributions de traceurs à très petite échelle ne sont pas toujours clairs (Abraham, 1998; Martin, 2003). Qualitativement, la dispersion horizontale d'une zone

riche en traceur qu'il soit conservatif ou non dépend des effets combinés de l'advection qui tend à étirer ou déformer le patch et de la diffusion turbulente qui disperse le traceur à très petite échelle. Mais évaluer quantitativement la part de ces deux types de processus dans la dispersion des nutriments et du phytoplancton reste plus difficile à faire.

C'est dans le contexte de ce questionnement scientifique que la réflexion menée a permis de soumettre dès l'automne 2006 le projet **LATEX** (LAgrangian Transport EXperiment) dont j'ai assuré la co-responsabilité scientifique avec ma collègue Anne Petrenko. Le projet LATEX avait pour thème général l'amélioration de la compréhension du couplage entre physique et biogéochimie à (sub)-meso-échelle et s'est porté sur l'étude des structures tourbillonnaires présentes dans le golfe du Lion et des conséquences de leurs mouvements horizontaux et verticaux sur les processus biogéochimiques. En particulier ce projet devait répondre à des questions comme : (i) les tourbillons facilitent-ils ou non les transferts de matière entre le plateau à forte productivité biologique et le large ? (ii) quelles sont les conséquences sur la biogéochimie de l'interaction de ces structures tourbillonnaires avec le Courant Nord Méditerranéen en terme de structuration spatiale de la production primaire et du plancton. La stratégie du projet LATEX reposait sur une utilisation combinée des observations satellitales, de modélisation numérique couplée physique-biogéochimie et mesures *in situ* eulériennes (mouillages fixes) et lagrangiennes (flotteurs dérivants, gliders, traceur inerte SF₆). Les thèmes de notre projet correspondaient à l'une des priorités listées par l'INSU dans le cadre des programmes nationaux LEFE-CYBER (Cycle Biogéochimiques, Environnement, Ressources) et LEFE-IDAO (Interactions et Dynamique de l'Atmosphère et l'Océan).

Le projet a agrégé plus d'une quarantaine de scientifiques d'une dizaine de laboratoires français (POC/OMP, LPO/IUEM, CAREN, LOV/OOV, ENSTA, LOCEAN/IPSL, LEGOS/OMP, LOMIC/OOB et CEREGE/Pytheas) et quelques laboratoires étrangers (Italie : CNR, ENEA Rome ; Etats-Unis : RSMAS Miami et UCSB ; Espagne : IMEDEA Majorque ; AIEA Monaco). A ce jour, une dizaine d'articles a été publiée dans des revues de rang A à comité de lecture sont issues du projet LATEX. Cinq autres publications viendront vraisemblablement s'ajouter à cette liste. Il y a environ une vingtaine de communications internationales, 3 récompenses internationales pour les étudiants qui ont présenté leurs travaux. Enfin, en terme de formation à la recherche, le projet a permis de porter 3 thèses, 2 post-doctorats et plusieurs stages de niveau master ou licence.

Une description complète du projet, l'état d'avancement et les différents documents liés au projet peuvent être trouvés à l'adresse suivante <http://mio.pytheas.univ-amu.fr/?Programme-LATEX>.

Le management d'un tel projet (en collaboration avec A. Petrenko) a été très enrichissant d'un point de vue personnel car il m'a permis d'aborder des aspects du métier de chercheur en océanographie auxquels je n'avais encore jamais touché : gestion d'un volume important de crédits, montage de dossiers pour l'acquisition de matériel « mi-lourds », coordination et planification du travail de plusieurs équipes de recherches sur un navire océanographique, et enfin diplomatie dans les moments délicats...

Je détaille ci-après quelques résultats majeurs des thèses de Z. Hu et M. Kersalé (encadrées par A. Petrenko, I. Dekeyser, A. Doglioli) ainsi que du travail post-doctoral de F. Nencioli auxquels je n'ai pas directement participé mais qui permettent de comprendre l'intérêt de la stratégie lagrangienne mise en œuvre pour répondre aux objectifs du projet LATEX.

Très schématiquement, la stratégie d'étude consistait d'abord en une détection du tourbillon à l'aide de l'ADCP du navire en parcourant rapidement un quadrillage de la zone d'intérêt (ouest golfe du Lion) mais aussi grâce à l'imagerie satellitale fournie en temps réel. Une fois la structure détectée, il s'agissait d'y lâcher un certain nombre de bouées lagrangiennes pour suivre le déplacement de la structure, d'y injecter un traceur inerte pour suivre sa dispersion aussi longtemps que possible en vue d'évaluer la diffusion horizontale et les taux d'étirement (Fig. 28). A proximité du centre du patch, une bouée lagrangienne « biogéochimique » (type CARIOCA) a été larguée et servait de repère pour réaliser à proximité et à intervalles réguliers des prélèvements divers en vue d'analyser l'évolution au cours du temps des propriétés biogéochimiques à l'intérieur du tourbillon (qualité de la matière organique,

stoéchiométrie de la matière particulaire, production primaire, production bactérienne, structure des communautés planctoniques).

Devant la mise en œuvre complexe d'un tel projet et aussi pour réduire au maximum les risques d'échec (les tourbillons n'étant pas forcément présents au moment où le bateau nous est accordé), nous avons décidé de scinder le projet en deux phases :

(1) une première partie sous la forme d'une étude de faisabilité (projet LATEX00) financée en 2007 par LEFE. En parallèle nous avons sollicité et obtenu auprès de l'INSU (moyens lourds) et de la région PACA, des crédits pour l'achat de flotteurs lagrangiens et d'un chromatographe en phase gazeuse pour la mesure *in situ* du traceur SF₆.

LATEX00 a permis de confirmer les travaux antérieurs de Millot (1982) et donc, l'existence de processus de (sub)mesoéchelle dans le golfe du Lion grâce à l'analyse des données satellitales et *in situ* acquises au cours d'une courte campagne effectuée en juin 2007 (N/O Tethys) ainsi qu'en utilisant des sorties de modèle hydrodynamique couplées à une analyse en ondelettes (Hu *et al.*, 2009).

L'analyse de ces données expérimentales et numériques a permis d'identifier la présence de structures tourbillonnaires (Fig. 29) caractérisées par une durée de vie supérieure à 15 jours et des taux d'étirement faible à moyen au sein d'un environnement physique stratifié d'environ 50 m d'épaisseur, c'est-à-dire ayant des caractéristiques compatibles avec une expérience de marquage au traceur SF₆ prévue dans le projet LATEX proprement dit.

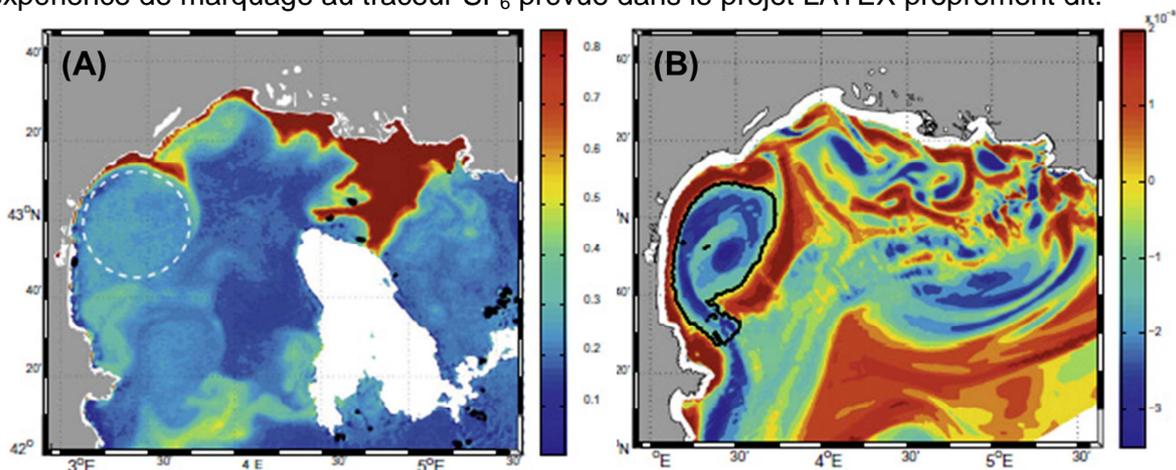


Figure 29 : Signature spatiale du tourbillon anticyclonique sur la chlorophylle de surface (SeaWiFs, algorithme OC4 en mg m^{-3}) et mise en évidence de la présence du tourbillon par une analyse en ondelettes sur la vorticité relative (à 20 m, en s^{-1}) simulée par le modèle Symphonie. D'après Hu *et al.*, (2009).

Par ailleurs, les mesures des concentrations ambiantes en SF₆ réalisées pendant LATEX00 ont montré des valeurs de l'ordre du femto mole. Cette quantité ambiante moyenne a permis de dimensionner le futur système d'injection du traceur SF₆ qui a été ensuite utilisé pour l'expérience principale de septembre 2010.

Des tests de navigation lagrangienne ont été également menés pour la dispersion du traceur inerte. En effet, la dispersion du traceur devait être faite selon une trajectoire spécifique (spirale carrée) mais cette procédure n'était *a priori* pas aisée, compte tenu du mouvement des masses d'eau. La navigation devait donc s'effectuer dans un repère lagrangien avec réactualisation en permanence du cap du bateau en fonction des vitesses et directions des courants. Un logiciel de navigation (Doglioli *et al.*, 2013) a été spécialement créé pour réaliser cette opération ce qui a permis de disperser le traceur exactement dans les conditions souhaitées au cours de l'expérience principale (Fig. 30).

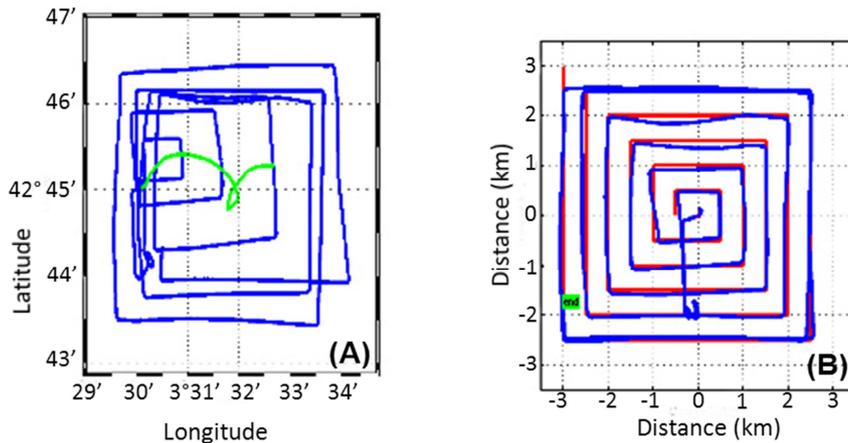


Figure 30 : Navigation lagrangienne pour l'injection du traceur conservatif SF₆ durant la campagne LATEX2010. Trajectoire du bateau (bleu) et de la bouée (vert) dans un repère géographique (A) et trajectoire prévue (rouge) et effectivement réalisée (bleu) dans un repère lagrangien (B). D'après Doglioli et al. (2013).

Les résultats probants de LATEX00 nous ont permis de proposer la seconde phase du projet LATEX dès l'automne 2007.

Cette partie du projet a consisté à solliciter un financement pluriannuel auprès de LEFE pour la réalisation effective du projet LATEX. Nous avons obtenu ce financement (165k€, 2M€ coût consolidé) pour trois années (2008-2010), finalement prolongé jusqu'à fin 2011 compte tenu du report d'un an de la campagne océanographique que nous avons demandée initialement pour septembre 2009. En parallèle, nous avons demandé et obtenu trois campagnes d'environ 7 jours chacune avec le Téthys II (sept-2008, sept-2009 et sept-2010) et 25 jours avec le N/O Suroît pour la campagne principale de marquage du tourbillon de septembre 2010.

Ce second volet du projet a été fructueux du point de vue scientifique et même si aucun tourbillon n'était malheureusement présent lors de la campagne principale en 2010, les données récoltées lors de cette mission ont néanmoins été riches d'enseignement, notamment concernant l'hydrodynamique à méso-échelle dans cette région.

Un approfondissement notable des connaissances a pu être réalisé autour des caractéristiques propres des tourbillons (tailles, localisation, vitesse de déplacement) grâce aux différentes campagnes de mesures qui ont permis d'échantillonner notamment en septembre 2008 et 2009 des tourbillons typiques (Fig. 31).

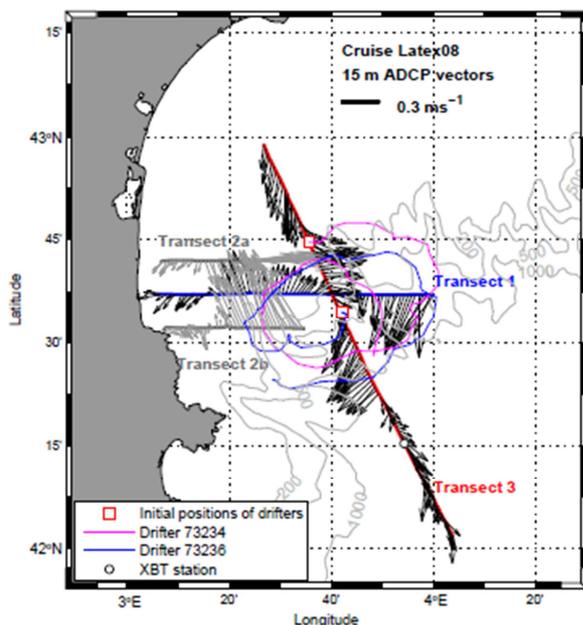


Figure 31 : Champs de courant ADCP (vitesse et direction) à 15 m lors de la campagne LATEX08. Les trajectoires bleue et magenta représentent la dérive des deux bouées lâchées dans la structure tourbillonnaire. D'après Hu et al. (2011a).

L'utilisation de la modélisation hydrodynamique a permis d'établir des hypothèses sur les différents processus de génération des tourbillons liés soit au vent et à la stratification (Fig. 32 ; Hu *et al.*, 2011b) soit à la circulation du courant Nord et à la configuration du trait côtier (Kersalé *et al.*, 2013) tandis que le modèle couplé hydrodynamique-biogéochimie, parallèlement à l'outil satellitale couleur de l'eau, a permis de mettre en évidence l'influence de ce type de tourbillon sur la distribution du plancton et des nutriments dans cette région (Campbell *et al.*, 2013). Je parlerai en détails de ces travaux plus loin dans mon manuscrit. La modélisation d'une manière générale a aussi permis d'accéder à une quantification des échanges d'eau (Kersalé *et al.*, 2013) et de matières biogènes (Campbell, 2012) entre la zone du plateau et le large en relation avec la présence de ces structures tourbillonnaires.

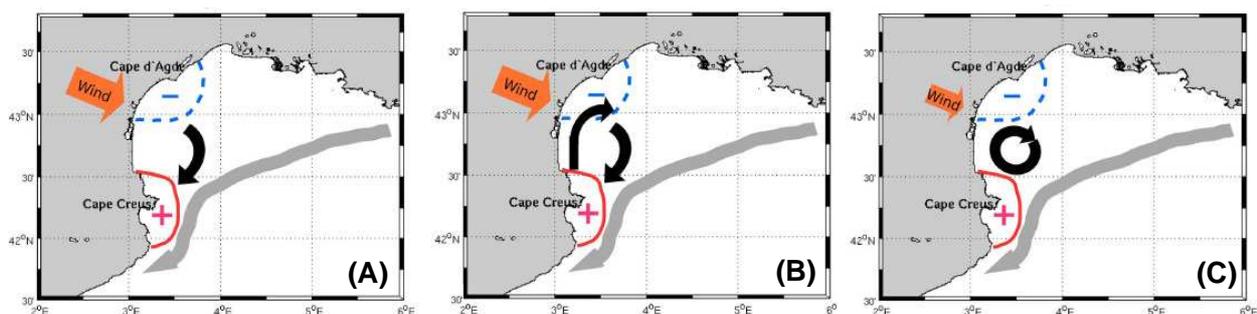


Figure 32 : Représentation schématique du processus de génération d'un anticyclone côtier dans l'ouest du golfe du Lion. Forçage par le vent (flèche orange), niveau de la mer en surface (rouge supérieur au niveau moyen, bleu inférieur), courant de surface (flèches noires), courant Nord (flèche grise). Ce processus de génération se déroule sur quelques jours pour une durée de vie du tourbillon de quelques jours à une dizaine de semaines. D'après Hu *et al.* (2011b).

Comme je l'ai écrit précédemment, la campagne principale de 2010 n'a pas permis d'atteindre les objectifs d'étude et de marquage d'une structure tourbillonnaire car il n'y en avait pas à ce moment-là dans la zone en raison de conditions climatiques non adéquates. Néanmoins l'approche multi-outils mise en œuvre (satellites, bouées lagrangiennes, mesures ADCP et gliders) a permis une caractérisation de l'hydrodynamique d'une manière novatrice puisque les structures spatiales du transport de surface (LCS, Lagrangian Coherent Structures) présentes pendant cette campagne ont pu être mises en évidence (Nencioli *et al.*, 2011). Une comparaison entre les LCS *in situ* obtenues à partir des trajectoires des bouées lagrangiennes (Fig. 33B) et celles dérivées de l'altimétrie (Fig. 33A) montre une cohérence correcte et surtout révèle la présence d'un front thermique (Fig. 33C) associé aux LCS *in situ*. Dans une autre étude publiée récemment, une estimation des coefficients de diffusion horizontale *in situ* à (sub)méso-échelle à travers cette structure frontale a pu être faite par une nouvelle approche combinant les données issues du thermosalinographe embarqué et celles des trajectoires des bouées lagrangiennes (Nencioli *et al.*, 2013).

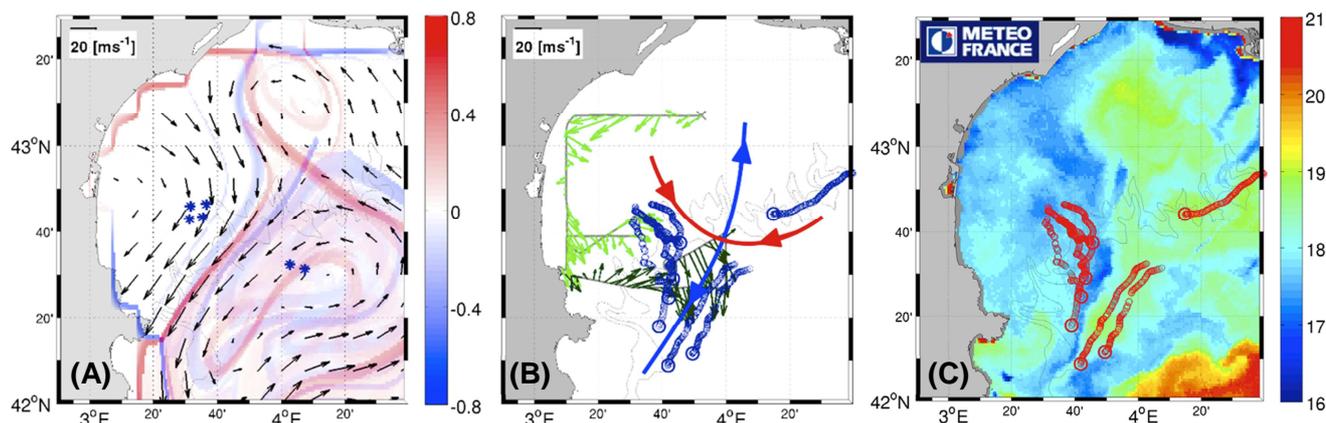


Figure 33 : Vitesses géostrophiques (vecteurs) issues de données altimétriques (AVISO) et valeurs (en s^{-1}) des coefficients de Lyapunov (violet au rouge), étoiles bleues sont les positions initiales des bouées lagrangiennes (A). Trajectoires des bouées lagrangiennes (cercles bleus), vitesses et directions ADCP des courants à 15 m (vert), la flèche bleue (resp. rouge) représente une reconstruction d'une structure spatiale attractive (resp. répulsive) du transport de surface (B). Image AVHRR (proxy de la température de surface) à la même date que (A) et (B) pendant la campagne LATEX2010 (C). Détails dans Nencioli *et al.* (2011).

Malgré l'absence de tourbillons, nous avons choisi, étant donné que cela n'avait jamais été fait en zone côtière au niveau mondial -et aussi en raison des moyens engagés-, de maintenir l'expérience de largage et suivi du traceur conservatif SF_6 . Le traceur a été injecté selon la stratégie prédéfinie dans une zone en bordure de plateau continental et le patch marqué a été suivi dans son déplacement général vers le sud pendant une petite dizaine de jours environ jusqu'à sa dispersion complète (Fig. 34). L'étude des dynamiques de dispersion et d'étirement a permis de quantifier des coefficients de diffusion horizontaux et verticaux et l'impact du vent sur le dégazage du traceur (Kersalé *et al.*, en révision).

Les séries de mesures biogéochimiques prévues ont été réalisées dans le patch marqué, à proximité de la bouée CARIOCA et elles ont servi à caractériser l'évolution des paramètres physico-chimiques et la structure des communautés planctoniques dans la masse d'eau marquée. L'analyse de ces jeux de données a été réalisée depuis quelque temps déjà (rapports de stage, présentations en réunions) mais nous souhaitons avoir le contexte hydrodynamique décrit et analysé précisément pour pouvoir produire des papiers traitant réellement du couplage physique-biogéochimie. Un papier est en cours d'écriture (Diaz *et al.*, en préparation) sur la structuration spatiale du réseau planctonique et des nutriments le long du front thermique et de la LCS attractive mis en évidence lors de la campagne. Deux autres papiers concernant l'influence de ces structures physiques sur la biodiversité planctonique (Touharia *et al.*, en préparation) et sur la productivité et diversité des communautés bactériennes (Obernosterer *et al.*, en préparation) vont être écrits rapidement maintenant.

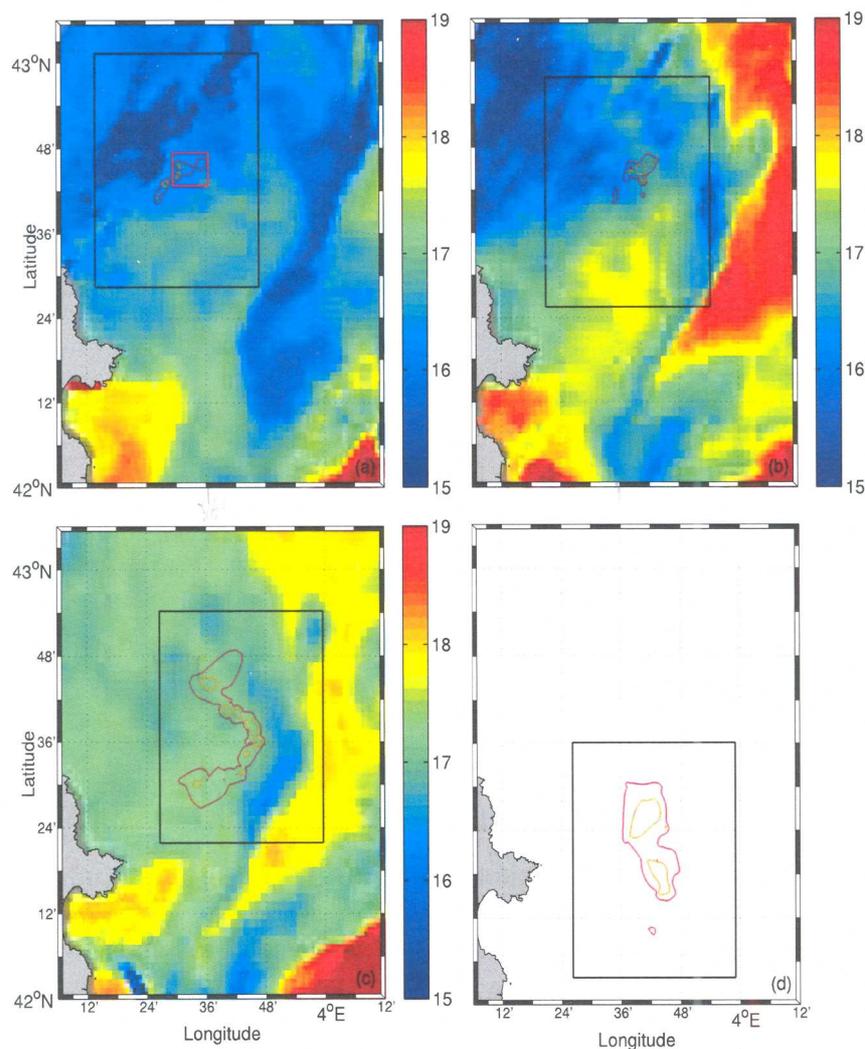


Figure 34 : Images satellitaires SST (données Météo-France) du 12 (a), 14 (b), 15 (c) septembre 2010. Pas d'image disponible pour le 18 septembre (d). Sur chaque image est représentée les contours lagrangiens des patches. Le contour orange représente le(s) centre(s) du patch et le contour rouge la limite du patch. Le carré rouge le 12 septembre montre la zone de dispersion du traceur réalisé un jour avant. Détails supplémentaires dans Kersalé *et al.* (en révision).

J'ai voulu démontrer depuis le début de ce paragraphe que les stratégies lagrangiennes d'échantillonnage en combinaison avec d'autres outils seraient mieux adaptées que les stratégies eulériennes pour étudier de manière couplée les processus physiques et biogéochimiques qui s'observent à (sub)-mésoéchelles spatiale et temporelle. Néanmoins, les stratégies eulériennes peuvent avoir toute leur utilité en particulier pour étudier les évolutions et fluctuations des processus physiques et/ou biogéochimiques à long terme. Elles permettent d'accéder à l'impact de la variabilité basse fréquence (interannuelle à pluri-décennales) sur ces processus notamment si ce type de stratégie arrive à être maintenu sur une longue période de temps avec des échantillonnages très réguliers. Ce maintien peut être fait en général en un seul point à la fois car cela requiert un certain nombre de personnels à bord et au laboratoire pour la récolte et le traitement des échantillons et nécessite aussi l'accès quasi-permanent à un navire. Pour commencer à prendre toute leur efficacité analytique, il faut au moins poursuivre la série sur deux décennies comme le montre les exemples des stations HOT et BATS dans l'Océan Pacifique et Atlantique qui ont permis de mettre en évidence par exemple les variabilités interannuelles voire même des basculements dans le fonctionnement biogéochimique de ces régions (*e.g.* Karl *et al.*, 2001 ; Church *et al.*, 2002 ; Bates, 2007). Ces séries et d'autres existaient avant la fin des années 80 mais de manière plus ou moins discontinue en servant par exemple de zones atelier pour la mise au

point de méthodes ou d'instrumentation mais c'est le programme JGOFS qui a lancé ces observatoires tels qu'ils sont aujourd'hui (Karl *et al.*, 2003). Vis à vis de la modélisation, ces sites sont des outils très importants pour la mise au point d'un code numérique (*e.g.* Smith *et al.*, 2005), l'amélioration de la représentation d'un processus (*e.g.* Fennel *et al.*, 2002) et la validation au niveau des capacités du modèle à reproduire la dynamique interannuelle observée sur les caractéristiques de l'écosystème –structure des communautés planctonique, bilans de production, *etc.* – (*e.g.* Doney *et al.*, 1996 ; Lacroix et Grégoire, 2002). Les modèles couplés physique-biogéochimie dans leur version unidimensionnelle peuvent également être utilisés pour quantifier des processus ou tester des hypothèses non résolus par les seules observations de terrain et ils permettent ainsi d'améliorer la compréhension du fonctionnement biogéochimique autour de l'observatoire (Salihoglu *et al.*, 2008).

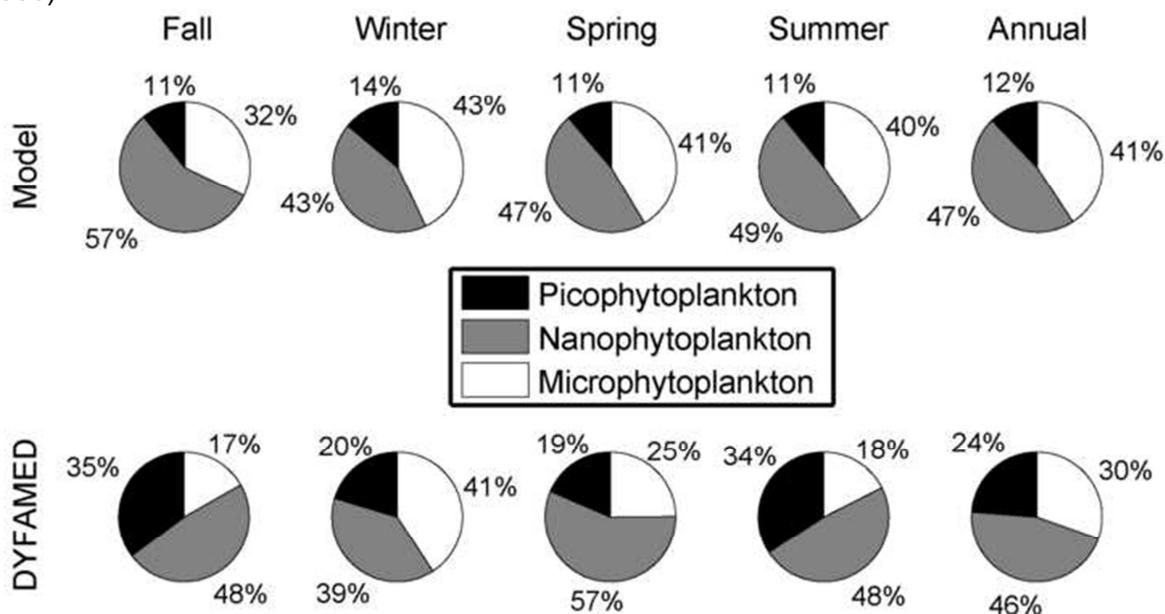


Figure 35 : Comparisons modèle Eco3M-MED - données sur la structure des communautés au site DYFAMED. La comparaison porte sur la contribution de chaque groupe de phytoplancton à la biomasse totale intégrée sur 0-200 m sur des moyennes saisonnières et annuelles (période : 1991-2005). D'après Auger *et al.* (sous presse).

L'observatoire à long terme DyFaMed en Méditerranée nord-occidentale (Mer Ligure) a été lancé en même temps que ses analogues précités dans le cadre JGOFS-France. En raison de sa pérennité et de la diversité des données mesurées (*e.g.* Marty et Chiavérini, 2010), ce site est maintenant incontournable pour la modélisation couplée physique-biogéochimie. Depuis une quinzaine d'années, un certain nombre de modèles « méditerranéens » s'appuient sur les fameuses « données DyFaMed » pour des études aux objectifs très divers : études des dynamiques biogéochimiques de l'écosystème planctonique à très haute fréquence sur une courte période de temps (Raybaud *et al.*, 2011), aux échelles saisonnières (*e.g.* Lévy *et al.*, 1998 ; Raick *et al.*, 2005) et interannuelles (Lacroix et Grégoire, 2002), test d'une technique d'assimilation des données *in situ* dans un modèle couplé en vue d'améliorer sa capacité prédictive (Faugeras *et al.*, 2003). L'intérêt de ces sites est, de plus en plus souvent maintenant, d'être équipé d'instruments autonomes d'enregistrement quasi continu (quelques minutes) ce qui permet d'observer sur des séries pluriannuelles les variations fines de certains paramètres biogéochimiques. Ainsi il existe par exemple à DyFaMed sur la ligne instrumentée un optode (IODA) pour la mesure d'oxygène depuis quelques années (programmes EUROSITES, MOOSE, FixO3, EMSO). Ce rythme d'acquisition est très intéressant pour la modélisation car il est particulièrement en résonance

avec la fréquence du pas de temps des modèles couplés et permet des comparaisons donnée-modèle plus fines mais aussi beaucoup plus drastiques.

Dans le cadre du travail de thèse de P-A. Auger et des publications associées, nous avons utilisé de manière approfondie, la diversité des jeux de données disponibles à DyFaMed principalement pour des études sur la variabilité interannuelle de certains processus clé (interactions proies/prédateurs et convection profonde) contrôlant la structure des communautés planctoniques. Cette diversité des données nous a permis d'aller au-delà des comparaisons usuelles avec la chlorophylle satellitale de surface et je reviendrai sur le détail et l'analyse de ces résultats plus loin dans mon manuscrit mais je voudrais illustrer ici par un ou deux exemples quelques possibilités de validation qu'offrent les données du site DyFaMed notamment sur la structure des communautés planctoniques. Les pigments photosynthétiques et accessoires du phytoplancton qui ont été régulièrement mesurés permettent d'être utilisés *via* la méthode de Vidussi *et al.* (2001) comme des biomarqueurs taxonomiques des principaux groupes fonctionnels de phytoplancton.

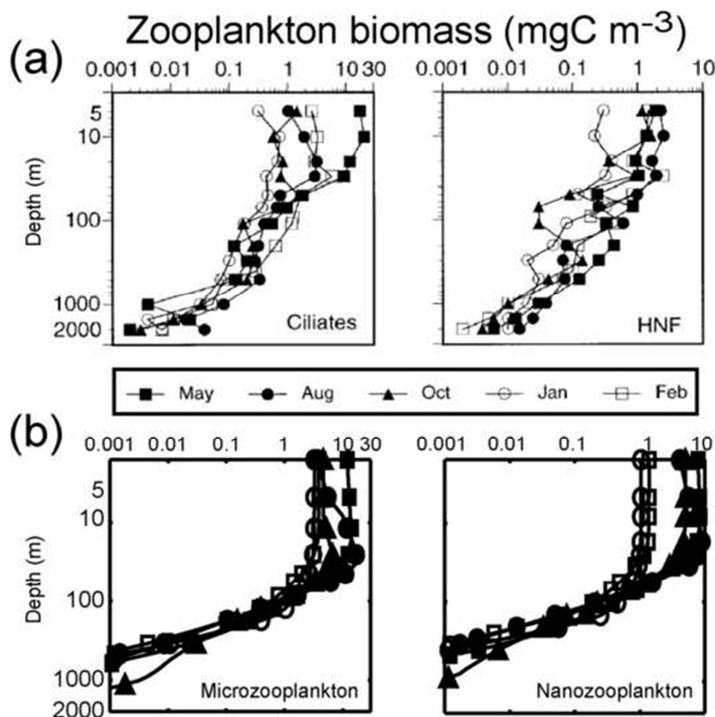


Figure 36 : Profils verticaux de la biomasse en zooplancton (en mgC m^{-3}) (a) observés à DYFAMED (Tanaka et Rassoulzadegan, 2002) et (b) simulés par le modèle Eco3M-Med entre mai 1999 et février 2000. Ciliés (microzooplancton) à gauche et nanoflagellés hétérotrophes (HNF, nanozooplancton), à droite. D'après Auger *et al.* (sous presse).

Ces groupes une fois rassemblés en classe de taille peuvent être comparés aux groupes fonctionnels numériques (Fig. 35). La régularité mensuelle voire bimensuelle des mesures à

DyFaMed et leur pérennité pluriannuelle permettent des comparaisons saison par saison ou années par années relativement fines et statistiquement robustes avec des barres d'erreurs pouvant être calculées sur les données et comparées à celles du modèle (Auger *et al.*, sous presse). L'existence de données de biomasse de prédateurs unicellulaires, ciliés, flagellés (Fig. 36) permet aussi de tester la capacité du modèle à reproduire des groupes fonctionnels souvent représentés dans les modèles les plus complexes mais très rarement validés.

D'autres observatoires en Méditerranée sont en cours d'organisation ou bien déjà lancés sur la base d'une observation pérenne et multi-outils (engins autonomes, lignes de mouillages instrumentés, prélèvements discrets) et se structure en réseau (*e.g.* programme FixO3, EUROSITES, EMSO). Cette structuration en réseau avec uniformisation des méthodes de mesures et centralisation des résultats est cruciale dans l'utilisation des données pour la modélisation. Ces observatoires pérennes vont permettre de faire des comparaisons modèles-données sur de longues périodes, comparaisons importantes pour les projections à long terme et de faciliter l'assimilation de données sur des modèles couplés pour des aspects de prévisions à quelques jours (prévision opérationnelle).

II.3.2.2. La donnée satellitale, la panacée ?

La donnée satellitale en particulier celle dite « couleur de l'océan » est très utilisée dans la validation des modèles couplés physique-biogéochimie que cela soit sur des études régionales ou globales. La plupart des modèles même les plus complexes sont en priorité - voire seulement (et c'est très souvent le cas !)- confrontés à la quantité de chlorophylle « vue » par le capteur satellitale qui est considérée comme un *proxy* de la quantité de phytoplancton. La quantité de chlorophylle est en général une variable d'état dans les modèles de groupes fonctionnels de plancton et une quantité de chlorophylle numérique sort du code pour chaque groupe de phytoplancton rendant ainsi la comparaison avec les données satellitales sur une grille spatialisée commune plutôt facile. Il y a principalement quatre capteurs qui ont été ou sont encore utilisés en biogéochimie marine. Le premier capteur dont se sont servis les océanographes biogéochimistes a été le capteur CZCS (Coastal Zone Color Scanner) embarqué sur le satellite Nimbus 7 (NASA) en service entre 1978 et 1986. Je souligne l'existence de ce premier capteur peu récent car nous avons pu accéder à la série de données concernant la Méditerranée (grâce à l'aimable accord de D. Antoine, LOV) et la comparaison entre la sortie modèle et ces données dont je reparlerai (*cf.* section II.5.1.) a été riche en enseignements dans le cadre des travaux de thèse de P-A. Auger (Auger *et al.*, sous presse). De 1997 à 2010, le satellite SeaStar (NASA) équipé du capteur multispectral SeaWiFs (Sea-Viewing Wide Field-of-view Sensor) a permis de recueillir quotidiennement des images couleur de l'océan et c'est sans doute cette banque de données qui a été la plus utilisée en biogéochimie marine jusqu'à présent. Lancés en 2002, les capteurs MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) à bord du satellite Aqua (NASA) et MERIS (Medium Resolution Imaging Spectrometer, perdu en 2012) à bord d'ENVISAT (ESA) ont fourni des images de haute qualité à plus haute résolution pour différents types d'études environnementales dont les quantités de phytoplancton à la surface de l'océan. Ces trois derniers capteurs ont donc un recouvrement temporel de plusieurs années et il est intéressant d'exploiter l'ensemble des jeux de données sur cette période pour obtenir une gamme de variations sur la donnée mesurée sur une période continue, sur une grande emprise spatiale et aussi de manière synoptique. C'est une plus-value importante par rapport aux données *in situ* sur lesquelles il est en général difficile d'avoir une information équivalente même sur les séries longues en point fixe, les deux types de données restant néanmoins complémentaires. En effet, les analyses chimiques (HPLC) sur un prélèvement d'eau apportent par exemple des informations sur la diversité taxonomique du phytoplancton présent, information qu'il est difficile encore d'obtenir à partir de la donnée satellitale même si l'algorithme PHYSAT commence à faire ses preuves dans l'identification des groupes fonctionnels en surface (*e.g.* Ben Mustapha *et al.*, 2014).

Dans le cadre de la thèse de Rose Campbell, une validation particulièrement fine du modèle couplé avec la donnée « couleur de l'océan » a été menée parce que il a été possible de disposer du produit GlobColour distribué par la société ACRI-ST (soutien de la thèse *via* un contrat CIFRE). Ce produit rassemble les données des trois capteurs précités quand les images sont disponibles et la période possible de comparaison modèle-donnée a concerné les années 2002 à 2004 sans interruption sur l'emprise de la Méditerranée nord-occidentale. Comme ce produit rassemblait plusieurs capteurs, des barres d'erreur sur la valeur de la chlorophylle satellite ont pu être calculées.

Les capteurs observent la couleur de l'eau sur une couche d'épaisseur variable selon la matière colorée présente dans la colonne d'eau. Cette couche est appelée la première couche optique (*e.g.* Bricaud *et al.*, 2010) et varie de l'ordre de quelques centimètres à quelques dizaines de mètres pour les plus transparentes. L'épaisseur de la première couche optique est fonction de la profondeur de la zone euphotique qui peut être calculée dans le modèle. Cette profondeur numérique peut ensuite servir à calculer la quantité de chlorophylle moyenne sur cette épaisseur et c'est cette valeur simulée qui est comparée à la donnée satellite.

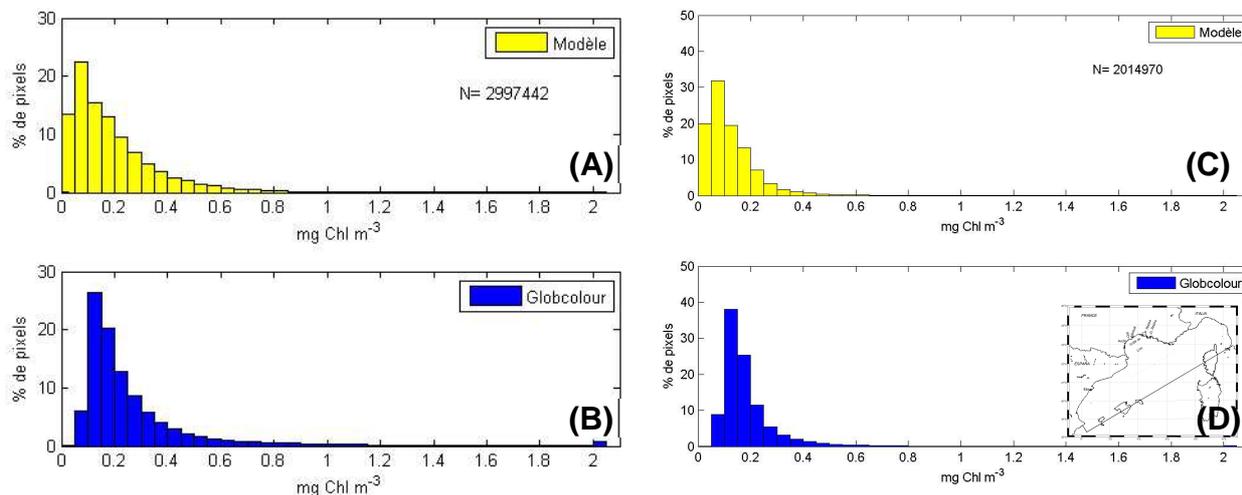


Figure 37 : Histogrammes (nombre de pixels en %) des distributions de chlorophylle de surface issues du modèle couplé Eco3M-MED (panels hauts) et celles de Globcolour (panels bas) en période non stratifiée -novembre à avril- (A et B) et en période stratifiée -mai à octobre- (C et D). En encart sur le panel D, l'emprise spatiale du modèle où a été faite l'étude comparative. D'après Campbell (2012).

Plusieurs comparaisons ont été menées et parmi elles, il y a eu une comparaison sur la base d'histogrammes de distributions en distinguant périodes hydrologiques stratifiée et non stratifiée (Fig. 37). Le modèle reproduit les formes différentes des histogrammes entre les deux saisons avec par exemple un étalement plus important de la distribution vers des concentrations plus fortes en période non stratifiée. Le modèle a tendance à légèrement sous-estimer, le nombre de pixels des très faibles concentrations ($<0,2 \text{ mg m}^{-3}$), par rapport aux données Globcolour tandis que les distributions au niveau des concentrations moyennes (entre $0,3$ et $0,8 \text{ mg m}^{-3}$) sont très similaires quel que soit la saison hydrologique considérée. La superposition des séries temporelles provenant du produit Globcolour et de celle du modèle permet d'évaluer finement les performances du modèle (Fig. 38) sur plusieurs cycles annuels. Ainsi, on s'aperçoit que le modèle a tendance à anticiper et sous-estimer l'efflorescence printanière par rapport à la donnée satellite. En revanche, les quantités simulées sur le reste de l'année sont beaucoup mieux prédites et sont en tout cas dans la gamme d'erreurs de Globcolour sur environ 40% de la période concernée selon un critère mathématique relatif à la distance entre les données satellite et modèle. Cette étude a permis de montrer aussi que cette distance est dans près de 90% des comparaisons inférieure à l'erreur propre issue des différents capteurs de Globcolour. Dans les travaux de thèse de R. Campbell, il était important de vérifier que ce critère soit minimum en période stratifiée au moment où la probabilité de présence des tourbillons anticycloniques dans l'ouest du golfe du Lion était la plus grande.

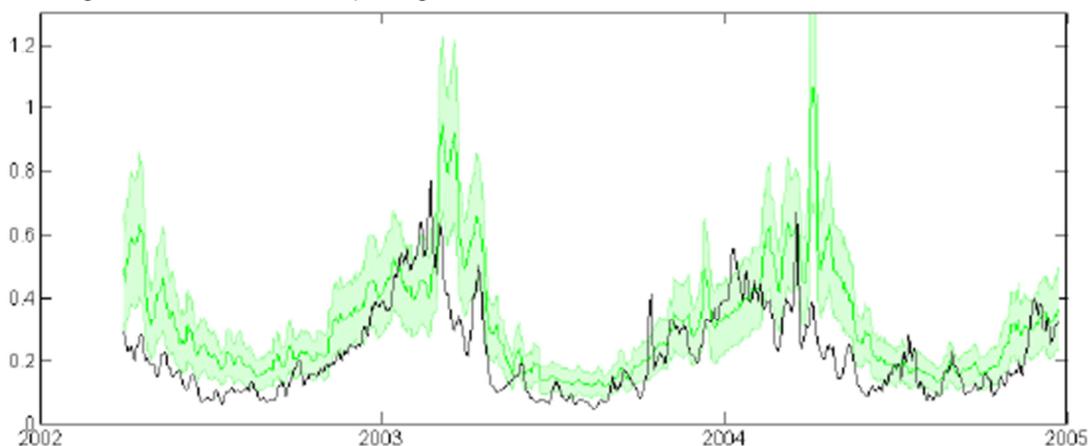


Figure 38 : Evolutions temporelles de la chlorophylle moyenne (mg m^{-3}) issue de Globcolour (courbe vert foncé) avec l'enveloppe d'erreurs (vert clair) et celle du modèle (courbe noire) sur les mêmes pixels. Une moyenne mobile sur sept jours a été appliquée pour améliorer la lisibilité des résultats. D'après Campbell (2012).

Une utilisation tout à fait différente des données satellitales « couleur de l'océan » a été faite dans le cadre du projet européen INSEA (Data Integration System for Eutrophication Assessment in Coastal Water). Dans le but de mieux prédire les épisodes d'eutrophisation en zones côtières, les données chlorophylle de surface SeaWiFs ont été utilisées dans un schéma d'assimilation séquentielle de données en vue d'optimiser la qualité des sorties d'un modèle couplé hydrodynamique-biogéochimie. Ce projet, pour le site méditerranéen, avait pour but de comprendre l'origine des épisodes d'eutrophisation observés de manière intermittente dans la baie semi-fermée du golfe de Fos qui est située immédiatement à l'est du delta du Rhône. Cette région concentre un grand nombre d'activités économiques dont une production mytilicole importante susceptible d'être directement impactée par le processus d'eutrophisation du golfe. Il s'agissait de comprendre sous quelles conditions hydrodynamiques des apports massifs de sels nutritifs en provenance du Rhône peuvent se produire et si ces apports entraînent systématiquement des bouffées d'eutrophisation ou bien s'ils maintiennent simplement un système fortement productif sans dérive vers l'eutrophisation.

Ce travail de compréhension du fonctionnement de cette baie a été mené dans le cadre de la thèse de C. Fontana entre 2005 et 2007 pour laquelle j'ai apporté une aide du point de vue de la construction du code biogéochimique (une des versions d'Eco3M-MED sur la plateforme Eco3M), du couplage avec le code Symphonie ainsi que de l'interprétation des données de terrain et sorties numériques biogéochimiques. C. Fontana a développé un filtre d'assimilation de données (SEEK) dans le code du système couplé et pour évaluer les performances de ce filtre, les sorties numériques optimisées ont été confrontées aux données indépendantes d'une mission de terrain effectuée en mai 2001 (mission ModelFos, programme européen OAERRE). La comparaison modèle optimisé-données (Fontana *et al.*, 2009) a permis de juger que l'effet du filtre d'assimilation sur chacune des variables d'état du modèle est d'autant plus important que les variables sont directement liées à la variable assimilée, l'effet étant par conséquent le plus important sur la prévision des concentrations observées en chlorophylle (Fig. 39). L'effet de l'assimilation améliore les performances du modèle sur la couche de surface, mais cet effet est beaucoup plus modéré en profondeur; de même, l'effet du filtre est plus important pour les zones les moins influencées par le panache du Rhône. En revanche, le filtre SEEK n'a aucun effet sur l'amélioration de la prévision des concentrations en ammonium qui restent mal simulées dans tous les cas. La cause d'un tel résultat serait à rechercher dans la différence entre les variations très rapides des concentrations en ammonium dans le milieu (de l'ordre de la minute à l'heure, *e.g.* Eppley *et al.*, 1979) et la fréquence plus lente d'assimilation des cartes de chlorophylle de surface (tous les 3 jours).

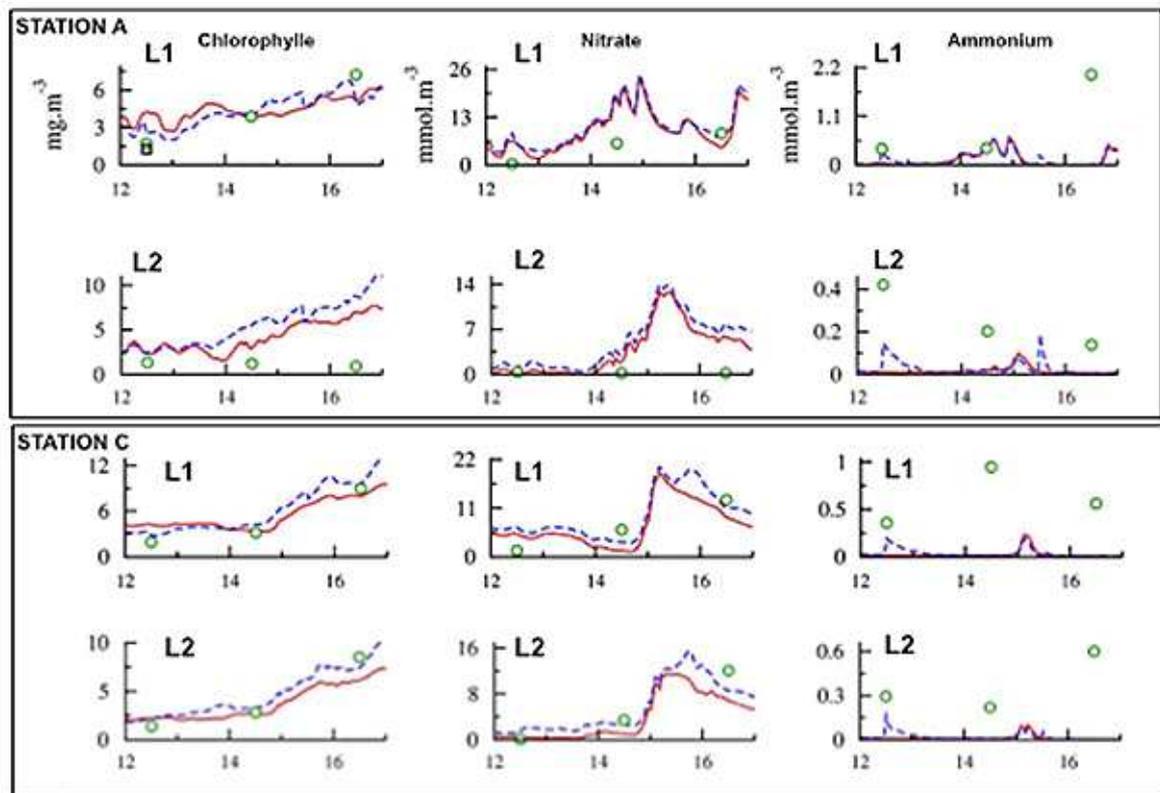


Figure 39 : Concentrations simulées en chlorophylle, nitrate et ammonium en surface (L1) et en mi-profondeur (L2) comparées aux données in situ (stations A et C, campagne ModelFos, 2001). Les données in situ sont représentées par des cercles verts et les données satellite par des carrés (simulation libre: ligne continue rouge; simulation avec le filtre SEEK: ligne discontinue bleue). D'après Fontana *et al.* (2009).

Cette expérience d'assimilation de données a été étendue à une simulation numérique courant sur l'ensemble de l'année 2001 et une emprise spatiale élargie s'étendant jusqu'à l'ouest de l'embouchure du Rhône (Fontana *et al.*, 2010). La productivité primaire de cette zone dépend, la plus grande majorité de l'année, des apports rhodaniens exceptés au cours des mois d'été durant lesquels ces apports sont très réduits. Cette saisonnalité intrinsèque au système de l'embouchure du Rhône nécessite d'utiliser une méthode adaptative d'assimilation séquentielle légèrement différente de celle précédemment mise au point et qui permet de prendre en compte cette saisonnalité. L'application de cette méthode d'assimilation améliore sensiblement la prévision de la quantité de chlorophylle et des données non assimilées, comme les nutriments dans la zone. Cette méthode d'assimilation a ouvert des perspectives sur les façons de mettre en place des systèmes numériques de prévision opérationnelle à plus grande échelle (*e.g.* Fontana *et al.*, 2013).

La donnée satellitale « couleur de l'océan » permet d'accéder à la quantité de chlorophylle en surface -*proxy* de la quantité de phytoplancton- de manière synoptique sur de grandes zones océaniques et à haute fréquence sur de longues périodes de temps. En cela, il s'agit d'un outil majeur d'évaluation des modèles couplés physique-biogéochimie marine sur des échelles de temps et d'espace très variées. Les validations ne doivent pas s'arrêter à de simples comparaisons visuelles comme on l'observe encore trop souvent dans la plupart des publications mais elles doivent, pour être rigoureuses, être réalisées sur la base de métriques robustes (carte de corrélation, critère de distance, comparaison des distributions de concentrations, *etc.*). Outre l'importance de la donnée satellitale dans le processus de validation des codes numériques, les aspects d'assimilation de ce type de données sont tout aussi importants notamment pour les aspects de mise au point d'outils de

prévisions opérationnelles qui sont sans doute amenés à grandement se développer dans les prochaines années.

Les principales limitations de cet outil sont qu'il ne quantifie la chlorophylle que sur la première couche optique, *i.e.* à la toute proximité de la surface et que les estimations ne sont pas proches de la réalité en zones côtières où les algorithmes discriminent mal les quantités de chlorophylle et de matières en suspension. Les marges d'erreur sur la donnée estimée de chlorophylle restent élevées même quand on peut combiner les valeurs de plusieurs capteurs comme on l'a vu dans les travaux que j'ai choisis de montrer. De plus, la dynamique de la quantité de chlorophylle en surface ne reflète pas, la plupart du temps, celle observée sur l'ensemble de la zone euphotique et c'est d'autant plus vérifié que le milieu est oligotrophe. Ainsi, il existe des zones, en Méditerranée orientale par exemple, où les concentrations en chlorophylle sont tout au long de l'année inférieures à $0,10 \text{ mg m}^{-3}$ en surface selon l'outil satellitaire (*e.g.* Bosc *et al.*, 2004) mais qui, dans le même temps, montrent un maximum profond de chlorophylle marqué et riche en silice biogénique (Crombet *et al.*, 2011), ces dernières observations suggérant donc une productivité primaire marquée à la base de la zone euphotique. On voit que, dans une telle configuration, la seule confrontation entre données satellitaires de surface et simulations est très incomplète et ne permet pas de vérifier si le modèle a la capacité ou non de reproduire ce type de distributions verticales de la chlorophylle et de la biomasse planctonique. Cette capacité est importante à cerner dans l'optique d'une représentation numérique des flux d'exportation de carbone par exemple. Ces jeux de données « couleur de l'océan » ne peuvent donc suffire seuls à l'évaluation des modèles de biogéochimie marine et doivent donc être complétés le plus souvent possible par les jeux de données issus des observatoires pérennes (radiales de gliders ou d'AUV, mouillages instrumentés, séries en point fixe...) et tous les autres outils disponibles tels que les campagnes de mesures ponctuelles, les flotteurs dérivants instrumentés, *etc.*

II.4. Impacts des variabilités à hautes fréquences

Dans cette partie, je vais développer une analyse de l'impact des processus physiques ayant une variabilité à haute fréquence (journalière à infra-saisonniers) sur la dynamique biogéochimique de l'écosystème pélagique en Méditerranée nord-occidentale autour de quelques exemples pris parmi mes travaux de recherche. Le couplage étroit entre les processus physiques et la biogéochimie marine a été démontré depuis plusieurs décennies dans cette région (*e.g.* Minas, 1968). Cependant, comme on va le voir, l'outil de modélisation permet d'étudier ce couplage de manière intégrative, c'est-à-dire d'évaluer les conséquences du processus sur de nombreux compartiments de l'écosystème et sur une échelle de temps adaptée à la meilleure compréhension possible de ces conséquences. Par ailleurs, le modèle couplé peut aussi « prolonger numériquement » une étude expérimentale en venant infirmer ou confirmer certaines hypothèses établies à partir des données de terrain.

II.4.1. Exportation de matière lors d'évènements de plongées d'eau dense sur le plateau du golfe du Lion

Dans le cadre de la thèse de E. Bonnin, le modèle biogéochimique de type NPZD couplé à la plate-forme de modélisation hydrodynamique d'océan côtier Symphonie (POC, Toulouse) a, entre autres, permis d'étudier le transfert de matière biogène lors d'un évènement de formation d'eau d'hiver intermédiaire (WIW) sur le plateau du golfe du Lion durant l'hiver 1998-1999 (Dufau-Julliand *et al.*, 2004).

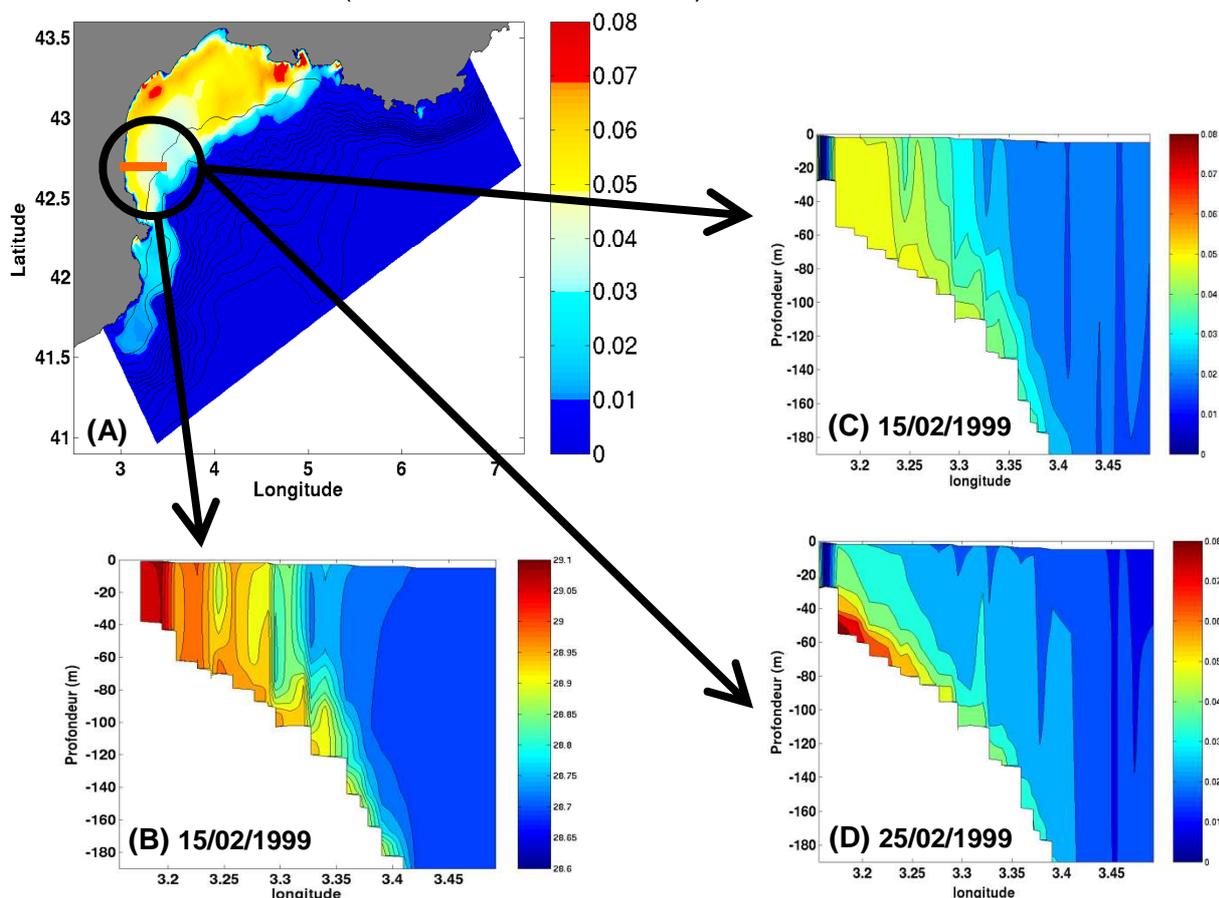


Figure 40 : Distribution spatiale de la matière organique particulaire (mmol-N m^{-3}) près du fond le 15/02/1999 prédite par le modèle couplé hydrodynamique-biogéochimie (A). Coupes verticales de l'anomalie de masse volumique (kg m^{-3}) à la latitude de $42^{\circ}30'$ le 15/02/1999 (B) (d'après Dufau-Julliand *et al.*, 2004), de la répartition de la matière organique particulaire (mmol-N m^{-3}) le 15/02/1999 (C) et le 25/02/1999 (D).

Cette formation de WIW se produit au cours d'hivers très rigoureux lors d'épisodes de mistral et tramontane associés à des flux de chaleur fortement négatifs (Fieux, 1974). Ce processus de densification fait plonger les eaux de surface vers le fond du plateau continental et cette masse d'eau s'écoule ensuite sur la pente continentale vers l'océan ouvert. La WIW diffère, de par ses caractéristiques thermo-halines, de l'eau de fond méditerranéenne du bassin occidental (WMDW) qui est formée au large bien au-delà du plateau continental même si ces deux types d'eau sont formés par les mêmes forçages atmosphériques.

La figure 40 montre que le modèle couplé a la capacité de reproduire le processus de piégeage de la matière organique particulaire en fortes concentrations sur le plateau, et qui est ensuite entraînée vers les profondeurs lors d'un événement de formation d'eau dense WIW. Des quantités exportées et des flux de carbone et d'azote au cours de cet événement ont pu être estimés par le modèle (Fig. 41).

Connaissant le volume approximatif de cette masse d'eau (ca. $500 \text{ km}^3 \pm 125$, Dufau-Julliand *et al.*, 2004), une estimation de la quantité d'azote organique particulaire exportée par cet événement s'élève environ à $35 \cdot 10^3$ tonnes, soit en terme de carbone, à $3,6 \cdot 10^6$ tonnes en utilisant un rapport de conversion redfieldien. A proximité du fond, les flux d'exportation les plus élevés sont observés à travers la radiale indiquée sur la figure 40 en direction du sud (long-shore) et varient de 2 à $4 \text{ mol-N s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ (Fig. 41). Ce dernier résultat montre que l'exportation de la matière piégée au cours de cet événement se serait effectuée, de manière prépondérante, le long des isobathes en direction du sud au large de la côte du Roussillon peut-être pour rejoindre le fond du bassin par le Canyon du Cap Creus qui est reconnu pour être une voie prépondérante d'exportation dans cette région (*e.g.* Bonnin *et al.*, 2008 ; Palanquès *et al.*, 2012 ; Martin *et al.*, 2013).

Ces résultats de modèle n'ont malheureusement pas pu être validés à l'époque par manque de données *in situ* sur la période de la simulation. Mais il est intéressant de noter qu'à partir du milieu des années 2000, cette zone a été assez régulièrement instrumentée (lignes pérennes de mouillages équipées de trappes à sédiments) par le CEFREM dans le cadre de projets européens (EUROSTRATAFORM, HERMIONE, HERMES) et visitée par des campagnes de mesures (*e.g.* CASCADE en 2011). Ces études avaient pour objectif principal la quantification expérimentale des flux et des quantités de matière biogène exportée au cours de la formation et la cascade d'eau dense de plateau en hiver et/ou lors de tempêtes d'est ce qui soutient la pertinence des études par modélisation couplée menée en parallèle sur ce thème dès les années 2003/2004.

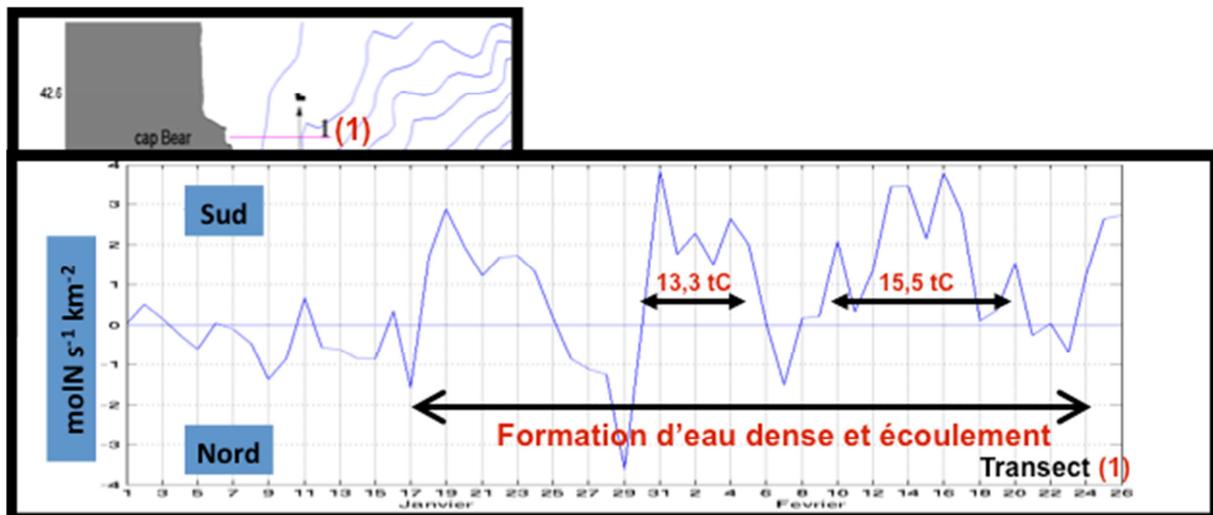


Figure 41 : Flux et quantités de matière exportée exporté à travers une radiale cross-shore à $42^{\circ}30'$ durant l'épisode de formation d'eau profonde durant l'hiver 1999 dans l'ouest du golfe du Lion.

Les résultats obtenus révèlent également une forte variabilité du processus d'exportation de matière biogène. En effet, sur la série modélisée (Fig. 41), les valeurs de flux et aussi leur

direction (ici nord ou sud par rapport à une radiale fictive) évoluent à l'échelle de quelques jours. Une telle variabilité montre que l'étude de ce genre de processus et les impacts sur l'écosystème ne peuvent être appréhendés que par l'utilisation d'instruments de mesures en continu adossés à la modélisation couplée physique-biogéochimie.

II.4.2. Lentilles d'eau dessalée d'origine rhodanienne et impacts sur les dépôts de carbone dans le golfe du Lion

Le fonctionnement écologique et biogéochimique de la plume du Rhône a été largement exploré et documenté sur les quarante dernières années (*e.g.* revues de Lefèvre *et al.*, 1997 ; Naudin *et al.*, 2001 et références incluses). En revanche, le fonctionnement de la région de transition entre les eaux franchement dessalées et les eaux marines (appelée ROFI, Region of Freshwater Influence, Dagg et Breed, 2003) avait été beaucoup moins étudié bien que cette région soit de première importance pour l'amélioration de la compréhension du fonctionnement biogéochimique de la ROFI du Rhône. En réalité, les connaissances sur cette zone particulière provenaient d'études eulériennes de plus grande échelle englobant cette région et aussi de l'imagerie satellitale. Ces différentes études montraient que (1) les frontières de la ROFI du Rhône sont assez difficiles à délimiter précisément et les contours évoluent rapidement et (2) les quantités de plancton et les flux biologiques sont en général plus forts dans cette zone qu'à l'intérieur de la plume elle-même (*e.g.* Kirchman *et al.*, 1989 ; Leveau *et al.*, 1990 ; Morel *et al.*, 1990 ; Pujo-Pay *et al.*, 2006). Ces observations font de la ROFI une région clé pour le transfert de la matière organique présente dans la plume vers les régions hauturières. Certaines observations dans d'autres ROFI avaient au préalable montré qu'un mode de transfert de la matière pouvait être réalisé sous la forme de lentilles d'eau dessalée qui se détachent de la plume et montrent de fortes concentrations en pigments chlorophylliens (*e.g.* Gilbes *et al.*, 1996, 2002; Ressler et Jochens, 2003) mais le fonctionnement biogéochimique précis de ces lentilles restait largement ignoré. L'existence de telles lentilles avant les campagnes RHOFI et BIOPRHOFI n'avaient pas été réellement documentée pour le Rhône même si les travaux de Reffray *et al.* (2004) par modélisation hydrodynamique avait montré que sous certaines conditions de vent, des structures transitoires ayant une durée de vie de quelques jours au maximum pouvaient se détacher de la plume du Rhône. Dans ce contexte, les objectifs scientifiques des missions RHOFI et BIOPRHOFI étaient respectivement de vérifier l'existence de ces lentilles, d'en détailler le fonctionnement écologique et biogéochimique et de mettre en évidence par modélisation la capacité de ces structures à exporter des nutriments et de la matière organique de la zone côtière vers le large.

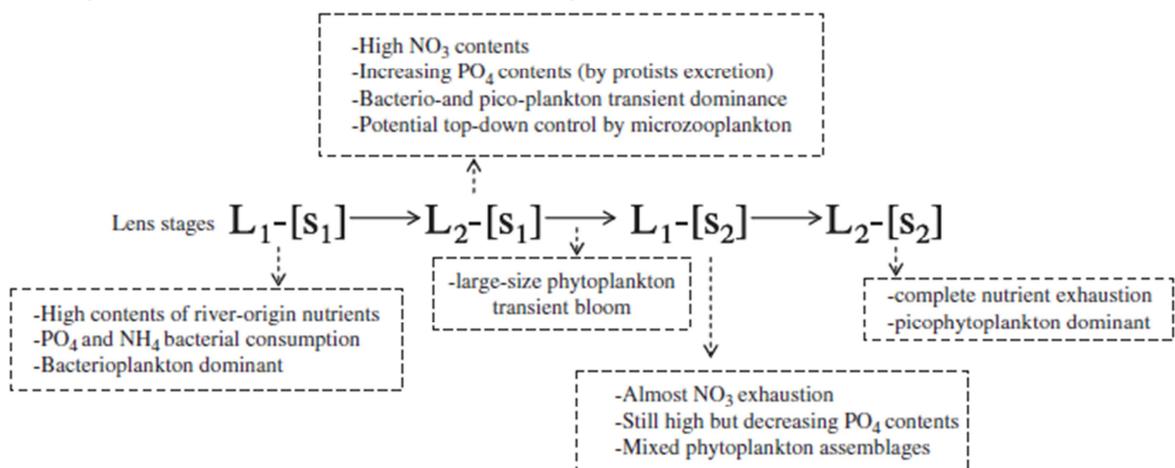


Figure 42 : Bloc-diagramme de l'évolution temporelle des lentilles d'eau dessalée avec les principales caractéristiques biogéochimiques et écologiques à chaque stade de développement (L_1 et L_2) de la lentille et au cours de deux échantillonnages (S_1 et S_2) espacés de 4 jours. D'après Diaz *et al.* (2008).

Dans leur état juvénile (à proximité de l'embouchure), les rapports d'abondance en sels nutritifs issus des apports du Rhône vont d'abord orienter la structure de la communauté microbienne vers une dominance des organismes de petite taille (bactéries, picophytoplancton, microzooplancton) principalement en raison d'un déficit en phosphate (Fig. 42, état L₁-S₁). Par la suite (état L₂-S₁), cet assemblage planctonique par son activité trophique et de régénération va modifier la disponibilité de certains nutriments (dont le phosphate) et permettre en retour l'émergence d'un assemblage planctonique composé d'organismes de plus grande taille (diatomées). Ces communautés autotrophes épuisent rapidement l'ensemble des sels nutritifs présents dans la lentille (état L₁-S₂). Dans les derniers stades de maturité, la lentille évolue ensuite vers un système oligotrophe où les assemblages de petite taille dominent de nouveau le réseau trophique microbien dont le développement est fondé majoritairement sur la régénération des nutriments (état L₂-S₂). Cette étude met donc en évidence que les eaux du panache rhodanien, lorsqu'elles se retrouvent insérées dans une lentille d'eau dessalée, voient leur composition chimique initiale profondément modifiée en raison d'effets trophiques en cascade (contrôles top-down et bottom-up) au sein du réseau trophique microbien. Même si l'étude eulérienne RHOFI ne permet pas de démontrer formellement l'exportation de matière organique vers le large *via* un transport par les lentilles, les observations analysées montrent qu'il y a un enrichissement progressif en carbone et azote organiques particulaires à l'intérieur de la lentille au fil des stades de développement respectivement jusqu'à 10 et 4 fois supérieurs au milieu environnant (Diaz *et al.*, 2008). Ainsi, lors de leur dispersion, ces structures pourraient contribuer à un apport net de matière organique particulaire dans la zone hauturière du golfe du Lion. En revanche, les potentialités d'exportation de matière organique dissoute sont plus contrastées. En effet, les lentilles montrent un enrichissement significatif en azote organique dissous mais des concentrations en carbone organique dissous plus faibles que le milieu environnant ce qui suggère une faible capacité à exporter du carbone sous les formes dissoutes.

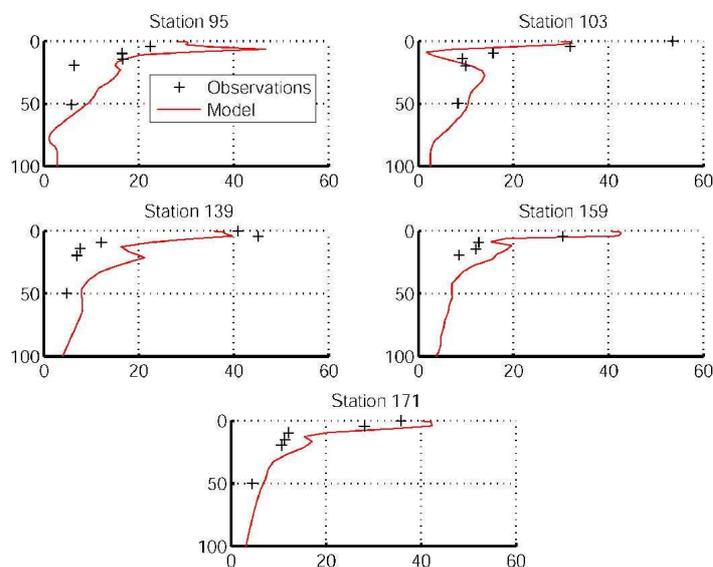


Figure 43 : Comparaisons entre les profils verticaux de carbone organique particulaire (mmol m^{-3}) observés et simulés dans la lentille d'eau dessalée au cours de l'expérience BIOPRHOFI. D'après Auger *et al.* (2011).

L'utilisation du modèle couplé Eco3M-MED/Symphonie, préalablement évalué sur les données de l'expérience BIOPRHOFI (Fig. 43), a permis de préciser les mécanismes par lesquels les lentilles d'eau dessalée permettent l'exportation de matière biogène au-delà du plateau continental (Auger *et al.*, 2011). Selon les résultats du modèle, ces mécanismes mettraient en jeu, en particulier, la structure des communautés zooplanctoniques dans le golfe du Lion. Les lentilles d'eau dessalée par leur influence sur la disponibilité en phosphate auraient paradoxalement un impact négatif sur le dépôt de carbone au niveau du plateau continental lui-même. En effet, la fertilisation en phosphore apportée par les lentilles favoriserait le développement de phytoplancton de grande taille alimentant les communautés zooplanctoniques. Le développement de ces communautés favorisant la rétention de matière

organique au sein du réseau trophique limiterait le dépôt de matière organique particulaire sur le plateau comme le montre une carte des dépôts du carbone organique particulaire simulés en prenant en compte ou non la matière organique apportée par le Rhône (Fig. 44). Selon les voies de transfert de ces communautés (transports advectifs, prédation par les hauts niveaux trophiques, etc...), le dépôt de carbone serait ainsi différé au-delà du plateau du golfe du Lion vers le large et le plateau catalan. Ce mécanisme d'exportation et dépôt différés expliquerait les faibles quantités de carbone organique particulaire d'origine marine mesurées dans les sédiments du plateau du golfe du Lion (Kerhervé *et al.*, 2001 ; Cathalot *et al.*, 2010). Il serait important de vérifier la validité des hypothèses émises sur ces mécanismes par le biais d'expérimentations *in situ* appropriées mais elles seraient particulièrement difficiles à mettre en place et à coordonner tant le modèle permet d'établir un lien entre des éléments de l'écosystème extrêmement différents, par exemple ici entre les dépôts de carbone sur le sédiment et la structure des communautés planctoniques. On touche ici à un problème important de la modélisation d'écosystème -qu'il soit marin ou terrestre d'ailleurs- : plus le modèle prend en compte la dynamique de compartiments divers et plus sa capacité intégratrice est certes importante mais la contrepartie est qu'il est d'autant plus difficile d'évaluer les mécanismes et/ou propriétés émergents de l'écosystème numérique que le modèle met en évidence. Dans le cas particulier des lentilles dessalées et de leur influence potentielle sur l'exportation de matière, une étape préalable à la vérification de la validité des hypothèses du modèle aurait pu être de quantifier l'occurrence de ces structures transitoires au moins sur une échelle saisonnière. Nous n'avons pas pu réaliser un tel bilan quantitatif dans les travaux de thèse de P-A. Auger mais dans l'hypothèse où la récurrence des lentilles aurait été faible, l'hypothèse d'un impact négligeable sur l'exportation de matière dans cette région aurait pu être posée ou bien dans le cas contraire, réfutée.

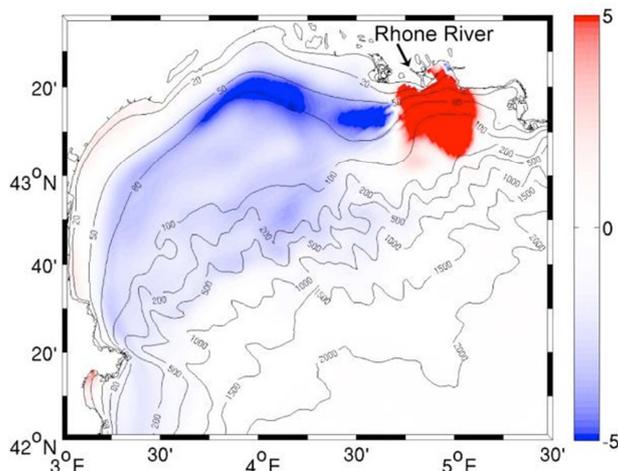


Figure 44 : Carte de la différence entre les dépôts de carbone organique particulaire calculés par simulation avec apport du Rhône et ceux calculés par simulation sans apport du Rhône (en %), ces dépôts étant cumulés du 1^{er} avril au 15 juillet 2006. D'après Auger *et al.* (2011).

II.4.3. Tourbillons, méandres, filaments à (sub)méso-échelle

Dans cette partie, je souhaite illustrer à partir de quelques exemples comment des processus hydrodynamiques à (sub)méso-échelle peuvent structurer les distributions spatio-temporelles des éléments biogènes et du plancton en Méditerranée nord-occidentale. Comme je l'ai évoqué dans la section II.2, cette région montre une grande diversité de processus hydrodynamiques à (sub)méso-échelle en raison de forçages physiques intenses avec des fréquences assez variées (*e.g.* Millot, 1990) ce qui rend cette zone très propice à ce type d'études. Les différents types de modèles couplés dont j'ai parlé précédemment ont été les outils à la base de ces études.

II.4.3.1. *Des zones de rétention et de dispersion du plancton ?*

Dans le cadre de l'action transversale AMPLI (approche multi-modèles pour l'étude de l'impact de perturbations externes dans les écosystèmes pélagiques côtiers, PI : J-C.

Poggiale) du PNEC, une modélisation lagrangienne des distributions de particules inertes biologiquement en période hivernale en Méditerranée nord-occidentale a été entreprise au travers du travail post-doctoral de D. Cianelli en 2004, stage que j'ai co-encadré avec F. Carlotti et Y. Leredde. Ce travail fondé sur l'utilisation d'une simulation réaliste et validée (Dufau-Julliand *et al.*, 2004) du code Symphonie, a permis de suivre les trajectoires de 600 particules relâchées en des zones particulières du golfe du Lion sur une période de deux mois -janvier à février 1999- (Cianelli *et al.*, 2007). L'emprise spatiale du modèle a été découpée en quatre secteurs (Fig. 45) : le premier secteur (A) représente la zone du plateau continental approximativement délimitée par l'isobathe 200 m. Le secteur B est une zone délimitant la frontière entre le domaine hauturier et celui du plateau et aussi la région d'intrusion du Courant Nord dans le golfe. Le secteur C délimite la zone de retour du tourbillon cyclonique associé à la circulation du Courant Nord. Enfin, le secteur D localise une bande étroite en bordure de la frontière du modèle, toute particule entrant dans cette zone est considérée comme quittant le domaine modélisé.

Les 600 particules sont initialement placées dans les secteurs A et B avec davantage de particules dans le secteur du plateau car nous souhaitions déterminer son statut de zone de rétention ou non (Fig. 45a).

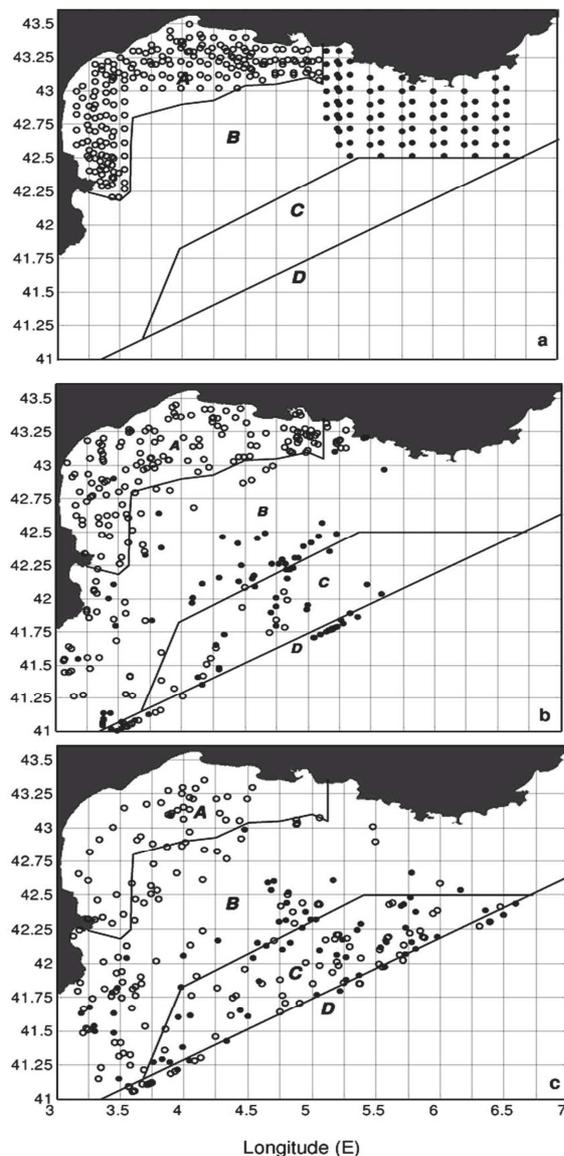


Figure 45 : Evolution des distributions de particules relâchées à partir du secteur A (o) et B (•) à l'instant initial (a), un mois après le lancement (b) et deux mois après (c). NB : Seules les positions de 300 particules sont indiquées sur les graphiques pour améliorer la lisibilité. D'après Cianelli *et al.* (2007).

Après un mois de simulation, la plupart des particules initialement dans le secteur A sont restées dans la zone du plateau et une certaine agrégation de particules est même observée à l'est de l'embouchure du Rhône (Fig. 45b). Les autres particules provenant du secteur A se retrouvent au large dans le secteur B et quelques-unes sont même à proximité de la baie de Marseille. La plupart des particules se trouvant initialement dans le secteur B se sont fortement déplacées et se trouvent au large entre les secteurs B et C. Cette répartition intermédiaire s'explique essentiellement par la circulation à grande échelle du Courant Nord dominante vers le sud-ouest dans le secteur B d'une part, et d'autre part pour le secteur A par des processus hydrodynamiques à (sub)méso-échelle sur le plateau (intrusions et méandres du Courant Nord, tourbillons) qui permettent une rétention des particules pendant un certain temps dans cette zone.

Au bout de deux mois, la répartition des particules est profondément modifiée (Fig. 45c). Seulement moins d'un tiers des particules initialement dans le secteur A reste dans ce secteur et la plupart des autres se retrouvent au large dans les secteurs B et C. Sur le plateau, il y a une absence marquée de particules en raison des upwelling nombreux à cette

époque de l'année (Estournel *et al.*, 2003) et qui repoussent les particules vers le centre du plateau. Ces particules se maintiennent au centre du plateau en raison d'une circulation anticyclonique qui se développe dans cette zone en conditions de Mistral et Tramontane (Estournel *et al.*, 2003 ; Petrenko *et al.*, 2005). L'ensemble des particules initialement lancées dans le secteur B se retrouvent en totalité dans les secteurs B et C au large en dérivant d'abord dans la circulation sud-ouest du Courant Nord puis revenant vers le nord-est par la branche de retour du tourbillon cyclonique autour de la zone de convection profonde. Cette zone au large est une zone de rétention de particules car peu d'entre elles retournent à leur point de lancement dans l'est du secteur B. Entre le plateau et la zone de convergence se retrouve une zone de transition dispersive où se développe la circulation principale du Courant Nord.

Cette étude montre que la distribution des particules est fortement corrélée aux processus hydrodynamiques de (sub)méso-échelle sur le plateau continental (upwelling, tourbillons, intrusions et méandres du courant nord) qui sont pilotés par le vent et les apports en eau dessalée du Rhône ainsi qu'à la circulation au large associée au Courant Nord. D'une manière générale, cette étude suggère que les processus hydrodynamiques favoriseraient davantage les transports de particules de la zone côtière vers le large et d'est en ouest tandis qu'un transport large-côte serait beaucoup moins probable. Ce travail était relativement préliminaire dans la mesure où les particules étaient passives et ne pouvaient pas être assimilées réellement à des organismes planctoniques soumis à des processus biologiques susceptibles de faire évoluer leurs comportements (migrations verticales, stades larvaires aux capacités évolutives). Cette première étude a été initiatrice d'autres travaux plus avancés sur l'étude des distributions et le transport du zooplancton par approche lagrangienne dans cette zone (Qiu *et al.*, 2010, 2011). Dans l'étude de Qiu *et al.* (2010) par exemple, les particules ne sont plus tout à fait passives et capables de migrations verticales et étaient donc assimilées au zooplancton. Les résultats principaux de ce travail complètent l'étude de Cianelli *et al.* (2007) en montrant qu'il peut exister un transport large-côte significatif au printemps mais que le reste du temps, le Courant Nord constitue une barrière en limitant les échanges côte-large de particules. L'application d'un aspect comportemental de migration verticale n'augmente pas la rétention des particules dans la zone du plateau. Plus récemment, des études beaucoup plus raffinées combinant modèle de dispersion lagrangienne de particules et modèle de dynamique de population de larves (Guizien *et al.*, 2012) permettent de tester les meilleurs emplacements possibles et les tailles optimales d'aires marines protégées dans le golfe du Lion. Cette étude souligne aussi l'importance des échelles de temps des processus biologiques par rapport à celles des processus hydrodynamiques dans les mécanismes de dispersion larvaire.

II.4.3.2. Structuration spatio-temporelle d'une population de copépodes

La dynamique spatio-temporelle d'une population numérique de copépodes *Centropages typicus* a pu être analysée sur l'ensemble de l'année 2001 en Méditerranée nord-occidentale grâce à l'utilisation du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimie-population développé dans le cadre de la thèse de L. Eisenhauer et dont j'ai montré précédemment quelques résultats de la version unidimensionnelle (*cf.* section II.3.1.4.). En version tridimensionnelle, les distributions simulées des différents stades de développement ont pu être mises en relation avec les processus hydrodynamiques à (sub)méso-échelle et la circulation à plus grande échelle (Carlotti *et al.*, 2014). Une analyse synthétique des résultats de simulation est assez complexe à mener car les distributions spatio-temporelles varient selon le stade de développement considéré (Fig. 46). Ainsi, une structure hydrodynamique donnée peut avoir un certain impact sur un stade donné (*e.g.* agrégation) et un effet opposé sur un autre stade en raison des propriétés écologiques et comportementales spécifiques à chaque stade. Cette analyse n'en reste pas moins riche d'enseignements et corrobore souvent les observations parcellaires que nous avons pu retrouver pour ce travail.

Dans le golfe du Lion proprement dit, les distributions des différents stades dépendent du développement spatial de la plume du Rhône, de la présence de tourbillons à (sub)méso-échelle sur le plateau (Fig. 46E-G) et de la position du Courant nord qui agit tantôt comme une barrière aux échanges côte-large et tantôt les facilite. Au printemps et en été, les plus fortes biomasses de copépodes quels que soit les stades sont retrouvées le long de la côte ou sur le proche plateau (Fig. 46B-D et F-H) en lien avec la plume du Rhône qui maintient des concentrations importantes en proies tandis qu'en hiver le gradient est opposé (Fig. 46J-L).

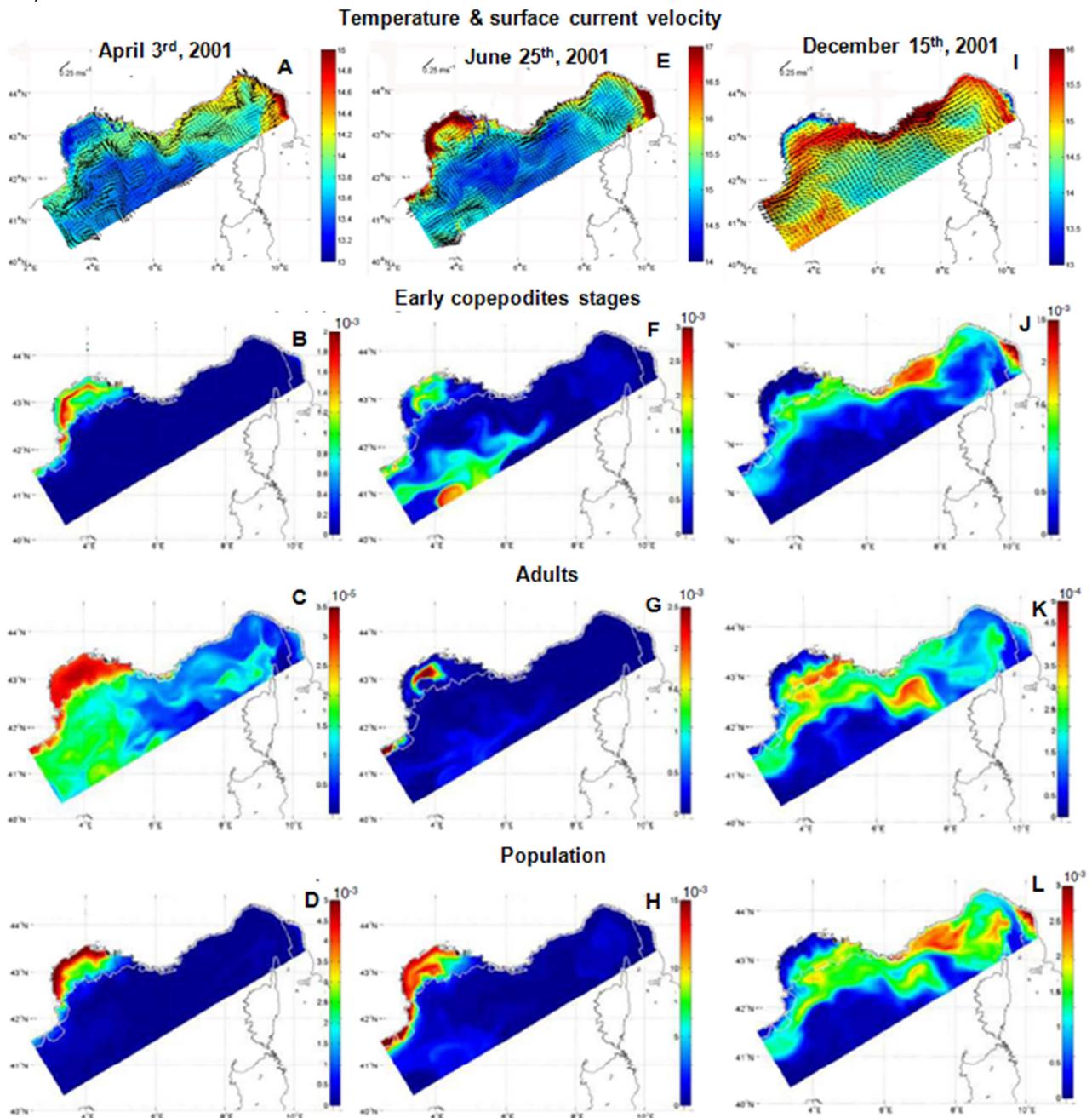


Figure 46 : Distributions spatiales simulées (moyennes verticales sur 0-200 m ou moins selon la bathymétrie) en début et fin de printemps, et en fin d'automne 2001 de la température surimposée des vitesses des courants de surface (A, E, I), des biomasses (en mmolC m⁻³) des premiers stades copepodites (B, F, J), des adultes (C, G, K) et de l'ensemble de la population de l'espèce *Centropages typicus* (D, H, L). D'après Carlotti et al. (2014).

Les adultes et copépodites de *Centropages* peuvent s'accumuler le long de structures frontales du courant Nord (Fig. 46C, J et K) où les processus hydrodynamiques (e.g. pompage d'Ekman, instabilités baroclines) peuvent temporairement augmenter la biomasse de proies en raison d'une remontée de sels nutritifs.

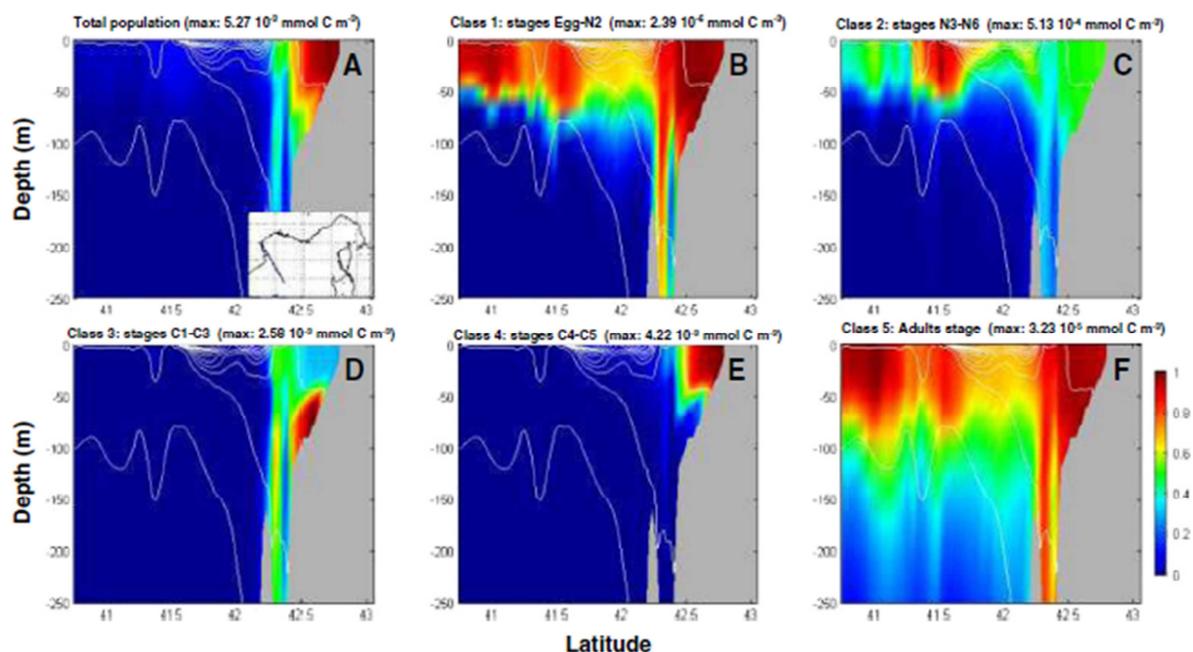


Figure 47 : Distributions verticales simulées de la biomasse en carbone (en mmol C m^{-3}) au large de Banyuls/Mer le 3 avril 2001. Les isopycnés sont représentées par les lignes blanches. Population totale (A), stade œuf-nauplii 2 (B), stades nauplii 3-6 (C), stades copépodites 1-3 (D), stades copépodites 4-6 (E), stades adultes (F). La valeur maximale biomasse est indiquée au-dessus de chaque figure. L'échelle de couleurs entre 0 et 1 représente la valeur normalisée de chaque variable par rapport à l'unité. D'après Carlotti et al. (2014).

Les distributions verticales des biomasses révèlent plus précisément ces phénomènes de concentrations de copépodes dans les zones de fronts du Courant Nord. L'exemple que j'ai choisi se situe au début du printemps, sur une radiale côte-large au large de Banyuls, la veine du Courant Nord se matérialise par une zone de faibles masses volumiques précisément entre $42,25^\circ$ et $41,6^\circ$ de latitude et de la surface à environ 300 m aux abords de la pente continentale (Fig. 47A). En termes de population, les plus fortes biomasses sont confinées à la côte avec un rôle de barrière clairement identifié pour la veine du Courant Nord bloquant la dispersion de la population vers la zone du large. Lorsque les distributions des différents stades sont examinées, les répartitions sont assez différentes avec, par exemple, des adultes présents en plus grande quantité de part et d'autre du Courant Nord. Ces individus ont sans doute disposé de conditions favorables à leur développement sur les zones frontales puisque leurs distributions est très proches de celles des œufs et premiers stades naupliens attestant donc d'un processus de ponte récente de ces adultes (Fig. 47B, F).

Dans les zones du large (zone de convection profonde et mer Ligure), les distributions de *Centropages typicus* sont directement liées aux systèmes frontaux à méso-échelle, aux tourbillons et filaments de surface et aux gradients de densité en profondeur. Par exemple, en début et fin de printemps, les biomasses de copépodes sont plutôt faibles dans la veine du Courant Nord (Fig. 46C, F) tandis qu'en hiver les méandres ou même la veine de ce courant abritent d'importantes concentrations d'adultes et de stades larvaires avancés (Fig. 46I, K, L). En été également, les plus fortes concentrations de biomasse sont observées plus en profondeur qu'au printemps et se trouvent au niveau des maxima profonds de proies mais aussi de zones de cisaillements hydrodynamiques de méso-échelle (Fig. 46E, F). Les résultats du modèle apportent aussi des indications sur les zones potentielles de maintien

des populations d'adultes et de stades larvaires avancés en hiver. Ces zones, toutes liées à des processus hydrodynamiques à (sub)méso-échelle, seraient la plume du Rhône et la bande littorale du golfe du Lion enrichies en proies tout au long de l'hiver, les canyons au large au niveau de la pente continentale et les systèmes frontaux associés au Courant Nord. A partir de ces zones « refuges », les populations de cette espèce se développeraient au printemps d'abord dans la zone du plateau continental suivi ensuite de la zone de convection profonde environ un mois plus tard.

Cette étude par modélisation suggère d'une manière générale, que le développement et la reproduction de cette espèce de copépodes dépendent très directement des distributions de proies dont les répartitions à l'instant t sont elles-mêmes structurées par les processus à (sub)méso-échelle. C'est cette relation qui induit des distributions différentielles des différents stades de développement modélisés en une période et un endroit donnés de Méditerranée nord-occidentale.

II.4.3.3. Tourbillons anticycloniques vs. structuration de l'assemblage planctonique sur le plateau du golfe du Lion et échanges côte-large

Vers la fin des années 1970, les premières informations sur l'océan vu depuis l'espace ont commencé à être exploitées. En particulier, les capteurs AVHRR (Advanced Very High Resolution Radar) ont délivré des informations sur la température de surface de la mer. Ainsi, Millot (1979) a proposé une cartographie des zones d'upwelling dans le golfe du Lion. L'analyse de ces séries d'images révèle la présence d'une langue d'eau froide, accompagnée de courants vers le sud, en partant du Cap d'Agde (Fig. 48). L'hypothèse de la présence d'une circulation anticyclonique dans la partie ouest du golfe se mettant en place après un fort coup de vent de nord-ouest est pour la première fois avancée (Millot, 1982).

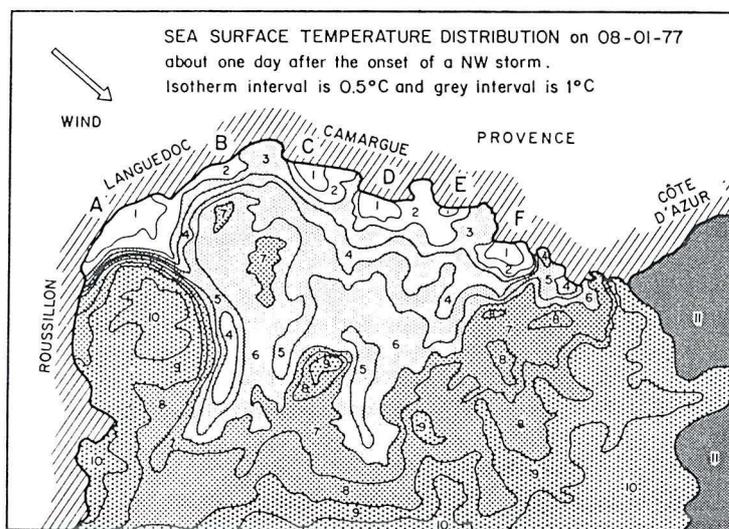


Figure 48 : Image de thermographie infrarouge de surface du 1^{er} août 1977 dans le golfe du Lion. Chaque chiffre indique un intervalle de température (numérotation croissante avec température croissante), les lettres (A à F) indiquent les zones d'upwellings à la côte (d'après Millot, 1982).

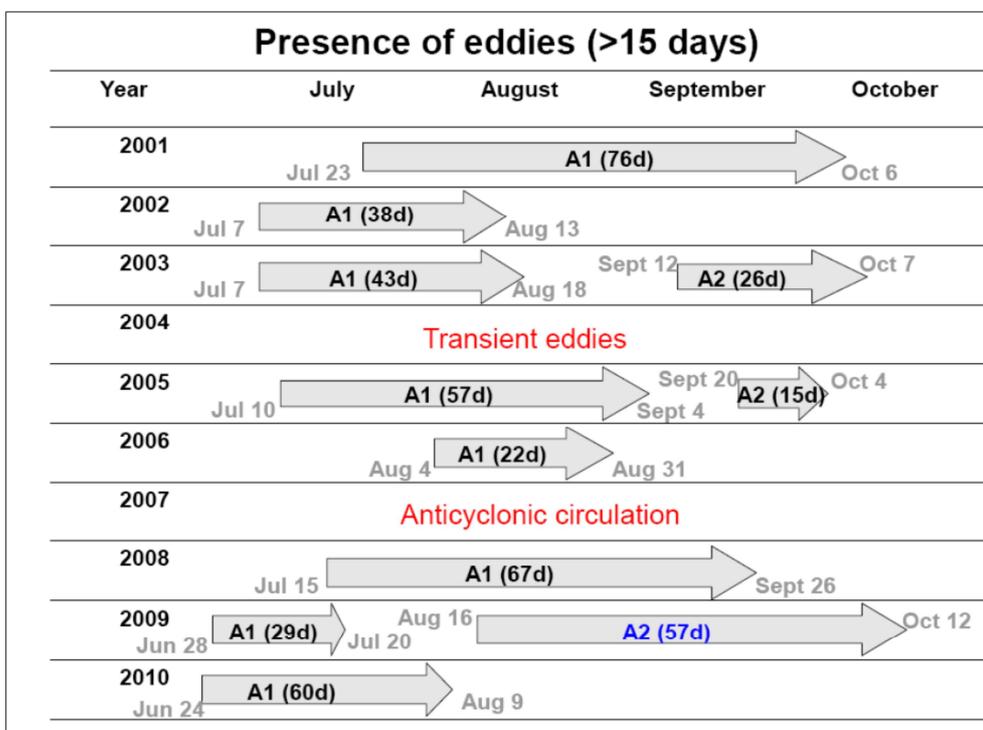
Lors de l'expérience de terrain FETCH en 1998, Estournel *et al.* (2003) identifient un tourbillon anticyclonique au nord du plateau et une circulation cyclonique de plus grande échelle spatiale à l'ouest du golfe du Lion. L'analyse conjointe par modélisation numérique montre que la présence de ces tourbillons est liée à l'activité méso-échelle du champ de vent (rotationnel). A l'est du golfe du Lion, des tourbillons anticycloniques ont été observés lors des campagnes ECOLOPHY (2005-2006). Pendant ces campagnes, l'analyse conjointe d'images satellites de température de surface, de radars HF et de courantomètres, a permis d'identifier des tourbillons anticycloniques barotropes pouvant être transportés par le Courant Nord (Allou *et al.*, 2010). A l'aide de radars HF, Schaeffer *et al.* (2011) mettent aussi en

évidence des tourbillons anticycloniques au large de Marseille, et là encore les simulations numériques (modèle MARS3D) adossées aux observations révèlent des mécanismes de génération fortement liés aux conditions de vent.

Les études de Rubio *et al.* (2005, 2009) ont également mis en évidence des tourbillons de (sub)méso-échelle dans le golfe du Lion et en mer Catalane à l'aide de bouées lagrangiennes, d'images satellites de température de surface et de mesures *in situ* de température et de courant. Ces travaux, couplés à la modélisation numérique, ont montré la présence de plusieurs tourbillons anticycloniques, d'un diamètre de 20 à 45 km, sur le bord interne du Courant Nord. D'après l'étude de Garreau *et al.* (2011), les tourbillons trouvés en mer Catalane seraient formés dans la partie ouest du golfe du Lion et se déplaceraient vers le sud-ouest suite à des conditions particulières de vent.

L'ensemble des travaux du projet LATEX dont j'ai évoqué les développements dans la section II.3.2.1. a permis une étude très approfondie des structures anticycloniques présentes dans la partie ouest du golfe du Lion. Ainsi, les travaux de Hu *et al.* (2011a, b), Kersalé *et al.* (2013) et Kersalé (2013) ont établi, sur la base d'expérimentation *in situ* et de modélisation numérique, les caractéristiques de ces tourbillons en termes de taille, position et durée de vie. Les simulations hydrodynamiques réalisées sur une base pluri-annuelle (années 2001 à 2011) délivrent des informations sur l'occurrence et la variabilité de ces tourbillons (Tab. 4) et ont permis d'identifier les deux principaux mécanismes de formation de ces tourbillons (Hu *et al.*, 2011a, Kersalé, 2013).

Tableau 4 : Caractéristiques des tourbillons anticycloniques numériques identifiés dans la simulation longue Symphonie 2001-2010. Les flèches indiquent les durées de vie des tourbillons (dates naissance et disparition), avec, inscrit dans la flèche, leur nom et le nombre de jours de leur durée. La notation est en noir pour les tourbillons générés par le premier mécanisme (vent intense et stratification) et en bleu pour celui généré par le deuxième mécanisme (Courant Nord et trait côtier). D'après Kersalé (2013).



Dans les travaux de thèse de Rose Campbell (co-encadré avec I. Dekeyser), une étude analogue a été menée sur les caractéristiques biogéochimiques de ces différents tourbillons (Tab. 5) à l'aide du modèle couplé Symphonie/Eco3M-MED sur la base d'une simulation pluri-annuelle couvrant quatre années (2001-2004) ce qui a amené à l'« échantillonnage

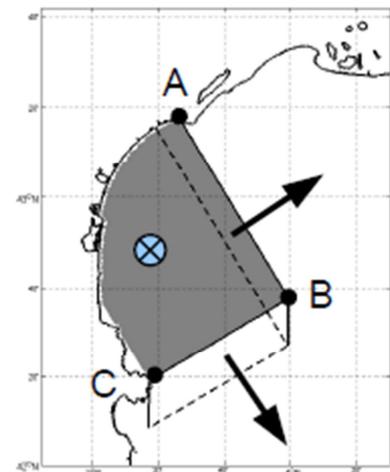
numérique » de quatre tourbillons (Tab. 4). Au-delà de la caractérisation biogéochimique, la quantification des échanges côte-large de matière et d'éléments biogènes permettant une classification vis-à-vis du caractère exportateur ou non a pu être faite pour chaque tourbillon en lien avec les conditions physiques et hydrodynamiques (Tab. 5). Enfin, une étude particulièrement détaillée a été menée sur le tourbillon A1-2001 et a porté sur l'impact de la présence de ce tourbillon sur les distributions de nutriments et la structuration des communautés planctoniques (Campbell *et al.*, 2013).

Tableau 5 : Caractéristiques physiques et biogéochimiques des différents tourbillons étudiés entre 2001 et 2004. Les valeurs numériques sont moyennées sur la durée de vie de chaque tourbillon, sur la zone de présence à 20 m de profondeur. D'après Campbell (2012).

	2001	2002	2003a	2003b
Vents	2 forts coups	Fort en continu	Faible	Fort au début
Stratification	Forte	Faible	Forte	Forte
Durée	Longue	Moyenne	Moyenne	Courte
Superficie moyenne tourbillon (km^2)	1332	1041	1277	1659
Énergie cinétique moyenne ($cm^2 s^{-2}$)	33,9	39,7	6,96	35,7
Nitrate moyen ($mmolN m^{-3}$)	1,40	1,31	0,83	1,29
Phytoplancton moyen ($mmolC m^{-3}$)	0,925	0,856	0,832	0,896
Zooplancton moyen ($mmolC m^{-3}$)	1,41	1,26	1,27	1,07
Classification	ponctuellement exportateur	fortement exportateur	fortement importateur	ponctuellement exportateur

A partir de radiales prédéfinies dans une zone de présence la plus probable (Fig. 49), des calculs de transport permettent de mettre en évidence la dynamique d'échange de matière sur la durée de vie du tourbillon (Fig. 50) et de poser des bilans d'échange pour chaque variable modélisée.

Figure 49 : Zone de présence la plus probable des tourbillons (en gris). Voies potentielles d'exportation de matière et éléments biogènes : transport vers le sud (normale extérieure flux sortant entre C et B), vers l'est (normale extérieure flux sortant entre A et B), et vers le fond (normale extérieure flux sortant dans la page). La profondeur du fond du volume se trouve à 40 m. D'après Campbell (2012).



D'après ces calculs, les tourbillons anticycloniques étudiés pourraient être classés en trois catégories : fortement ou ponctuellement exportateurs et fortement importateurs de matière et d'éléments biogènes. L'analyse conjointe avec les conditions hydrodynamiques suggère que l'intensité des forçages physiques (vent) conditionnerait le statut du tourbillon dans le bilan d'échanges côte-large (Tab. 5). Si on prend les exemples

antagonistes du tourbillon de 2002 (fortement exportateur) et de celui de 2003 (fortement importateur), les conditions de vents sont assez opposées. Le tourbillon de 2002 est le seul de toute l'étude à être présent pendant une condition de stratification de la colonne d'eau proche du minimum. Pendant toute sa durée de vie, les vents de nord-ouest sont réguliers et relativement soutenus. Le tourbillon ne présente pas une grande extension mais évolue dans des conditions très énergétiques (énergie cinétique élevée). Au contraire, le premier tourbillon de 2003 se développe dans des régimes de vents plutôt faibles et montre une énergie cinétique moyenne très réduite (Tab. 5). Ce tourbillon pendant les 2/3 de sa vie se trouve dans le nord de la zone de présence la plus probable et éloigné de la radiale CB diagnostique pour les flux (Fig. 49). A proximité de ce transect, il se trouve, au cours de cette période, la veine du Courant Nord qui induit alors un apport important d'éléments et de matière biogènes dans la zone.

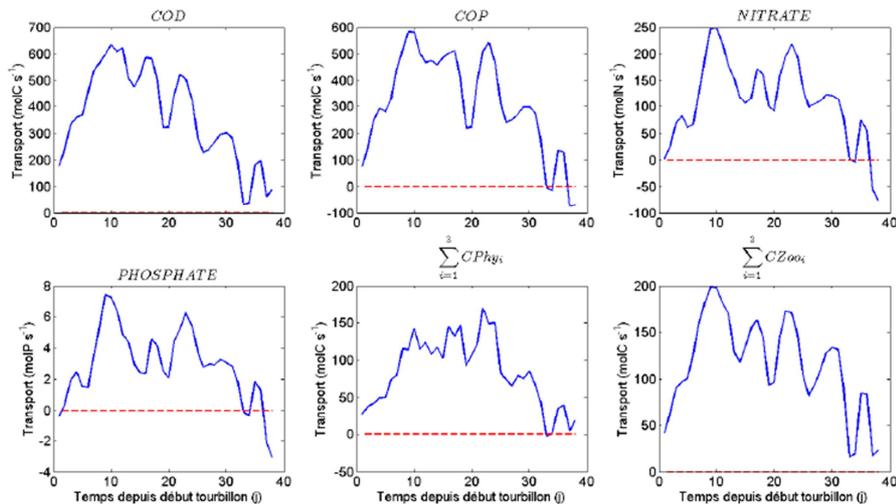


Figure 50 : Transport net intégré sur 40 m de différentes variables biogéochimiques à travers l'ensemble du transect CB pour le tourbillon fortement exportateur de 2002. Transport défini positif vers le large (en mol s^{-1}). $\sum C_{Phy_i}$ et $\sum C_{Zoo_i}$ correspondent à la somme des concentrations des groupes fonctionnels de phytoplancton et de zooplancton, respectivement. D'après Campbell (2012).

Lorsqu'on compare les dynamiques biogéochimiques sur les bords de chaque tourbillon, on observe des évolutions relativement antagonistes sur l'ensemble des variables analysées (Fig. 51). Le tourbillon de 2002 est marqué par la présence d'éléments nutritifs en grande quantité pratiquement tout au long de sa vie avec, par exemple, de fortes concentrations au début de sa vie sur ses bords nord et est (50 à 75% du tour, Fig. 51B1 et B2). Ces fortes quantités sont à mettre en relation avec le brassage assez important et la faible stratification présents sur la zone. Le tourbillon de 2003 est au contraire beaucoup moins riche en sels nutritifs et ce, en permanence (Fig. 51C1 et C2). Les dynamiques en biomasses phytoplanctoniques montrent plutôt des évolutions cohérentes avec les concentrations en sels nutritifs, c'est-à-dire des classes de grande taille plus abondantes dans le tourbillon de 2002 que dans celui de 2003. En revanche, les dynamiques des groupes zooplanctoniques sont moins claires et plus complexes à analyser suggérant des processus écologiques de type raccourcis trophiques et/ou des interactions (apports ou dilution) avec les masses d'eau environnantes en particulier sur les bords est et sud des tourbillons (e.g. Fig. 51B8 et C6). L'étude détaillée du tourbillon anticyclonique de 2001, le plus long de la série (76 jours, Tab. 4) et donc susceptible d'induire des réponses écologiques et biogéochimiques significatives a montré que la présence d'un tourbillon dans l'ouest du golfe du Lion induisait des répartitions en nutriments particulières et structurait à la fois les distributions et la communauté planctonique dans cette zone (Campbell *et al.*, 2013). En partant des observations satellitales (Fig. 6), on s'aperçoit qu'au moment du tourbillon de 2001, un

filament de chlorophylle est clairement détectable dans la zone et se situe assez précisément sur ses bords nord partant de la côte et est jusqu'à environ 43°N. L'objet de l'étude par modélisation couplée de ce tourbillon a eu comme point de départ de comprendre la génération de ce filament : quel pouvait être le rôle du tourbillon dans l'existence de ce filament et également pourquoi ce filament n'était plus observé en surface en dessous de 43°N ?

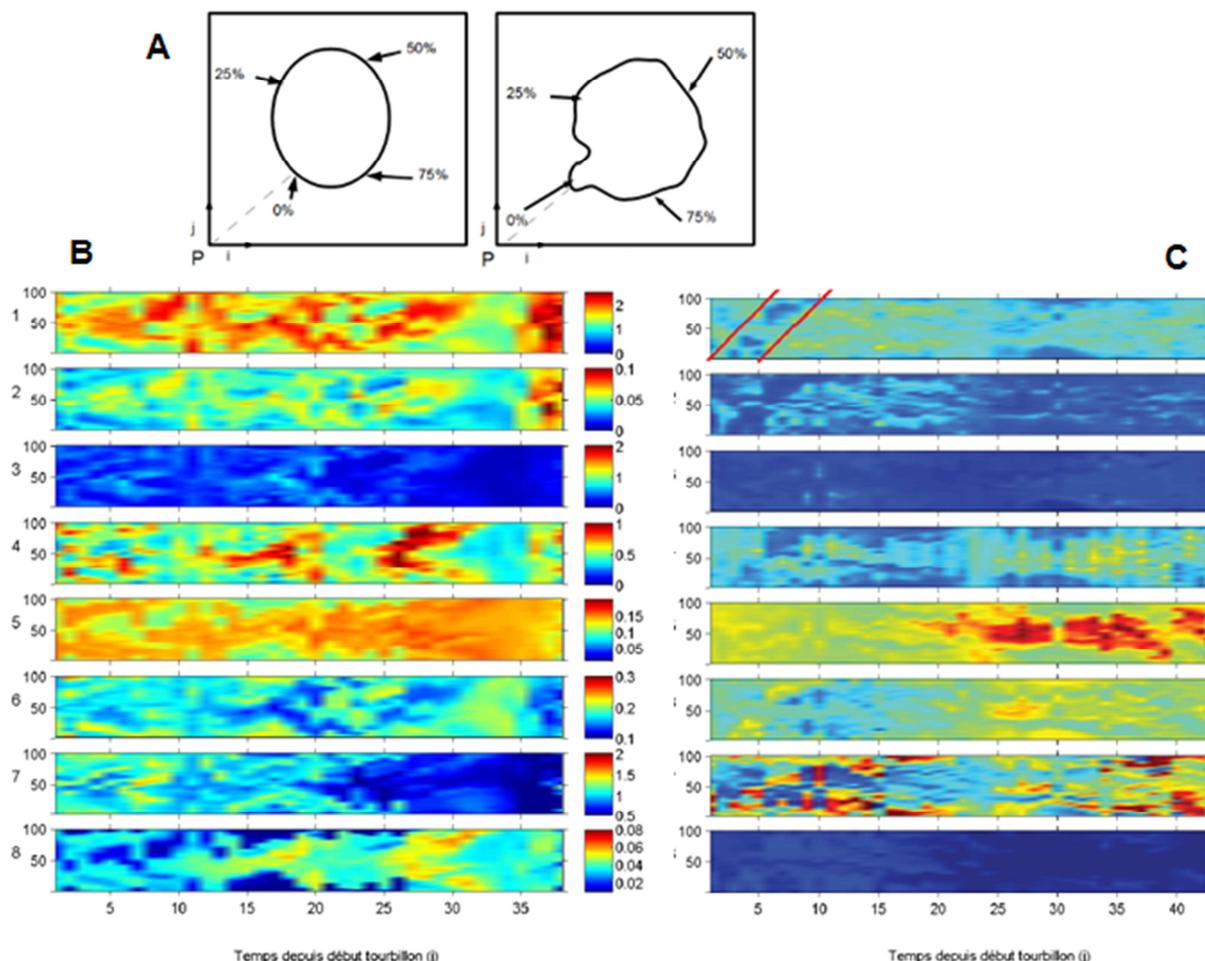


Figure 51 : (A) Schémas illustrant le sens de rotation anticyclonique utilisés dans les graphiques de suivi lagrangien (diagrammes Hovmöller). Les valeurs sont relevées sur le pourtour de chaque tourbillon (en %) dans le sens horaire en partant d'un point de référence qui correspond à une distance minimale de l'origine du domaine d'analyse en ondelettes (P, [41,83°N ; 3,39°E]). Cette méthode permet de suivre dans le temps et de manière cohérente les variables analysées quelles que soit la forme, la position et la taille du tourbillon. (B) et (C) diagrammes de Hovmöller pour respectivement les tourbillons de 2002 (fortement exportateur) et 2003 (fortement importateur). Variables biogéochimiques à une profondeur de 20 m. 1. Nitrate (mmolN m^{-3}). 2. Phosphate (mmolP m^{-3}). 3. Microphytoplancton (mmolC m^{-3}). 4. Nanophytoplancton (mmolC m^{-3}). 5. Picophytoplancton (mmolC m^{-3}). 6. Méso-zooplancton (mmolC m^{-3}). 7. Microzooplancton (mmolC m^{-3}). 8. Nanozooplancton (mmolC m^{-3}). D'après Campbell (2012).

En première approche, des distributions verticales, conventionnelles aux structures anticycloniques observées en milieu hauturier (McGillicuddy *et al.*, 1999), sont retrouvées pour ce tourbillon : approfondissement de la thermocline et des distributions des traceurs biogéochimiques (nutriments, plancton) au centre, remontée des iso-lignes des différents traceurs sur les bords de la structure (Fig. 52). Cependant, la proximité de la côte avec une bathymétrie faible, les effets locaux du vent provoquant des upwellings côtiers et des transports d'eau vers le large viennent compliquer le schéma plus élémentaire d'un tourbillon anticyclonique hauturier. L'analyse des sorties du modèle sur les différentes variables

simulées (nutriments, biomasses des groupes fonctionnels) à des moments clés de la vie du tourbillon a permis de proposer une séquence temporelle schématique du fonctionnement de ce tourbillon côtier (Fig. 53).

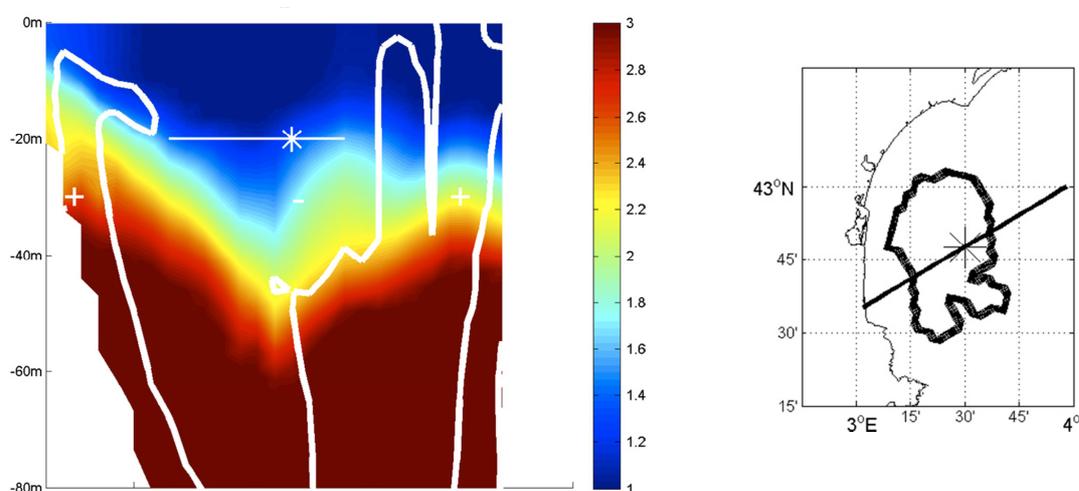


Figure 52: Section verticale (panel gauche) des concentrations simulées en nitrate (mmol m^{-3}) au travers du tourbillon. La ligne horizontale et l'étoile blanches indiquent le contour défini par l'analyse en ondelettes et le centre du tourbillon respectivement. La ligne continue blanche (trait épais) correspond à l'endroit où la vitesse verticale est nulle. Les signes (+) indique une vitesse ascendante et les signes (-) une vitesse descendante. La position de la section et le centre du tourbillon sont figurés sur la carte (panel droit). D'après Campbell *et al.*, (2013).

Un épisode persistant de forts vents d'ouest induit un intense processus d'upwelling le long de la côte languedocienne. Ce processus d'upwelling permet la remontée de grandes quantités de nutriments qui amènent à une efflorescence de phytoplancton de grande taille en quelques jours (panel 1, Fig. 53). Si l'épisode de vent se maintient, la formation d'un tourbillon anticyclonique se produit selon le mécanisme décrit par Hu *et al.* (2011b). L'advection des courants liée à la mise en place du tourbillon permet le transport de l'efflorescence vers le sud. Dans le même temps, le bord côtier (ouest) du tourbillon montre des vitesses verticales ascendantes qui permettent l'enrichissement en sels nutritifs dans cette zone et la proximité de la côte à cet endroit accentue l'effet de remontée des nutriments sur ce bord ouest (Fig. 52). A l'opposé, la zone centrale du tourbillon montre une dynamique très différente de celle observée sur les bords du tourbillon : les résultats numériques indiquent un approfondissement de la nutricline et un fort déficit en phosphate par rapport aux autres nutriments (panel 2, Fig. 53). Par la suite, l'advection et les faibles températures ne permettent pas d'efflorescences phytoplanctoniques le long de la côte du Roussillon mais cette efflorescence se produit dans une zone située au nord du cap Leucate (panel 3, Fig. 53). Les efflorescences induites par le vent et par la présence du tourbillon se rejoignent pour former une zone riche en plancton qui est transporté vers le large par l'advection du tourbillon. Ces processus sont à l'origine du filament riche en plancton sur le bord est du tourbillon qui est observé dans les données satellitales de couleur de l'océan (Fig. 6). Le modèle retrouve donc la présence de ce filament et permet d'expliquer pourquoi la signature de surface du tourbillon disparaît dans une certaine zone (panel 4, Fig. 53). Cette disparition serait essentiellement due à des interactions trophiques entre proies et prédateurs et de effets bottom-up. En effet, contrairement aux groupes phytoplanctoniques, les groupes de zooplancton montrent une persistance de fortes biomasses en surface bien plus au sud de 43°N et parfois même rejoignant la veine du Courant Nord. Ces résultats suggèrent donc que la disparition abrupte du filament de chlorophylle serait due à un processus top-down. Le modèle montre également que l'absence du filament en-dessous de 43°N n'interviendrait qu'en surface car de fortes biomasses de microphytoplancton persistent

en profondeur (vers 40 m) en raison de la remontée de nutriments sur le bord du tourbillon et d'une absence de prédateurs.

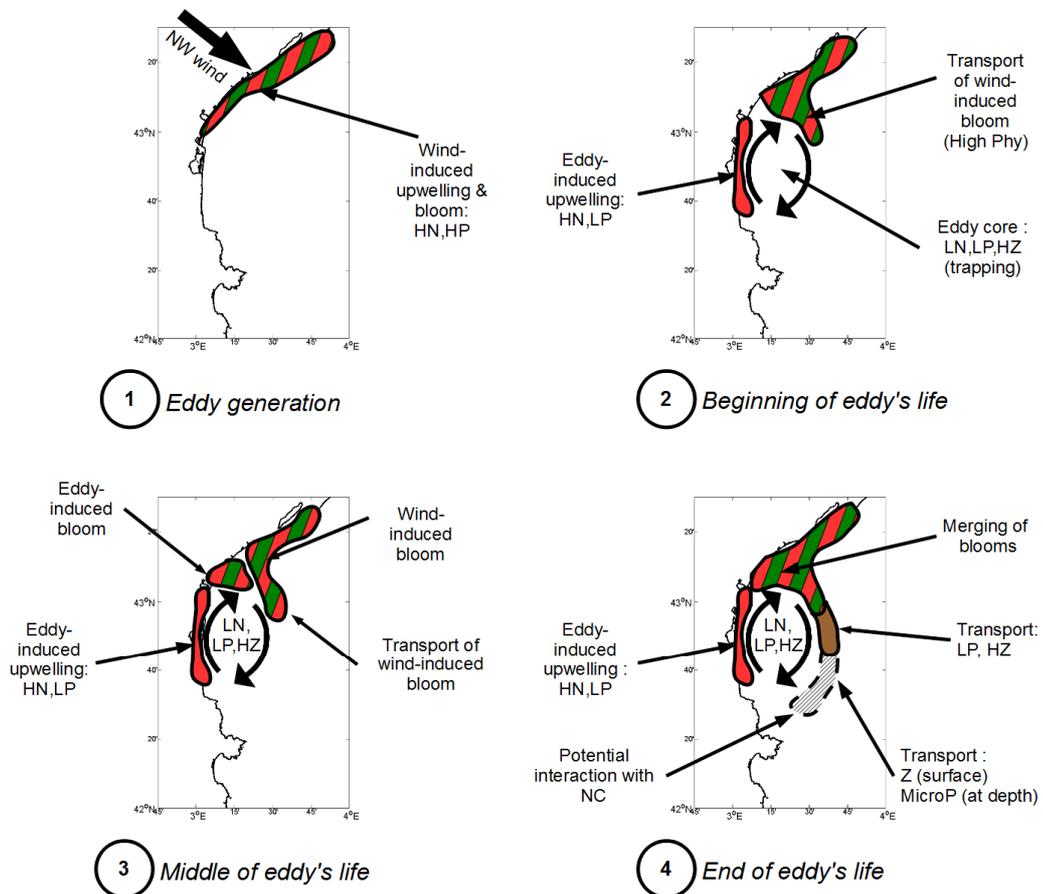


Figure 53: Séquence schématique des répartitions en nutriments et en plancton pilotées par la présence d'un tourbillon anticyclonique côtier. H(L)N : Fortes (faibles) concentrations en nutriments. H(L)P : Forte (faible) biomasse phytoplanctonique, HZ : forte biomasse zooplanctonique, MicroP : microphytoplancton (diatomées). Les zones en rouge, vert et brun sont respectivement les zones où la concentration en nutriments, phytoplancton et zooplancton est élevée. L'échelle de temps de cette séquence est d'environ une quinzaine de jours. D'après Campbell *et al.* (2013).

II.5. Impacts de variabilités à basses fréquences

Cette partie revêt une analyse de l'impact des variabilités à basse-fréquence (interannuelles à pluri-décennales) des processus physiques sur la dynamique biogéochimique de l'écosystème pélagique en Méditerranée nord-occidentale.

Les observations *in situ* de plusieurs indicateurs biologiques suggèrent, sur les récentes décennies, un impact majeur de ce type de variabilité. En Atlantique nord et en Méditerranée nord-occidentale, les changements en température sont suspectés d'être à l'origine des régimes-shift des communautés planctoniques. Par exemple, une évolution d'un biotope froid vers un environnement plus chaud à la fin des années 80 a été observé en Atlantique et est relié à l'oscillation nord atlantique et aux anomalies de température de surface dans l'ensemble de l'hémisphère nord (Beaugrand et Reid, 2003). En Méditerranée nord-occidentale, au large, une évolution sur une base décennale de la biomasse de phytoplancton a pu être observée à partir des données couleur de l'océan (*e.g.* Morel et André, 1991 ; Bosc *et al.*, 2004). De plus, des études plus récentes, suggèrent un régime-shift dans les abondances de zooplancton en rade de Villefranche/Mer (point B) au début des années 90 (Molinero *et al.*, 2008 ; Berline *et al.*, 2012). Néanmoins, d'autres études montrent que les abondances de zooplancton ont pratiquement retrouvé leur niveau des années 80 au cours de la décennie 2000 ce qui suggère davantage une variabilité basse fréquence (*e.g.* décennale) plutôt qu'une évolution continue et irréversible à long terme (Garcia-Comas *et al.*, 2011 ; Vandromme *et al.*, 2011). Les plus fortes abondances de zooplancton dans les décennies 80 et 2000 interviennent au cours d'hivers froids et secs provoquant un fort mélange de la colonne d'eau et des enrichissements en nutriments importants dans toute la zone du large, phénomènes qui renforcent potentiellement l'intensité de l'efflorescence printanière (Fig. 54, *e.g.* hiver 1998/99) en Mer Ligure Centrale par exemple (Marty et Chiavérini, 2010).

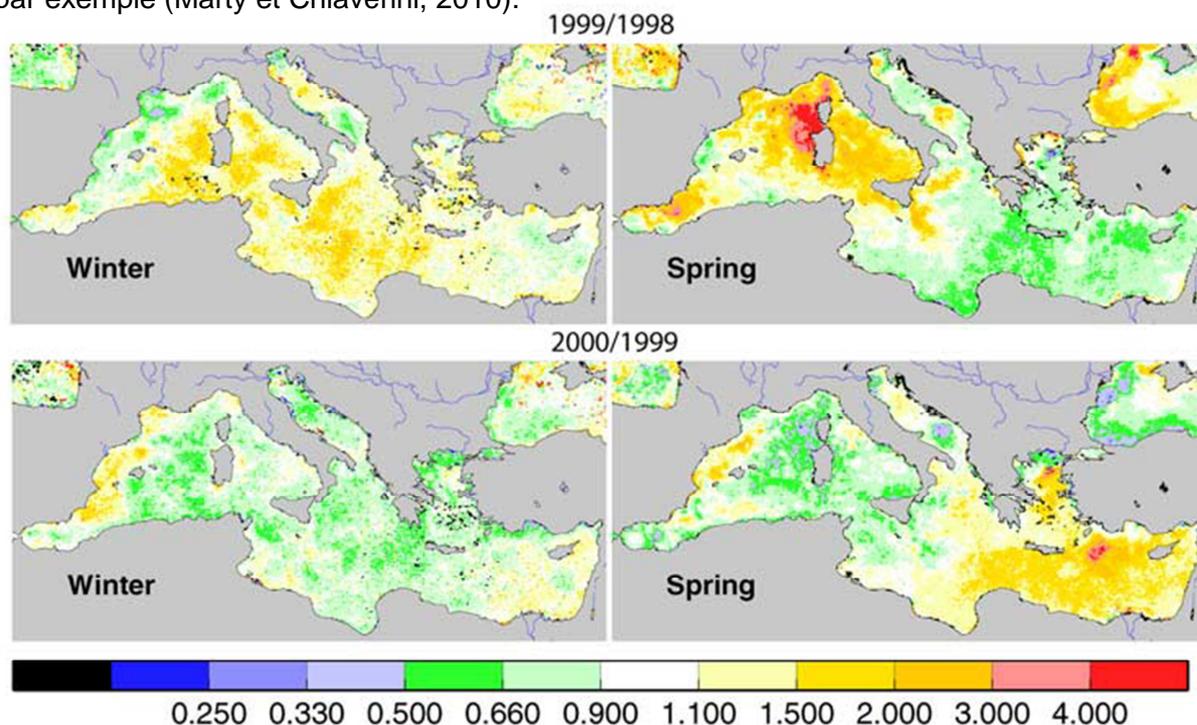


Figure 54: Variabilité interannuelle (rapport de concentrations) des concentrations en chlorophylle de surface (SeaWiFS, OC4) sur deux saisons (hiver : décembre à février; printemps: mars à mai). Pixels noirs indiquent les valeurs non disponibles. Extrait de Bosc *et al.* (2004).

Les questionnements par rapport à ces observations qui ont principalement été posés dans les travaux de thèse de Herrmann (2007) et Auger (2011) étaient donc de savoir quels étaient les rôles de la variabilité interannuelle de certains processus hydrodynamiques

majeurs pour cette région, comme la convection profonde, qui montre des intensités très différentes selon les années (Herrmann *et al.*, 2009) et la variabilité à plus long terme de l'environnement physique, notamment celle liée au dérèglement climatique, sur les distributions de plancton et de nutriments, sur leurs dynamiques saisonnières, les perturbations potentielles des interactions au sein des communautés planctoniques (phénomènes de match-mismatch) et certains flux-clé du cycle du carbone (exportations). Pour adresser ces questions, le cadre des modélisations numériques a dû être adapté en travaillant sur des simulations longue-durée tout en gardant une description précise des processus par l'utilisation de modèles biogéochimiques complexes pilotés par une composante hydrodynamique à haute résolution spatio-temporelle.

II.5.1. Convection profonde au large, assemblage planctonique et flux d'exportation de carbone

Ce sont, dans un premier temps, les travaux de M. Herrmann qui ont permis d'étudier les relations entre la variabilité interannuelle des processus atmosphériques et océaniques et la dynamique de l'écosystème planctonique et le cycle du carbone associé en Méditerranée nord-occidentale. A l'époque (en 2005-2006), nous n'avons pas pu travailler sur une simulation longue et continue à haute résolution (3km) du modèle couplé en raison de limitations techniques : coûts numériques trop importants et capacités de stockages trop faibles. Il a donc été décidé de travailler à partir d'années représentatives du climat présent (1961-1990) choisies dans la simulation du modèle climatique régional méditerranéen ARPEGE-Climat de Météo France (Somot *et al.*, 2006) en fonction de l'intensité des flux de chaleur air-mer. La valeur de ces flux, en particulier sur les mois d'hiver, détermine l'intensité de la convection profonde dans cette région (Herrmann *et al.*, 2010) et les observations, depuis plusieurs décennies déjà, ont montré un rôle important de ce processus de convection dans la circulation des masses d'eau et sur la dynamique de l'écosystème planctonique en Méditerranée nord-occidentales (*e.g.* Coste *et al.*, 1972). Un examen de ces flux moyennés sur la période de l'année la plus froide (décembre à février, HF_{DJF}) dans le modèle climatique ARPEGE a donc permis de sélectionner sept années (C1, C2, C3, C4, W1, W2, W3) représentatives avec des flux de chaleur distribués sur l'ensemble de la gamme des flux rencontrés (Fig. 55). Les champs climatiques (flux radiatifs, vents, *etc.*) issus de ces différentes simulations ont servi à créer sept simulations correspondantes de la circulation hydrodynamique en Méditerranée nord-occidentale avec le code SYMPHONIE. Ces sept simulations hydrodynamiques ont ensuite permis de forcer le code biogéochimique Eco3M-MED et d'obtenir l'évolution 3D de l'écosystème pélagique dans sept conditions climatiques contrastées. L'ensemble de ces travaux a fait l'objet d'une publication récente dans la revue *Journal of Geophysical Research* (Herrmann *et al.*, 2013).

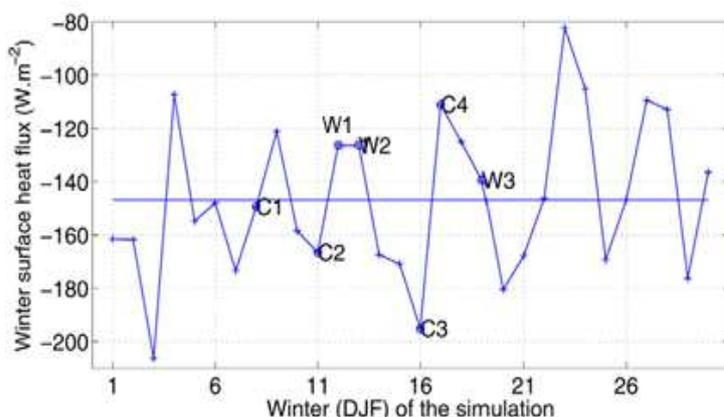


Figure 55: Evolution pour les 30 années de la simulation ARPEGE-Climat (Somot *et al.* 2006) des flux de chaleur moyennés sur les trois mois d'hiver (DJF, décembre-janvier-février) sur l'ensemble du domaine modélisé. C1, C2 C3 sont des années où HF_{DJF} est inférieure à la moyenne des 30 années (ligne bleue horizontale) tandis que W1, W2 et W3 montrent des valeurs supérieures. C4 est un cas particulier qui a retenu notre attention (processus de convection tardif en fin d'hiver). D'après Herrmann *et al.* (2013).

A partir des sept années sélectionnées sur le critère du flux de chaleur hivernal, deux groupes se distinguent en termes de profondeur de la couche mélangée dans la région (Fig. 56A) : Les années C présentent des profondeurs moyennes de couche mélangée (MLD) en hiver beaucoup plus élevées (*ca.* 190 m) que la moyenne (130 m) tandis que les années W montrent des MLD moyennes bien plus faibles (52 à 70 m).

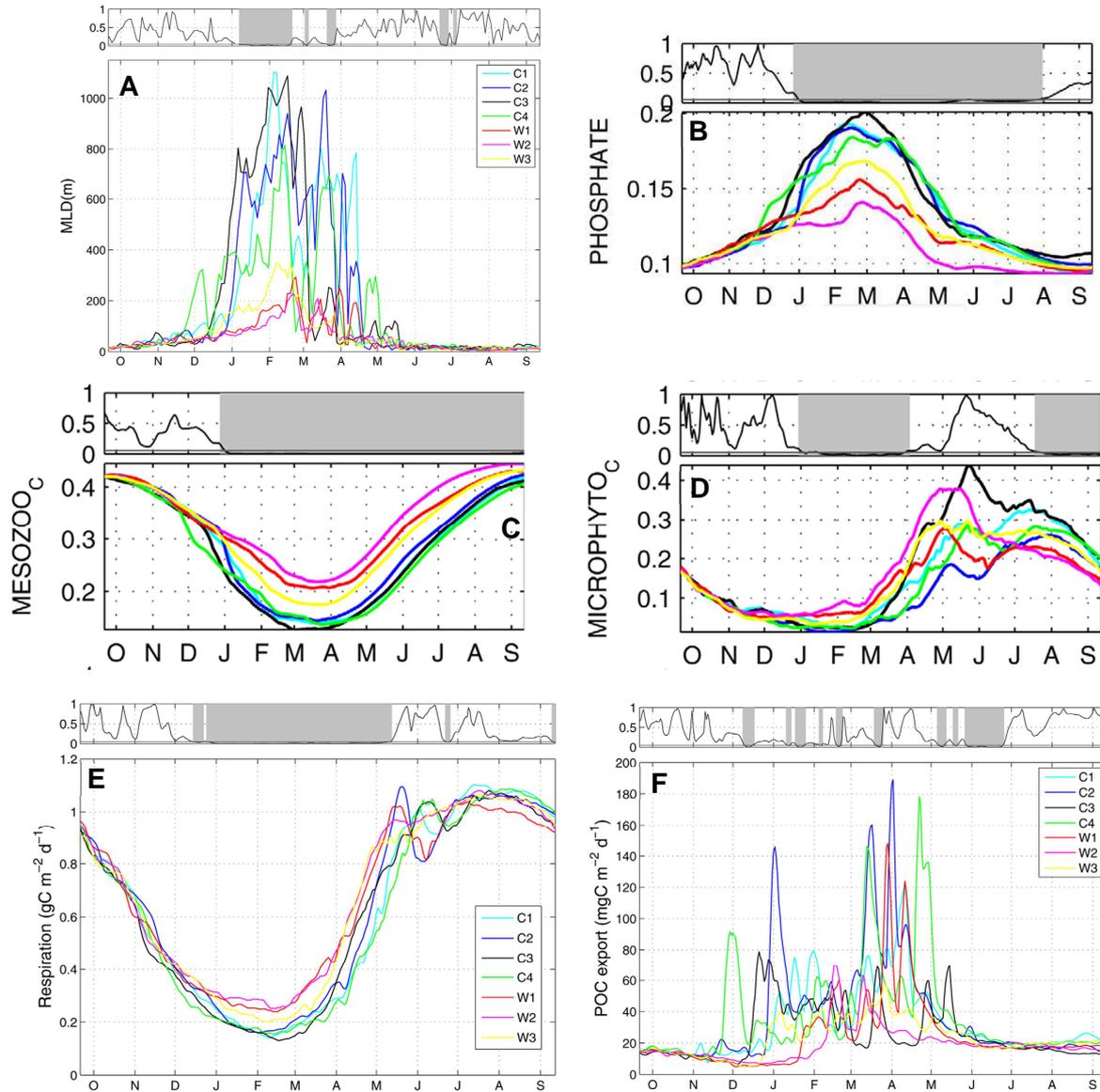


Figure 56: Cycles annuels pour les sept simulations de la profondeur de la couche mélangée (MLD), valeur moyenne sur l'ensemble du domaine modélisé (A), de la concentration en phosphate en mmol m^{-3} (B), des biomasses en carbone (mmol m^{-3}) en mesozooplancton (C) et microphytoplancton (D), du flux de respiration (E) et du flux d'exportation de carbone organique particulaire (F). Les valeurs des concentrations et des flux sont moyennées sur 0-200 m et sur l'ensemble du domaine. La ligne noire au-dessus de chaque graphique indique l'évolution de la valeur d'un test statistique (test t) qui évalue la significativité de la différence du flux ou de la variable considérée entre les deux groupes de simulations (C et W). Les zones grisées mettent en évidence les périodes de différences significatives ($p < 0,05$). D'après Herrmann *et al.* (2013).

D'une manière globale, la variabilité des conditions atmosphériques hivernales induit une variabilité de l'intensité de la convection profonde et impliquent des répercussions très claires sur les différentes composantes de l'écosystème planctonique (nutriments, biomasses et flux, Fig. 56). Ce que révèle cette étude également, c'est que cette variabilité est significative à l'échelle annuelle. C'est-à-dire que les conditions trophiques hivernales

résultantes du système physique déterminent la trajectoire de l'écosystème (niveau de productivité et d'exportation de matière biogène) pour l'ensemble de l'année jusqu'à la « remise à zéro » du système qui s'initie à partir de la période de préconditionnement au début de l'hiver suivant. Le modèle couplé montre une capacité à reproduire les grands traits biogéochimiques spécifiques de la Méditerranée nord-occidentale mais suggère aussi que le processus de convection profonde réduirait le contrôle bottom-up du phosphate sur les productions bactériennes et phytoplanctoniques au cours des périodes hivernale et printanière. Un mode de fonctionnement synthétique de la réponse de la biogéochimie marine aux variations interannuelles des processus physiques a pu être établi pour cette région (Fig. 57). Les années à faible convection montrent par exemple une quantité de chlorophylle en augmentation mais des flux d'exportation plus faibles suggérant que l'observation d'une plus forte quantité de chlorophylle *in situ* n'impliquerait pas forcément une plus forte exportation de carbone vers la zone profonde.

Cette étude numérique a été la première menée sur la région de Méditerranée nord-occidentale mettant en jeu un modèle aussi complexe d'écosystème planctonique piloté par une hydrodynamique tridimensionnelle à haute résolution spatio-temporelle. L'étude de Lacroix et Grégoire (2002) s'était intéressée également aux rôles de la variabilité interannuelle des processus physiques sur la dynamique biogéochimique mais la représentation numérique était unidimensionnelle (Mer Ligure - DyFaMed) et fondée sur un modèle NPZD.

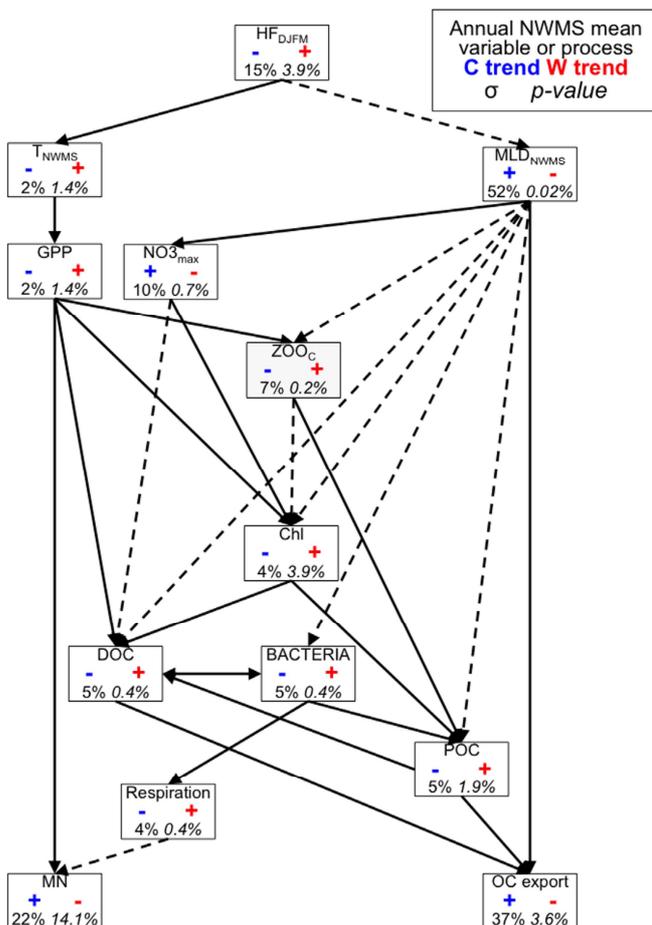


Figure 57: Schéma de synthèse sur le fonctionnement de la réponse de l'écosystème pélagique à la variabilité interannuelle des conditions atmosphériques hivernales en Méditerranée nord-occidentale. Les signes bleu et rouge indiquent les tendances d'évolution associées aux années C et W respectivement. Déviation standard (σ) des sept moyennes annuelles d'une variable ou d'un processus donné sur le domaine modélisé et les valeurs du test de significativité (p-value). Les flèches solides et pointillées indiquent respectivement des relations positives ou négatives entre les variables et/ou les processus. Plus de détails sur les abréviations dans Herrmann et al. (2013).

Les recherches sur cette thématique se sont poursuivies dans le cadre de la thèse de P-A. Auger mais cette fois-ci avec une représentation des dynamiques climatique et hydrodynamique beaucoup plus précises. En effet, une simulation continue sur trente années (1976-2005) a pu être produite tout en augmentant la résolution spatiale (2,5km) du

modèle hydrodynamique grâce à l'évolution des moyens de calculs et de stockage. Les forçages climatiques ont été obtenus à partir d'un modèle à plus haute résolution, ARPERA (Herrmann et Somot, 2008) et les forçages hydrodynamiques aux frontières provenaient du modèle de bassin NEMOMED8 (Herrmann *et al.*, 2010). Dans ce contexte, et après avoir évalué rigoureusement le modèle couplé par rapport aux jeux de données existants, une analyse plus poussée du rôle de la variabilité de la convection profonde au large sur l'écosystème planctonique a pu être menée. Ces travaux portent en particulier sur les influences potentielles au niveau de la structure des assemblages planctoniques et les interactions proies/prédateurs et sont en cours de publication dans la revue *Progress in Oceanography* (Auger *et al.*, sous presse).

La simulation longue-durée de 30 années permet de mettre en évidence, du point de vue de l'hydrodynamique, des années à forte et à faible convection dans les zones hauturières MEDOC et Ligure respectivement situées dans le sud et le nord-est du domaine modélisé. Le modèle couplé a donc pu être évalué en conditions contrastées sur des mesures *in situ* de biomasses de différents groupes planctoniques en Mer Ligure (DYFAMED) et satellitales (CZCS série 1979/1982 et SeaWiFs série 1998/2000, Antoine *et al.*, 2005). Le résultat des comparaisons montrent en particulier que le modèle a la capacité de reproduire les caractéristiques des biomasses chlorophylliennes observées sur chacune des deux séries à vingt d'intervalle et donc aussi les différences de la dynamique saisonnière entre ces deux séries (*e.g.* forte atténuation de l'efflorescence automnale sur la série SeaWiFs). Les performances du modèle sont plutôt en revanche décevantes sur les biomasses intégrées de mesozooplancton (Fig. 58) et souligne une nouvelle fois que la représentation de ce groupe n'est pas réaliste sous une forme générique.

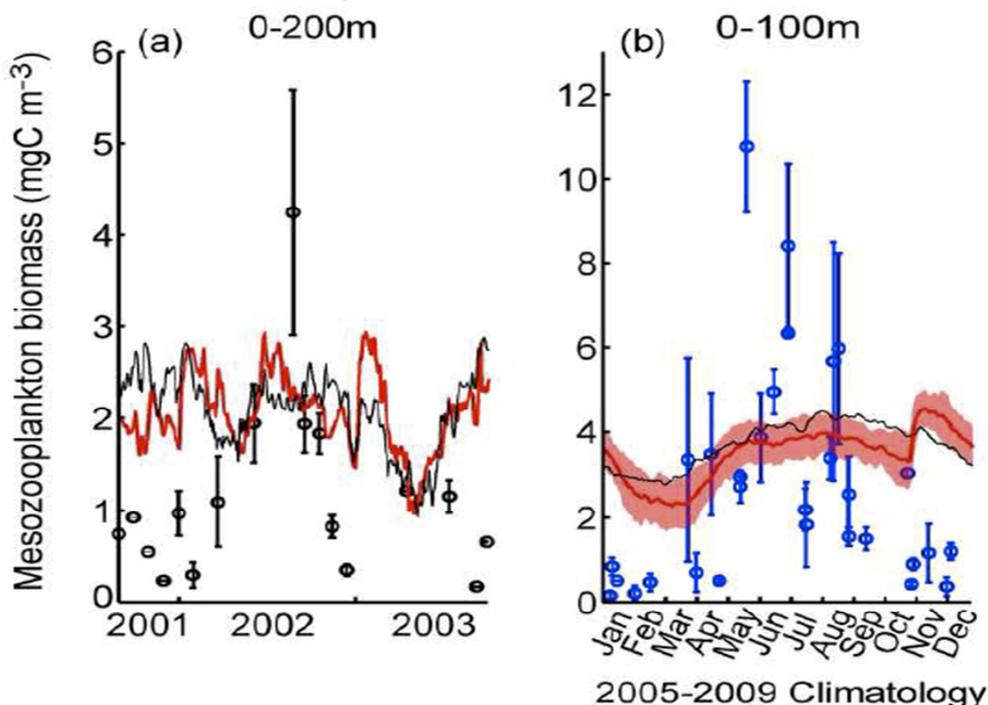


Figure 58: Comparaison des biomasses intégrées simulées (mgC m^{-3} , ligne rouge) avec les données correspondantes disponibles au site DYFAMED entre 2001 et 2003 (a; 0-200m, ronds noirs) et entre 2005 et 2009 (b; 0-100m, ronds bleus): moyennes et écart-type des réplicats. La climatologie numérique a été construite en tirant au sort 5 années parmi les 30 de la simulation pour comparer avec la série 2005-2009. La ligne noire sur chaque graphique représente les biomasses simulées à 30 km dans le sud-est de la position DYFAMED. D'après Auger *et al.* (sous presse).

Par ailleurs, le modèle montre que l'intensité du mélange vertical en hiver contrôlerait la structure des assemblages phytoplanctoniques en favorisant, lors des hivers fortement convectifs, la part du phytoplancton de grande taille (diatomées) au détriment de celle des

catégories de taille moyenne (flagellés autotrophes) dans l'abondance globale de phytoplancton. Ces résultats sont en accord avec les observations faites sur la série à long terme en Mer Ligure (*cf.* Fig. 7 *vs.* Fig. 10 *in* Marty et Chiavérini, 2010). Cependant, l'intensité du processus de convection ne serait pas le seul facteur structurant la communauté planctonique. Le nombre et la forme de la succession des épisodes convectifs au cours de la période de préconditionnement joueraient un rôle crucial en particulier dans la durée et l'intensité de l'efflorescence au début du printemps. Par exemple, le modèle couplé montre qu'un épisode convectif extrême, i.e. très intense et/ou long ce qui est plus souvent observé sur la zone MEDOC que Ligure, va limiter pendant l'hiver l'abondance du phytoplancton mais au contraire favoriser une efflorescence longue et soutenue au printemps à la fois en raison d'une forte abondance de sels nutritifs mais aussi parce que ces conditions physiques ne favorisent pas l'abondance des herbivores zooplanctoniques en début de printemps. Au contraire, une succession d'épisodes convectifs faibles et/ou courts provoque un démarrage très précoce (dès janvier) des efflorescences planctoniques mais ces efflorescences restent limitées en intensité et en durée du fait d'une alternance de cycles de stratification-destratification. Ces dernières conditions favorisent en hiver le maintien de stocks importants d'herbivores zooplanctoniques qui exercent un contrôle top-down accru sur le phytoplancton dès le début du printemps ce qui limite, en retour la durée et l'intensité de l'efflorescence printanière. Ces résultats mettent en évidence l'importance du couplage/découplage (match-mismatch) entre proies et prédateurs dans la dynamique de l'efflorescence en fin d'hiver et début de printemps. Un processus de convection intense limiterait donc la prédation zooplanctonique en hiver en raison d'une raréfaction des proies due à la fois à une limitation en lumière de celles-ci (effet de nombre avec croissance faible par un temps passé en zone euphotique réduit) et à un effet de dilution par les mélanges verticaux (effet de dispersion). Ce schéma de fonctionnement montre que les hypothèses de « *Critical Depth* » (Sverdrup, 1953) et de « *Dilution-Recoupling* » (Behrenfeld, 2010) sont sans doute davantage complémentaires et co-existantes qu'exclusives dans l'occurrence temporelle de l'efflorescence printanière en zones océaniques tempérées. La prévalence de l'un ou l'autre de ces contrôles ou leur coexistence au cours d'une période hivernale/printanière pourrait être pilotée par l'intensité et la forme de la succession de la convection profonde, et donc par les processus physiques en amont. Ces résultats, relativement préliminaires mais qui démontrent l'importance du processus match-mismatch dans les interactions trophiques au sein des écosystèmes planctoniques, devront également, au cours d'études futures, être approfondis au regard des changements à long terme de l'environnement physique océanique. Les changements en température et dans les champs de mélanges turbulents, le renforcement de la stratification de la colonne d'eau pourraient venir perturber ces interactions trophiques en désynchronisant par exemple les timings saisonniers de croissance des proies et de leurs prédateurs correspondants (*e.g.* Thackeray *et al.*, 2008 ; Berger *et al.*, 2010) et modifier drastiquement le fonctionnement des écosystèmes dans leur capacité de séquestration de carbone entre autres altérations. Comme le souligne la récente revue de Thackeray *et al.* (2012), il existe finalement peu de preuves expérimentales qui démontrent et *a fortiori* quantifient les désynchronisations trophiques au sein des écosystèmes planctoniques en lien avec les changements à long terme. Les études existantes portent seulement sur un petit nombre de groupes d'organismes et sur des interactions au moment de l'efflorescence entre un type de proie et de prédateur (*e.g.* Wiltshire *et al.*, 2008 ; Schlüter *et al.*, 2010). L'outil de modélisation couplé, comme l'a laissé entrevoir les résultats dont je viens de parler, pourrait être très complémentaire d'études expérimentales futures, en cela qu'il permet de dégager et quantifier, dans un contexte physique évolutif, les interactions proies/prédateurs à l'intérieur d'un réseau trophique ce qui permet de prendre en considération les processus de rétroaction et d'adaptation qui peuvent exister quand un prédateur a le choix de proies multiples.

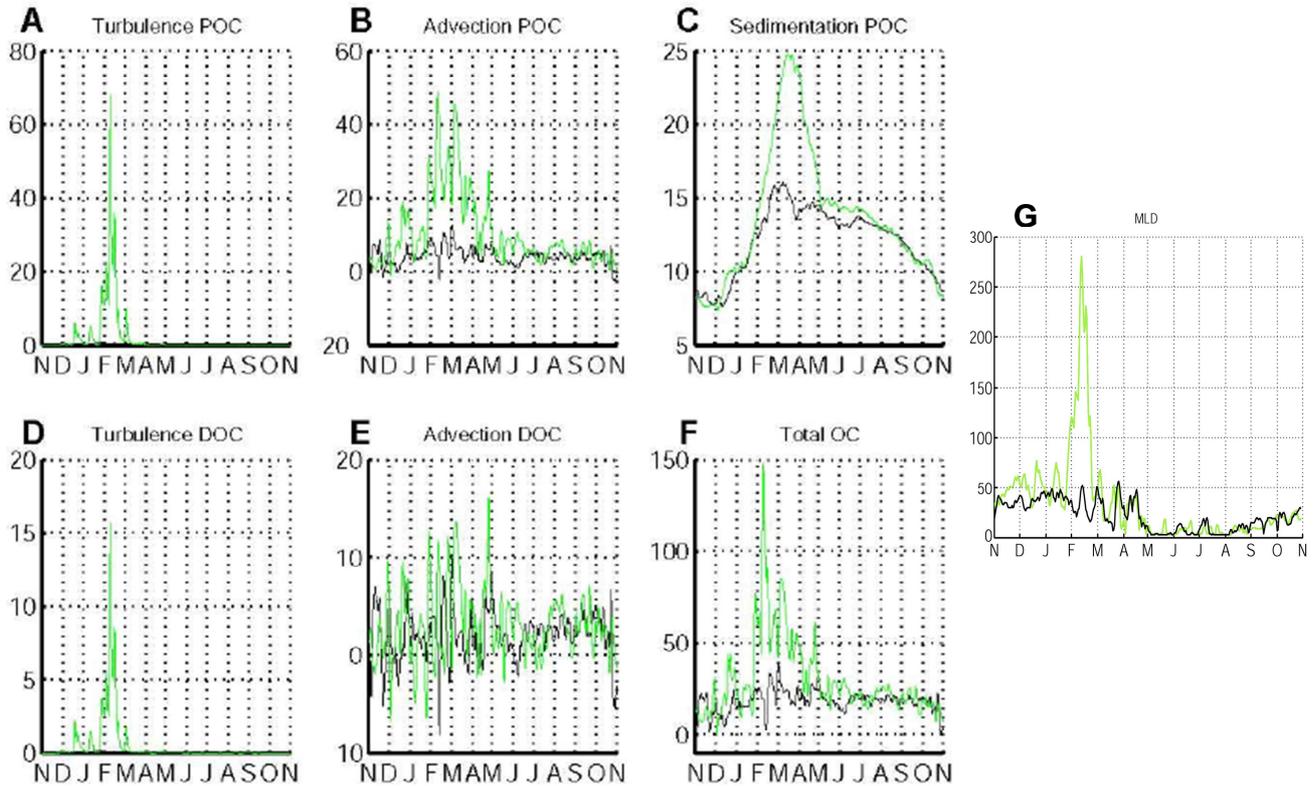


Figure 59 : Séries temporelles journalières des flux numériques d'exportation sous l'isobathe 200 m ($\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de carbone organique particulaire et dissous (resp. POC et DOC) par turbulence (resp. A et D), advection (resp. B et E), sédimentation (C) et tous les flux pour la fraction totale (F) moyennés sur la zone profonde du domaine modélisé pour 2 années contrastées en terme de profondeur de la couche de mélange (MLD) : en noir 1990 faiblement convective et en vert 1999, fortement convective (G). D'après Auger (2011).

L'impact de la variabilité interannuelle de la convection profonde a également été analysé du point de vue des flux d'exportation de carbone dans les régions hauturières de Méditerranée nord-occidentale. En premier lieu, le modèle couplé confirme les observations (*e.g.* Marty *et al.*, 1994 ; Miquel *et al.*, 1994 ; Avril, 2002) selon lesquelles le processus de convection profonde contribue significativement au bilan annuel d'exportation de carbone à la fois pour le carbone organique particulaire et dissous et qu'une année à hiver peu convectif aura un bilan d'exportation de matière plus faible qu'une année à hiver fortement convectif (Fig. 59). Mais le modèle permet d'aller plus loin dans l'analyse en décrivant par exemple la synchronisation temporelle entre les processus d'exportation (sédimentation, mélange turbulent, advection) et de convection profonde. Ainsi, le maximum d'exportation de carbone par mélange turbulent (diffusion) coïncide avec la période de convection profonde et cette voie d'exportation n'est plus significative les années où la convection hivernale devient faible. L'exportation par advection est maximale tout au long de l'hiver et du printemps en année convective et seulement en hiver en année peu convective. L'exportation par advection est donc, tout comme celle par sédimentation dont le maximum intervient après l'efflorescence, un processus de transfert d'une matière organique produite récemment. Le réseau d'observation pérenne MOOSE et en particulier, la chaîne instrumentée de capteurs au niveau du mouillage 42N5E (au centre de la zone MEDOC), devrait dans les années à venir être d'une aide précieuse pour évaluer le modèle couplé sur ce genre de résultats.

II.5.2. Changements à long terme et conséquences potentielles sur la dynamique biogéochimique des écosystèmes planctoniques

Les études numériques sur les prévisions d'évolution de l'écosystème pélagique planctonique à l'échelle globale suite à la perturbation climatique en cours ont débuté il y a plus d'une vingtaine d'années (*e.g.* Sarmiento *et al.*, 1993 ; Joos *et al.*, 1999) et se sont multipliés au fil des années (*e.g.* Bopp *et al.*, 2001 ; Steinacher *et al.*, 2010) accumulant parfois des résultats contradictoires sur les réponses de la biogéochimie marine en terme d'augmentation (*e.g.* Schmittner *et al.*, 2008) ou de réduction (*e.g.* Frölicher *et al.*, 2009) de la productivité primaire par exemple. En revanche, les projections analogues pour la Méditerranée que ce soit au niveau de l'ensemble du bassin ou des sous-bassins n'existaient pas quand nous avons lancé M. Herrmann sur cette thématique de recherches en 2005-2006. On peut citer cependant les études numériques toutes récentes de (i) Chust *et al.* (2014) traitant des changements en biomasse et de l'amplification trophique dans un océan plus chaud (scénario IPCC A1B, IPCC 2007) et portant entre autres régions sur l'Adriatique et la Mer Egée Nord pour la Méditerranée et (ii) Lazzari *et al.* (sous presse) qui décrit différents scénarios d'évolution possibles des régimes trophiques sous l'impact du changement climatique (scénario IPCC A1B) et des politiques de gestion environnementale à l'échelle globale du bassin.

Parallèlement à l'étude faite en climat présent sur l'impact de la variabilité des processus atmosphériques et océaniques (Herrmann *et al.*, 2013) et dont j'ai développé quelques résultats et conclusions dans la section précédente, une analyse analogue a été menée en climat futur sur sept années de la décennie 2070-2099 dans les travaux de thèse de Herrmann (2007). Cette étude est en cours de publication dans la revue *Journal of Geophysical Research* (Herrmann *et al.*, en révision).

La projection climatique qui sert à forcer le modèle hydrodynamique SYMPHONIE (et aussi NEMOMED8 qui fournit les conditions aux frontières et les champs d'initialisation a été menée sur la base du scénario IPCC A2 de rejets de CO₂, entre 2000 et 2099 (Somot *et al.*, 2006). C'était, jusqu'avant la définition récente de nouveaux scénarios (IPCC, 2013), le scénario d'émissions le plus défavorable avec un doublement de la concentration préindustrielle en CO₂ prévue d'ici 2100 (IPCC, 2007). Cette simulation provient de l'équipe de M. Déqué du CNRM, et en particulier d'une étroite collaboration avec S. Somot qui est amenée à s'accroître dans les années à venir compte tenu des perspectives de recherche que j'envisage d'engager à moyen terme (*cf.* section suivante).

La comparaison des résultats obtenus entre climats présent et futur montre, du point de vue hydrodynamique, une diminution très significative de l'intensité de la convection profonde dans la zone MEDOC qui ne dépasserait plus en moyenne 400 m de profondeur en hiver à la fin du XXI^{ème} siècle contre plus de 1000 m certaines années de la période actuelle (Fig. 60A). Par ailleurs la température moyenne sur la couche superficielle 0-200 m augmente considérablement, de 2 à 2,5°C en hiver et de 5 à 10°C en été (Fig. 60B). En moyenne annuelle, la température augmente de 3,5°C entre les deux périodes considérées.

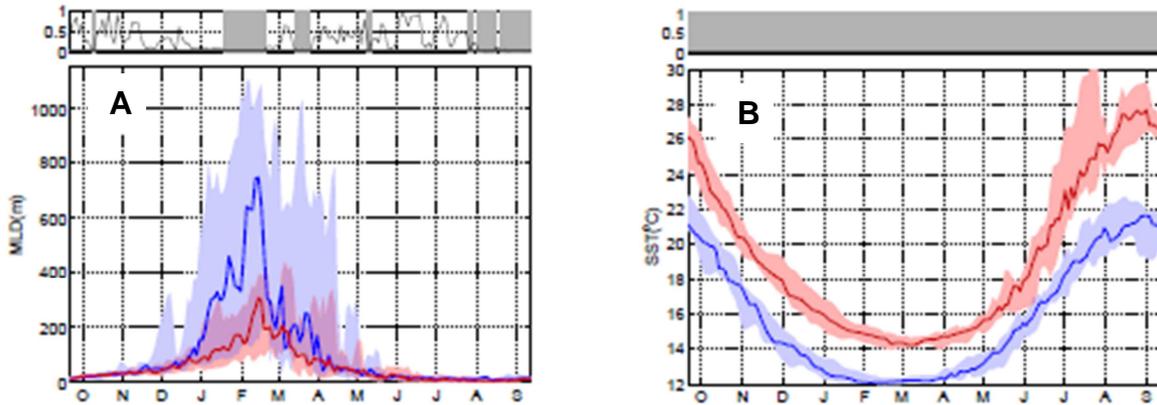


Figure 60 : Cycles annuels de (A) la profondeur de la couche mélangée (MLD) et (B) la température moyennées sur l'ensemble du domaine modélisé pour les périodes présente (bleu) et future (rouge). Pour chaque période, la médiane (ligne continue) et l'enveloppe des valeurs des sept années (zones colorées) sont indiquées. La ligne noire au-dessus de chaque graphique indique l'évolution de la valeur d'un test statistique (test t) qui évalue la significativité de la différence de la variable considérée entre les deux périodes présente et future. Les zones grisées mettent en évidence les périodes de différences significatives ($p < 0,05$). D'après Herrmann et al. (en révision).

L'affaiblissement notable de la convection profonde provoque la diminution de la disponibilité de nutriments en fin d'hiver et en conséquence, la diminution de l'intensité de l'efflorescence printanière sur la période future notamment en raison d'un affaiblissement important du groupe microphytoplancton (Fig. 61). Ces altérations provoquent une légère diminution de la biomasse phytoplanctonique (en carbone) totale en moyenne annuelle. Les tendances selon les groupes phytoplanctoniques sont cependant divergentes avec, donc, une forte décroissance du microphytoplancton, une invariance du groupe de taille intermédiaire mais avec une efflorescence avancée d'environ un mois et une augmentation sensible du picophytoplancton en période estivale notamment (Fig. 61). L'ensemble des groupes zooplanctoniques montre une unité d'évolution par rapport au climat présent augmentant tous leurs biomasses en moyenne annuelle. La biomasse des bactéries hétérotrophes augmente significativement pratiquement toute l'année (Fig. 61).

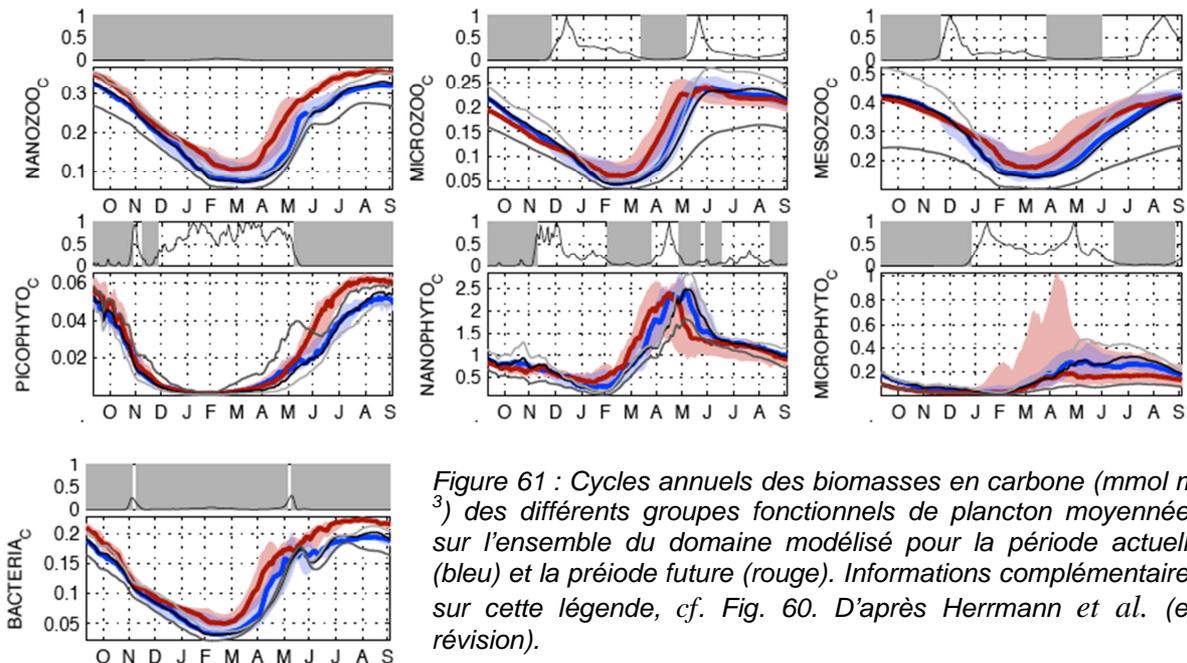


Figure 61 : Cycles annuels des biomasses en carbone (mmol m^{-3}) des différents groupes fonctionnels de plancton moyennées sur l'ensemble du domaine modélisé pour la période actuelle (bleu) et la période future (rouge). Informations complémentaires sur cette légende, cf. Fig. 60. D'après Herrmann et al. (en révision).

Le contrôle de la production primaire par la disponibilité en azote mais surtout en phosphore s'intensifie dans la période future alors que le contrôle par le silicium semble diminuer (Fig. 62). La plus faible disponibilité en nutriments, et en particulier en phosphate, entraîne une accumulation accrue du carbone organique dissous par une augmentation de l'exsudation des phytoplanctons et la réduction de l'utilisation du carbone par les bactéries hétérotrophes.

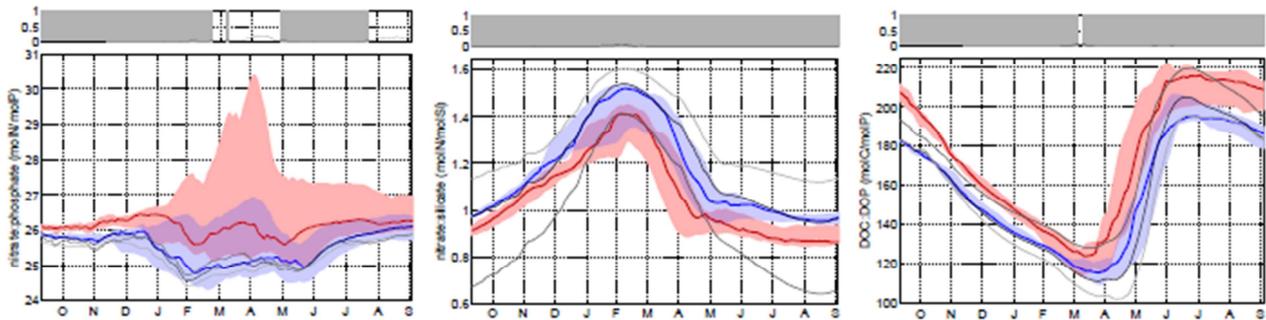


Figure 62 : Cycles annuels des ratios en nutriments et matière organique dissoute moyennés sur l'ensemble du domaine modélisé pour les périodes présente (bleu) et future (rouge). Informations complémentaires sur cette légende, cf. Fig. 60. D'après Herrmann *et al.* (en révision).

Paradoxalement, malgré une biomasse totale phytoplanctonique en diminution, la production primaire augmente sensiblement en raison de la hausse des températures dans la zone euphotique ; ce changement est particulièrement significatif entre février et avril et entre juin et octobre.

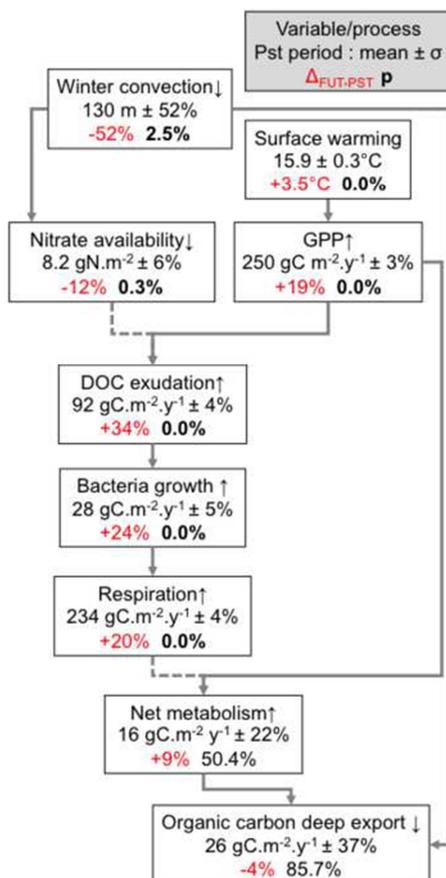


Figure 63 : Schéma de synthèse sur le fonctionnement de la réponse de l'écosystème pélagique et des flux de carbone à la variabilité interannuelle et l'évolution à long terme des conditions atmosphériques hivernales en Méditerranée nord-occidentale. Pour chaque compartiment ou processus, la moyenne est indiquée et sa variabilité relative (en %), son évolution relative à long terme (rouge) et la valeur du test t (p) en gras quand <5%, significatif. Les flèches pleines et pointillées indiquent respectivement des relations positives ou négatives entre les variables et/ou les processus. D'après Herrmann *et al.* (en révision).

La période de stratification s'allongeant dans les années futures, la part de la production primaire liée à la régénération des nutriments augmente. L'augmentation de l'intensité du processus de respiration résultant en grande partie du compartiment bactérien en lien avec l'augmentation de la température compense presque exactement celle de la production primaire. En conséquence, le modèle indique que, dans la période future le métabolisme net (bilan production - respiration) de la zone nord-occidentale n'évolue pas significativement (Fig. 63) et pour toute la période étudiée, il reste autotrophe. Enfin, les flux d'exportation de carbone organique vers la zone profonde ne diminuent pas significativement car l'affaiblissement de la convection profonde (composante physique du flux) est compensé par une augmentation des quantités de carbone organique

dans les compartiments dissous et particulaire en hiver notamment. Ces résultats proviennent d'une série de couplages entre modèles (du climat à la biogéochimie marine) sous un scénario d'émission de CO₂ choisi parmi d'autres. Cette stratégie induit des incertitudes sur les résultats en raison des choix faits à chaque niveau de configuration des modèles. L'évaluation de ces incertitudes montre que le choix des conditions biogéochimiques initiales et aux frontières ne changent pas la représentation de la variabilité saisonnière de la plupart des variables ou processus de l'écosystème mais qu'en revanche la gamme d'incertitude associée aux choix de ces conditions (*e.g.* les apports allochtones en sels nutritifs) peut être d'un ordre de grandeur supérieur à celles liées à la variabilité interannuelle et aux changements à long terme des processus physiques. Les incertitudes reliées aux forçages physiques ont un impact beaucoup plus faible sur les trajectoires biogéochimiques qu'il s'agisse du forçage hydrologique (rivières, Océan Atlantique) et atmosphérique (Herrmann *et al.*, en révision). Il est très intéressant de noter que la récente étude de Lazzari *et al.*, (sous presse) menée à l'échelle de l'ensemble du bassin méditerranéen sous un scénario d'évolution IPCC A1B montre des tendances identiques sur les trajectoires aussi bien des biomasses planctoniques et d'accumulation de carbone organique que des flux métaboliques tout en mettant aussi en lumière l'importance des choix de gestions des apports en nutriments par les rivières dans les évolutions potentielles de l'écosystème planctonique.

L'ensemble de ces travaux reste relativement préliminaire et demanderait à être approfondi dans la mesure où le modèle biogéochimique utilisé dans la thèse de M. Herrmann a montré certains biais dans la représentation d'une année de référence dans la période climat présent. De plus, les formulations et les paramétrisations des processus de ce modèle ne permettent pas, par construction, de représenter certains types d'altérations de l'écosystème tels qu'ils pourraient intervenir en réponse aux changements basse-fréquence des processus physiques liés à la perturbation climatique. Parmi ces changements, il y aurait par exemple l'adaptation (génétique, comportementale) de certains groupes planctoniques aux modifications environnementales (température, rayonnement UV, *etc.*) leur permettant de modifier leur niche écologique, ou encore leur non-adaptation entraînant leur disparition et leur remplacement d'autres groupes d'espèces.

III. PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Ce manuscrit présente une synthèse de mes travaux de recherche pour la période 2001-2013. Le dénominateur commun de ces travaux a été l'étude des conséquences de la variabilité des processus physiques sur la dynamique biogéochimique du réseau trophique planctonique et sur les bilans d'éléments biogènes en Méditerranée, et la création/utilisation d'outils numériques permettant d'étudier ces impacts à différentes échelles spatio-temporelles. J'ai eu la chance de pouvoir conduire ces recherches d'abord au Laboratoire d'Océanographie Biogéochimique, puis au Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique et enfin, depuis deux ans à l'Institut Méditerranéen d'Océanologie, dans une ambiance de travail particulièrement stimulante autour du couplage entre hydrodynamique et biogéochimie marine appréhendé aussi bien du point de vue expérimental que numérique. La réflexion et le développement de la plate-forme Eco3M menés en compagnie de quelques collègues du laboratoire à partir des années 2004-2005 a été vraiment le point structurant de mes recherches pour les années qui ont suivies et jusqu'à maintenant. La double compétence que j'avais acquise au cours de ma thèse (terrain *vs.* modélisation couplée) m'a également permis de pratiquer la modélisation tout en restant toujours dans un principe de réalité. C'est-à-dire la construction, la manipulation des codes a toujours été menée avec l'objectif d'obtenir un outil permettant d'améliorer la compréhension du fonctionnement d'un système naturel, l'élaboration d'un modèle n'étant donc pas une fin en soi, en vue d'études théoriques ou académiques, mais plutôt un moyen. Cette stratégie n'empêche pas de chercher à avoir une compréhension approfondie de l'outil avant son utilisation en configuration couplé et/ou tridimensionnelle. Cela permet d'appréhender la dynamique intrinsèque du modèle et l'influence de tel ou tel choix de paramétrisation sur les résultats numériques et donne une idée de l'incertitude sur ces résultats, le cas échéant de les relativiser. Ce genre d'études -dites en « 0D »- a été facilité depuis la mise en place de la plateforme modulaire Eco3M et est réalisé en routine maintenant avant toute utilisation d'une nouvelle structure de code biogéochimique ou formulation de processus. Je tiens à en souligner l'existence, car elles n'apparaissent jamais dans les publications mais représentent un travail important et incontournable en amont de tout article. Ensuite dans mes travaux, la donnée expérimentale, qu'elle provienne d'études *in situ* ou en laboratoire (microcosmes, batch, chémostat), a toujours été associée à la modélisation que ce soit pour l'évaluation des résultats de modèle, pour le choix les plus adaptés des valeurs des paramètres des fonctions mathématiques de processus ou encore la formalisation de ces fonctions. Il est important, je pense aussi, d'avoir une relative bonne connaissance de l'environnement à modéliser ce qui permet d'orienter *a priori* la structure de l'écosystème numérique, de ne pas représenter certains processus ou groupes fonctionnels si les études antérieures les démontrent négligeables ou au contraire, d'en approfondir certains autres dont on connaît l'importance. Cette stratégie d'interaction étroite entre modèle et données est sans doute plus facile à mettre en œuvre et aussi davantage incontournable lorsqu'on s'intéresse à la modélisation biogéochimique sur une zone géographique restreinte (bassin, sous-bassin) plutôt que dans le cas de la modélisation de l'océan global où finalement le fonctionnement dynamique moyen des différents types d'écosystèmes planctoniques est représenté. La construction et l'utilisation de la plate-forme Eco3M m'a permis de renforcer et de développer de nombreuses collaborations nationales. D'abord dans le cadre du PNEC, la collaboration avec le pôle d'Océanographie Côtière de Toulouse (POC, C. Estournel, P. Marsaleix et C. Ulises) a pu se développer encore davantage par l'intermédiaire d'encadrements communs de doctorants ce qui a amené, comme je l'ai montré dans les sections précédentes, à des résultats importants permettant d'améliorer la compréhension des relations entre les processus physiques et la biogéochimie marine en Méditerranée nord-occidentale. Dans le cadre des programmes SIMED2 et MEDICCBIO, de nombreuses collaborations ont été tissées avec des équipes s'intéressant à la modélisation de différentes enveloppes ou compartiments sur le bassin méditerranéen *sensu largo*. Ces équipes appartiennent au CNRM (S. Somot, C. Lebeaupin-Brossier), au LSCE (J-C. Dutay), à

l'ENSTA (T. Arsouze, K. Béranger), à Mercator-Océan (*e.g.* Y. Drillet, J. Beuvier) ou encore au LMD (*e.g.* P. Drobinsky *et al.*). Les interactions qui ont lieu au sein de ces programmes ont été très stimulantes par le fait de côtoyer des climatologues, des hydrologues, des géochimistes des enveloppes marine et atmosphérique ainsi que des modélisateurs du couvert végétal continental. L'objet qui découle de ces discussions, la plate-forme de modélisation MORCE notamment pour la Méditerranée (*i.e.* MORCE-MED, Drobinski *et al.*, 2012) est un outil puissant et extrêmement prometteur pour étudier les trajectoires climatiques possibles d'ici la fin de ce siècle de l'ensemble du bassin méditerranéen à la fois marin et continental.

Mes recherches futures s'inscrivent dans la perspective d'une compréhension globale et intégrée du fonctionnement biogéochimique de la Mer Méditerranée et non plus seulement régionale comme jusqu'à présent. Compte tenu de l'expérience que j'ai acquise au cours de ces dix dernières années sur le fonctionnement de la Méditerranée nord-occidentale, je pense qu'il faut privilégier une approche de recherche sur l'ensemble du bassin méditerranéen si l'on veut mieux comprendre les interactions physique-biogéochimie se produisant même à petite échelle spatiale ou à basse fréquence. Un outil comme la plate-forme MORCE-MED offre à présent la possibilité de travailler sur cette thématique ambitieuse. Par ailleurs, c'est une thématique de recherche qui s'intègre exactement dans les objectifs du programme décennal MERMEX (2010-2020), volet océanographique du Chantier international MISTRALS et qui est un programme dans lequel je suis bien intégré puisqu'ayant participé dès 2008 à la structuration du wp modélisation en étant co-responsable du chapitre modélisation du livre blanc MERMEX (Durrieu de Madron *et al.*, 2011). MERMEX offre un cadre très propice aux financements de projets autour de la modélisation intégrée et surtout des possibilités de collaborations avec des équipes de recherche travaillant sur le bassin méditerranéen. A ce titre, des contacts ont été initiés au cours de la thèse de Campbell avec P. Lazzari dans l'équipe de C. Solidoro (OGS, Trieste) qui maintient une configuration globale NEMOMED8-BFM (*e.g.* Lazzari *et al.*, 2012 ; sous presse). J'aimerais pouvoir développer à court terme ces contacts pour, par exemple, entreprendre avec ce groupe des inter-comparaisons de modèles couplés.

La géographie physique propre au bassin méditerranéen de nature quasi-fermé, la circulation complexe et rapide des masses d'eau rendent cette approche cohérente et nécessaire pour étudier cette région océanique. Un évènement lié à une modification localisée du climat, de la circulation hydrodynamique ou d'apports d'éléments biogènes (atmosphère, fleuves) va potentiellement se répercuter assez rapidement dans une autre région et à longue distance. On peut citer l'exemple de *l'Eastern Mediterranean Transient* (EMT) qui s'est produit en Mer Egée au détour des années 80-90 (Roether *et al.*, 2007) et qui, compte-tenu de la circulation hydrodynamique, provoque au début des années 2000 une augmentation de la salinité, température et des concentrations en nutriments dans les eaux intermédiaires et profondes en Mer Ligure (*e.g.* Touratier et Goyet, 2009 ; 2011). Ce type d'évènement observé localement ne peut donc être compris que dans le cadre d'une approche globale et en particulier d'une approche fondée sur la modélisation couplée physique-biogéochimie de l'ensemble du bassin méditerranéen qui permet de représenter la continuité temporelle des processus en jeu.

L'approche globale combinée à l'outil de modélisation couplée permettra d'avancer sur la compréhension du fonctionnement biogéochimique de la Méditerranée à la fois dans la période climat actuel mais aussi climat futur. Il serait sans doute présomptueux de vouloir ne travailler seulement que sur les projections du climat futur car cela signifierait en quelque sorte que tout aurait été compris et contraint dans le fonctionnement des écosystèmes planctoniques en relation avec les processus physiques dans la période présente. Or, ce n'est pas le cas bien entendu : l'intérêt aussi de travailler sur la période présente est que, les modèles peuvent être confrontés aux données acquises ce qui permet de les améliorer, la période présente servant en quelque sorte de banc d'essai.

III.1. Bilans biogéochimiques globaux et rétroactions des forçages de l'atmosphère et des surfaces continentales

Dans la période climat actuel, mes recherches s'appuieront dans un premier temps puis prolongeront les travaux de thèse d'A. Guyennon dont les résultats sont prometteurs malgré une mise en place technique délicate car complexe. Ce travail de doctorat va permettre de valider, pour la première fois, le modèle couplé Eco3M-Med/NEMOMED12 à l'échelle de l'ensemble des bassins de la Méditerranée et son application immédiate s'oriente vers la quantification de la pompe biologique à travers l'étude des flux d'exportation de carbone sous forme dissoute et particulaire (Fig. 64).

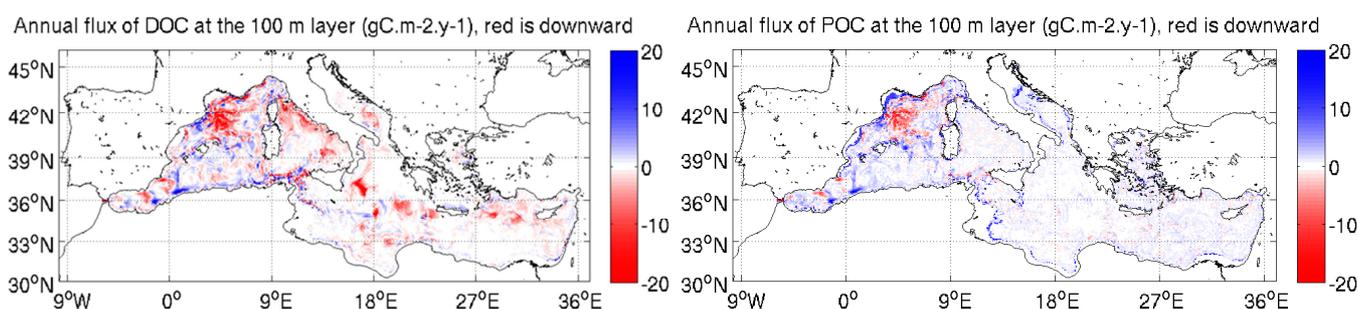


Figure 64 : Distributions des flux d'exportation de carbone organique sous forme dissoute et particulaire sous l'isobathe 100 m. Moyenne intégrée sur plusieurs années de la période de spin-up (résultats préliminaires). En rouge, flux dirigés vers le fond. Les ordres de grandeur des flux intégrés en Mer Ligure sont identiques à ceux observés dans les études d'Avril (2002), Miquel *et al.* (1992) et Marty *et al.* (1994). D'après Guyennon *et al.* (2013).

Avec un tel outil, les calculs de bilans globaux d'éléments biogènes par bassins et sous-bassins sont possibles ainsi que la quantification des échanges d'azote et de phosphore aux détroits, en particulier avec l'Océan Atlantique. Mais ces estimations sont relativement préliminaires car le modèle couplé global tel qu'il sera à l'issue de la thèse d'A. Guyennon ne prend pas en compte certains flux sources/puits importants comme les dépôts atmosphériques, ou bien ceux-ci sont pris en compte d'une manière relativement simplifiée (apports en eaux et éléments biogènes depuis les bassins versants). Il serait important de se pencher à nouveau sur cette thématique de bilans globaux et d'échanges car les études portant sur ce sujet sont relativement peu nombreuses et celles qui existent donnent des gammes de variations très importantes en termes de quantité d'éléments biogènes échangés au niveau des détroits, notamment le détroit de Gibraltar entre l'Atlantique et la Méditerranée (Huertas *et al.*, 2012). Ce genre d'études numériques pourrait, une fois certains termes pris en compte (dépôts atmosphériques, apports des bassins versants), permettre d'affiner, voire de fermer, les bilans globaux de certains éléments (*e.g.* estimation indirecte de la fixation d'azote et directe de la séquestration d'azote et de phosphore dans les sédiments) et donc de mieux comprendre les déviations observées aux rapports de Redfield et l'oligotrophie générale de la Méditerranée. L'évaluation de ces bilans dans le cadre d'une simulation longue durée donnera une estimation de leur variabilité interannuelle et une idée de la sensibilité de ces bilans aux variations de différents forçages physiques (apports fluviaux atmosphériques, échanges aux détroits, *etc.*). La prise en compte, dans le modèle couplé Eco3M-Med/NEMOMED, des dépôts atmosphériques qui peuvent influencer la dynamique des communautés planctoniques et des flux de matière associés est un objectif à moyen terme et ce travail devra se faire en collaboration avec des équipes de géochimistes atmosphériques notamment de l'IPSL. Dans le cadre d'un projet d'ANR qui n'a finalement pas abouti (FARE, 2012), des contacts, qu'il sera toujours possible de réactiver, avaient été pris avec le LISA (K. Desboeufs). A l'intérieur de la plate-forme MORCE-MED

(Drobinski *et al.*, 2012), le modèle CHIMERE (Bessagnet *et al.*, 2010) est un modèle de chimie de l'atmosphère qui simule la concentration de certains éléments biogènes (oxydes d'azote, ammonium, matière particulaire) susceptibles, en se déposant à la surface de la mer, d'impacter la biogéochimie marine. Ce modèle n'est pas couplé à Eco3M dans la version actuelle de MORCE-MED mais cela pourrait être un travail intéressant à mener compte tenu des questionnements importants autour du rôle des dépôts atmosphériques dans la productivité marine en Méditerranée (*e.g.* Ternon *et al.*, 2010). Un autre travail très important concerne la représentation des apports en éléments biogènes *via* le ruissellement et les apports fluviaux dont on a vu, par exemple dans l'étude de M. Herrmann (section II.5.2.), la forte sensibilité des résultats des modèles couplés à leurs variations. Il serait donc crucial de pouvoir contraindre plus finement ces apports continentaux qui dépendent, sur les bassins versants, des interactions couvert végétal-sol sur les surfaces continentales adjacentes à la Méditerranée. La perspective à moyen terme d'un couplage entre le modèle ORCHIDEE (Land-Surface Model), qui existe dans MORCE-MED, et NEMOMED/Eco3M pourrait permettre une prise en compte plus réaliste de l'impact de la biogéochimie des surfaces continentales sur la biogéochimie marine. On peut penser que cela aurait à la fois un impact sur la représentation de la dynamique en zone côtière et aussi, sur des périodes plus longues, à l'échelle de l'ensemble du bassin méditerranéen. C'est un travail ambitieux et qui demandera du temps pour être réalisé car il faudrait développer des connaissances à l'interface des deux modèles et aussi cela demande un travail technique très volumineux. La plupart des études faisant l'estimation de bilans d'éléments biogènes que ce soit dans les détroits (*e.g.* Coste *et al.*, 1988 ; Huertas *et al.*, 2012) ou au niveau de bassins ou sous-bassins (*e.g.* Schroeder *et al.*, 2010 ; Krom *et al.*, 2010) imputent à la circulation anti-estuarienne, c'est-à-dire à la circulation grande échelle, le caractère général d'oligotrophie et le gradient croissant de ce caractère du bassin ouest vers l'est. Une question intéressante à adresser dans les années à venir serait d'évaluer l'impact de la circulation hydrodynamique à plus petite échelle ((sub)méso-échelle) sur les valeurs de ces bilans. En première approche, on peut imaginer qu'une série de simulations couplées Eco3M-med/NEMOMED avec des résolutions spatiales variables du modèle de circulation, permettant de résoudre différentes échelles de processus hydrodynamiques, puisse donner un début de réponse à ce genre de questionnement.

Du point de vue de l'élément carbone, l'objectif principal sera de fermer les bilans globaux en estimant la séquestration du carbone inorganique par les processus hydrodynamiques et chimiques (solubilité), les zones prépondérantes de séquestration, *etc...* Pour cela, il sera nécessaire d'implémenter un module des carbonates dans la plate-forme eco3M. C'est, en réalité, en grande partie déjà réalisé notamment dans le cadre des enseignements de master (*cf.* section II.3.1.3) mais ce module n'a pas encore été transposé dans le cadre d'une simulation tridimensionnelle longue durée. C'est un objectif prioritaire à très court terme car la représentation du carbone inorganique ouvre sur les problématiques liées à l'acidification de la Méditerranée qui, comme j'en ai parlé au début de mon manuscrit (section II.1.), semble être un processus se développant à un rythme plus élevé que dans d'autres zones océaniques.

III.2. Transferts de matières biogènes vers les échelons trophiques supérieurs

Un des enjeux importants dans les décennies qui viennent est une préservation dans les conditions les plus acceptables possibles par nos sociétés, d'un maximum de biodiversité sur Terre et notamment dans les océans. Pour sauvegarder cette biodiversité, il faut pouvoir comprendre en amont les interactions organisme-milieu et organismes-organismes. Actuellement, la Méditerranée contient 7% de la biodiversité marine mondiale sur seulement 0,3% du volume océanique (Coll *et al.*, 2010) avec un quart d'espèces endémiques (Bianchi et Morri, 2000). C'est donc une zone océanique où cette entreprise de sauvegarde est très pertinente. La plus grande partie de cette biodiversité (restreinte ici à celle des hauts niveaux trophiques) se trouve, selon l'étude de Ben Rais Lasram *et al.* (2009), sur les plateaux

continentaux qui sont largement impactés par les activités anthropiques telles que la surpêche (Albouy *et al.*, 2013). Dans ce contexte, des solutions de conservation de la biodiversité à long terme sont requises. L'approche par modélisation end-to-end est une stratégie efficace pour prévoir l'évolution de la biodiversité et les endroits où la conserver par exemple sous la forme d'aires marines protégées de toutes activités anthropiques. Ce type d'approche numérique associée à des données de terrain est par exemple utilisé dans le programme EMIBIOS (FRB) et plus généralement dans le projet international INDISEAS ([w³.indiseas.org](http://w3.indiseas.org)).

Les travaux de recherche que je propose de développer par rapport à cette problématique résident dans l'amélioration de la représentation numérique des transferts de matières -sous forme des proies- vers les modèles d'échelons trophiques supérieurs pour améliorer leur prédictibilité et leur efficacité dans le cadre des études sur la biodiversité. Améliorer la représentation de ces transferts requiert de travailler sur la représentation de l'échelon intermédiaire entre les groupes fonctionnels de protistes autotrophes et hétérotrophes et les hauts niveaux trophiques (*e.g.* larves de poissons et adultes, crustacés, céphalopodes). Cet échelon intermédiaire est le groupe zooplancton métazoaire (carnivore-omnivore) dans toute la diversité de ses stratégies trophiques et de développements et qui est, comme je l'ai déjà évoqué (section II.3.1.4.), un des points à améliorer dans les représentations numériques de réseau de plancton.

Dans l'océan, ce groupe zooplancton structure les communautés de protozoaires par son action top-down mais constitue aussi, en grande partie, la nourriture des larves de poissons jusqu'aux mammifères planctonophages. Une certaine expérience de la représentation avancée de ce groupe a été acquise au cours des travaux de thèses de M. Vaugeois et L. Eisenhauer mais il est nécessaire d'aller plus loin. Je développe ici des pistes de travail autour du groupe copépodes mais d'autres groupes comme les gélatineux (appendiculaires, salpes, méduses) mériteraient une attention tout aussi particulière. Ainsi, le copépode *Centropages typicus* est une espèce largement consommée par les téléostéens planctonophages en Méditerranée nord-occidentale et on a pu mettre en évidence une structuration spatio-temporelle complexe de l'abondance des différents stades de développement de *Centropages* en lien étroit avec les structures hydrodynamiques jusqu'à (sub)méso-échelle (Carlotti *et al.*, 2014). Il serait donc intéressant d'analyser si ces distributions de plancton qui intègrent davantage l'influence des conditions hydrodynamiques et la diversité à la fois du spectre de taille et de l'écologie des proies, donnent une représentation numérique plus réaliste des distributions de poissons pélagiques. Cela permettrait ainsi de mieux comprendre les relations entre processus physiques à petites échelles et distributions de la diversité ichtyologique pélagique. Avec le travail de couplage qui a été effectué dans le cadre d'EMIBIOS entre les modèles OSMOSE et Eco3M, la mise en place technique existe en grande partie et ce genre d'études pourrait être mené à relativement court terme. Introduire également une certaine diversité spécifique dans le choix des proies par les hauts niveaux trophiques serait aussi probablement une étape importante car les choix trophiques des prédateurs évoluent au cours du temps selon les conditions environnementales. C'est sans doute encore plus vrai pour des espèces de zooplancton qui ont des régimes trophiques moins flexibles que celui de *Centropages*. Par exemple, une espèce néritique comme *Temora stylifera* est plutôt abondante au large en fin d'été et automne (Carotenuto *et al.*, 2006) tandis que *Calanus helgolandicus* est observé en abondance en hiver sur la pente continentale des plateaux en Méditerranée nord-occidentale (Cartes *et al.*, 2010). Ces espèces moins ubiquistes que *Centropages* compte tenu de leur écologie contribuent sans doute au maintien de populations de prédateurs de hauts niveaux à certaines périodes de l'année où la nourriture est plus rare ou dans des zones particulières (*i.e.* canyons). Si une stratégie analogue à celle développée dans les travaux d'Eisenhauer, *i.e.* un modèle en classe de stade pour une espèce donnée, est suivie, la limite en est que la complexité des modèles manipulés va rapidement devenir réductrice. En effet, il faut prendre en compte aussi les interactions trophiques potentielles entre les proies (prédations des œufs et nauplii par d'autres espèces) et un couplage avec le modèle de hauts niveaux

trophiques d'autant plus complexe. Cette stratégie de modélisation ne peut être appliquée qu'à un ensemble de quelques espèces cibles dont on sait qu'elles constituent une part importante de la nourriture des prédateurs de hauts niveaux ce qui implique d'avoir une bonne connaissance en amont de l'écologie de ces prédateurs. Dans un temps court, on peut envisager de représenter ces transferts de matière dans un seul sens, c'est-à-dire des bas niveaux trophiques vers les hauts niveaux sur des domaines régionaux si les prédateurs ne migrent pas sur de longues distances. C'est cette approche qui a été développée par exemple dans le cadre de EMIBIOS-golfe du Lion puisque ce qui revient vers les bas niveaux trophiques est seulement un taux de prédation. Un transfert d'expérience est prévu d'être apporté pour un étude analogue sur le golfe de Gabès dans le cadre du programme BISTROMED (ENVIMED, PI. F. Le Loc'h et collaborations Instituts tunisiens INAT, INSTM). Mais à plus long terme, on peut envisager aussi des couplages bidirectionnels pour lesquels on aurait un transfert d'éléments biogènes des hauts vers les bas niveaux trophiques. Cela concerne par exemple tous les processus d'excrétion ou de production de détritiques par le necton qui peuvent alimenter en retour le plancton. Egalement, ces couplages entre modèles physique-biogéochimie et hauts niveaux trophiques pourraient concerner des domaines spatiaux beaucoup plus grands afin de mieux comprendre les déplacements et l'écologie des grands poissons pélagiques en Méditerranée (thon rouge, espadon) qui sont des espèces à forte valeur ajoutée à la fois économiquement et en terme de biodiversité. Ce type d'étude est en cours de réalisation dans d'autres régions du globe (Pacifique Sud, Atlantique tropical) mais encore non réalisé en Méditerranée. Les collaborations développées au sein du réseau EMIBIOS ou celles entretenues avec des collègues de l'équipe EMBIO (F. Carlotti, D. Banaru) permettront d'avancer dans cette voie de recherche.

III.3. « Regional Earth System Model » et évolutions à long terme de la biogéochimie marine pour la Méditerranée

Comme je l'ai montré dans les sections II.1. et III.1., les champs d'investigation du fonctionnement biogéochimique actuel de l'écosystème pélagique méditerranéen restent multiples et encore loin d'être totalement appréhendés et ça l'est encore davantage en ce qui concerne leurs trajectoires dans les prochaines décennies. La diminution globale des précipitations sur l'ensemble de l'année avec une réduction marquée aux saisons intermédiaires, est attendue d'ici la fin du siècle (Dubois *et al.*, 2012) et pourrait entraîner une salinisation croissante du bassin et provoquer une diminution globale du volume des apports continentaux et des quantités d'éléments biogènes en Méditerranée. L'augmentation prévue de la température des masses d'eau pourrait également favoriser l'émergence d'espèces de phytoplancton actuellement « confidentielles » en Méditerranée (*e.g.* *Trichodesmium*) mais susceptibles, si leur présence devient forte et récurrente, de modifier les bilans d'éléments biogènes dans le bassin. L'augmentation en température pourrait aussi entraîner un fort ralentissement de la ventilation des eaux profondes et de la circulation thermohaline profonde, ainsi qu'un renforcement de la stratification (*e.g.* Herrmann *et al.*, 2008). Ces modifications pourraient entraîner des changements dramatiques, comme un processus d'anoxie des eaux de fond (sapropels). On constate déjà depuis au moins 10 ans des modifications des écosystèmes marins en lien avec des modifications du réseau trophique (distributions des méduses, Molinero *et al.*, 2005; changement de lieu de ponte des tortues, Girondot, 2010 ; tropicalisation dans les espèces de poissons, Ben Raïs Lasram *et al.*, 2010). Néanmoins d'autres hypothèses annoncent que la convection hivernale ne devrait jamais être complètement inhibée en raison de l'augmentation concomitante de la salinité au niveau de l'ensemble du bassin. Enfin, les manifestations du dérèglement climatique s'exercent aussi sur l'intensité et la fréquence d'évènements extrêmes (Drobinski *et al.*, 2012), qui en Méditerranée, prennent la forme de crues éclair (*e.g.* Tarolli *et al.*, 2007), de tropical-like storms (*e.g.* Fita *et al.*, 2007) dont les effets à long terme sur les écosystèmes pélagiques n'ont pas encore été étudiés.

Les travaux de thèse de M. Herrmann et P-A. Auger sur ces évolutions potentielles à long terme en particulier en lien avec le dérèglement climatique global ont ouvert des pistes de travail et des hypothèses que je souhaite approfondir. Mais les modèles utilisés dans ces travaux, bien que déjà relativement complexes, ne prennent en considération que les modifications dans la dynamique atmosphérique (induite par l'altération de la composition chimique en GES) qui provoquent les changements dans la circulation océanique et des répercussions sur l'écosystème marin. C'est effectivement avec l'atmosphère que l'océan partage la plus grande partie de sa surface et par conséquent les interactions océan-atmosphère sont cruciales à prendre en compte quand on veut représenter la dynamique climatique. Mais en réalité et, c'est d'autant plus important pour une zone océanique quasi-fermée, d'autres compartiments ou surfaces terrestres interagissent avec le compartiment océanique. Ces compartiments subissent leurs propres évolutions en lien avec le dérèglement climatique et les changements qu'ils expérimentent peuvent impacter directement l'océan. Par exemple, le couvert végétal (type, densité) change avec les altérations climatiques mais ce compartiment a aussi un impact sur le cycle régional de l'eau, sur l'intensité des sécheresses et des vagues de chaleur (Drobinski *et al.*, 2012). Ainsi, les surfaces continentales, le cas échéant, leurs évolutions à long terme, sont donc susceptibles d'influencer quantitativement et qualitativement les apports en eau et éléments biogènes en Méditerranée. On peut, par exemple, imaginer que si la balance des apports en ces éléments -silicates en particulier- est modifiée, cela pourrait faire évoluer la structure des communautés phytoplanctoniques (réduction drastique des diatomées) et *in fine* diminuer fortement la productivité primaire des zones à efflorescences marquées (golfe du Lion, nord Adriatique, Mer Noire...).

Dans ce contexte d'imbrications complexes et bidirectionnelles entre ces compartiments terrestres, un outil comme la plate-forme MORCE-MED dont j'ai déjà détaillé la structure et les capacités (section II.3.1.2.) est un instrument plus perfectionné et donc plus adéquat que ceux que j'ai précédemment utilisés, pour avoir une idée plus précise de l'évolution des écosystèmes planctoniques en Méditerranée d'ici la fin de ce siècle. Comme je l'ai écrit dans la première partie de mes perspectives de recherche, le Regional Earth System Model de la plate-forme MORCE-MED dans sa version 1 (Drobinski *et al.*, 2012) ne possède pas en l'état les couplages nécessaires pour mener de telles études et donc un travail technique important reste à mener. Cette perspective de travail est donc réalisable à moyen terme et nécessite aussi que soient disponibles les simulations climatiques avec les nouveaux scénarios RCP (Representative Concentrations Pathways, IPCC, 2013), notamment le scénario RCP8.5 (bilan radiatif augmenté de $8,5 \text{ W m}^{-2}$ en 2100, très pessimiste). Cette simulation (2006-2100) est prévue d'être réalisée prochainement à l'IPSL pour la plate-forme MORCE-MED dans le cadre du projet Med-CORDEX (HyMex, MedCLIVAR). La plate-forme d'information et de décision pour la conservation de la biodiversité méditerranéenne au cours du 21^{ème} siècle qui pourrait être développée dans l'ANR CliCoMed (soumission en cours, PI : F. Guilhaumon, ECOSYM) utilisera ce type de simulations qui donne à la fois les évolutions possibles du contexte physique et des proies potentielles des hauts niveaux trophiques.

Il est clair que ces études sur la compréhension des mécanismes par lesquels les écosystèmes planctoniques réagissent aux variations climatiques d'origine naturelle et anthropique et aux rétroactions associées des différents compartiments terrestres sont extrêmement stimulantes et motivantes à mener car elles nous donnent, entre autres études, des informations pour les prochaines décennies sur les évolutions potentielles de nos sociétés et de notre espèce, notre espèce qui reste très dépendante de toutes les autres espèces vivantes sur Terre. Ce dernier lien ne doit jamais être omis.



IV. REFERENCES

- Abraham ER., 1998. The generation of plankton patchiness in turbulent stirring. *Nature* 391, 577-580.
- Agence Européenne de l'Environnement. 2006. Problèmes prioritaires pour l'environnement méditerranéen. Série d'évaluations environnementales n°5, Copenhague, Danemark (www.eea.europa.eu/fr/publications/eea_report_2006_4), pp. 86.
- Agostini V., A. Bakun. 2002. Ocean triads in the Mediterranean Sea: physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography* 11, 129-142.
- Aït-Ameur N., C. Goyet. 2006. Distribution and transport of natural and anthropogenic CO₂ in the Gulf of Cadiz. *Deep-Sea Research II* 53(11-13), 1329-1343.
- Albérola C., C. Millot, J. Font. 1995. On the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern Current during the PRIMO-0 experiment in the western Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta* 18(2), 163-192.
- Albouy C., F. Guilhaumon, F. Leprieur, F. Ben Rais Lasram, S. Somot, R. Aznar, L. Velez, F. Le Loc'h, D. Mouillot. 2013. Projected climate change and the changing biogeography of coastal Mediterranean fishes. *Journal of Biogeography* 40, 534-547.
- Alekseenko E., V. Raybaud, B. Espinasse, F. Carlotti, B. Queguiner, B. Thouvenin, P. Garreau, M. Baklouti. 2014. Seasonal dynamics of biogeochemical processes in the NW Mediterranean Sea; 3D modelling approach, *Ocean Dynamics* 64(2), 179-207.
- Allredge AL., 2004. The contribution of discarded appendicularian houses to the flux of particulate organic carbon from oceanic surface waters. In: Gorsky G, Youngbluth MJ, Deibel D, Editors, Response of marine ecosystems to global change: Ecological impact of appendicularians, GB Scientific Publisher: Paris. pp. 309-326.
- Allou A., P. Forget, J-L. Devenon. 2010. Submesoscale vortex structures at the entrance of the Gulf of Lions in the Northwestern Mediterranean Sea. *Continental Shelf Research* 30(7), 724-732.
- Ammerman JW., RR. Hood, D. Case, JB. Cotner. 2003. Phosphorus deficiency in the Atlantic: an emerging paradigm in oceanography. *EOS*, 84, 165-170.
- Andersen V., F. Rassoulzadegan. 1991. Modèle vertical de l'écosystème pélagique marin. Réseau microbien et sédimentation des particules biogéniques. *Journal de Recherche Océanographique* 16, 16-22.
- Anderson TR., P. Pondaven. 2003. Non-Redfield carbon and nitrogen cycling in the Sargasso Sea: pelagic imbalances and export flux. *Deep Sea Research Part I* 50, 573-591.
- Antoine D., A. Morel, HR. Gordon, VF. Banzon, RH. Evans. 2005. Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends. *Journal of Geophysical Research* 110, C06009.
- Auger P-A., 2011. 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. Thèse de Doctorat. Université Paul Sabatier, Toulouse, 242pp.
- Auger P-A., F. Diaz, C. Ulses, C. Estournel, J. Neveux, F. Joux, M. Pujo-Pay, J-J. Naudin. 2011. 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. *Biogeosciences* 8, 3231-3261.
- Auger P-A., C. Ulses, C. Estournel, L. Stemmann, S. Somot, F. Diaz. Sous presse. Interannual control of plankton ecosystem in a deep convection area as inferred from a 30-year 3D modelling study: winter mixing and prey/predator interactions in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography*. doi: 10.1016/j.pocean.2014.04.004.
- Aumont O., E. Maier-Reimer, S. Blain, P. Monfray. 2003. An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P colimitations. *Global Biogeochemical Cycles* 17(2), 1060.
- Avril B., 2002. DOC dynamics in the Northwestern Mediterranean Sea (DyFaMed site). *Deep-Sea Research* 49(11), 2163-2182.
- Bailleul F., Cotté C., Guinet C. 2010. Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series* 408, 251-264.
- Bainbridge R.,. 1957. The size, shape and density of marine phytoplankton concentrations. *Biological Reviews* 32, 91-115.
- Baklouti M., F. Diaz, C. Pinazo, V. Faure, B. Queguiner. 2006a. Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for marine pelagic ecosystems and description of a new model. *Progress in Oceanography* 71, 1-33.
- Baklouti M., V. Faure, L. Pawlowski, A. Sciandra. 2006b. Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling. *Progress in Oceanography* 71, 34-58.
- Baklouti M., C. Chevalier, M. Bouvy, D. Corbin, M. Pagano, M. Troussellier, R. Arfi. 2011. A study of plankton dynamics under osmotic stress in the Senegal River Estuary, West Africa, using a 3D mechanistic model. *Ecological Modelling* 222, 2704-2721.
- Baklouti M., V. Raybaud, R. Mauriac, N. Bousseres, J. Touboul, P. Garreau. En révision. A new method for coupling physical-biogeochemical models with variable elemental ratios. *Ecological Modelling*.
- Banaru D., C. Mellon-Duval, D. Roos, J.-L. Bigot, A. Souplet, A. Jadaud, P. Beaubrun, J.-M. Fromentin. 2013. Trophic structure in the Gulf of Lions marine ecosystem (north-western Mediterranean Sea) and fishing impacts. *Journal of Marine Systems* 111-112, 45-68.
- Barton A., S. Dutkiewicz, G. Flierl, J. Bragg, MJ. Follows. 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* 327, 1843-1846.
- Bates NR.,. 2007. Interannual variability of the oceanic CO₂ sink in the subtropical gyre of the North Atlantic Ocean over the last two decades. *Journal of Geophysical Research* 112(C9), C09013.
- Beaugrand G., PC. Reid. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* 9, 801-817.
- Beg Paklar G., V. Isakov, D. Koracin, V. Kourafalou, M. Orlic. 2001. A case-study of bora-driven flow and density changes on the Adriatic shelf (January 1987). *Continental Shelf Research* 21, 1751-1783.
- Behrenfeld M.,. 2010. Abandoning Sverdrup's critical depth hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology* 91(4), 977-980.
- Ben Mustapha Z., S. Alvain, C. Jamet, H. Loisel, D. Dessailly. 2014. Automatic classification of water-leaving radiance anomalies from globalSeaWiFS imagery: Application to the detection of phytoplankton groups in open ocean waters. *Remote Sensing of Environment*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2013.08.046>

- Ben Rais Lasram F., F. Guilhaumon, D. Mouillot. 2009. Fish diversity patterns in the Mediterranean Sea: deviations from a mid-domain model. *Marine Ecology Progress Series* 376, 253-267.
- Ben Rais Lasram F., F. Guilhaumon, C. Albouy, S. Somot, W. Thuiller, D. Mouillot. 2010. The Mediterranean Sea as a “cul-de-sac” for endemic fishes facing climate change. *Global Change Biology* 16(12), 3233-3245.
- Benoit-Bird K.J.,. 2009. Dynamic three-dimensional structure of zooplankton thin layers is affected by foraging fish. *Marine Ecology Progress Series* 393, 61-76.
- Berger SA., S. Diehl, H. Stibor, G. Trommer, M. Ruhlenstroth. 2010. Water temperature and stratification depth independently shift cardinal events during plankton spring succession. *Global Change Biology* 16, 1954-1965.
- Berline L., L. Stemann, M. Vichi, F. Lombard, G. Gorsky. 2011. Impact of appendicularians on detritus and export fluxes: a model approach at DyFAMed site. *Journal of Plankton Research* 33(6), 855-872.
- Berline L., I. Siokou-Frangou, I. Marasovic, O. Vidjak, M. Luz Fernandez de Puelles, M.G. Mazzocchi, G. Assimakopoulou, S. Zervoudaki, S. Fonda-Umani, A. Conversi, C. Garcia-Comas, F. Ibanez, S. Gasparini, L. Stemann, G. Gorsky. 2012. Intercomparison of six Mediterranean zooplankton time series. *Progress in Oceanography* 97-100, 76-91.
- Bessagnet B., C. Seigneur, L. Menut. 2010. Impact of dry deposition of semi-volatile organic compounds on secondary organic aerosols. *Atmospheric Environment* 44, 1781-1787.
- Béthoux J-P., B. Gentili. 1996. The Mediterranean Sea, coastal and deep-sea signatures of climatic and environmental changes. *Journal of Marine Systems* 7, 383-394.
- Béthoux J-P., P. Morin, C. Chaumery, O. Connan, B. Gentili, D. Ruiz-Pino. 1998. Nutrients in the Mediterranean Sea, mass balance and statistical analysis of concentrations with respect to environmental change. *Marine Chemistry* 63, 155-169.
- Béthoux J-P., B. Gentili, P. Morin, E. Nicolas, C. Pierre, D. Ruiz-Pino. 1999. The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic. *Progress in Oceanography* 44, 131-146.
- Béthoux J-P., P. Morin, DP. Ruiz-Pino. 2002. Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity. *Deep Sea Research Part II* 49, 2007-2015.
- Bianchi CN., C. Morri. 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Marine Pollution Bulletin* 40, 367-376.
- Blain S., S. Renaut, X. Xing, H. Claustre, C. Guinet. 2013. Instrumented elephant seals reveal the seasonality in chlorophyll and light-mixing regime in the iron-fertilized Southern Ocean. *Geophysical Research Letters*, 40, 1-5.
- Bonnin J., S. Heussner, A. Calafat, J. Fabres, A. Palanques, X. Durrieu de Madron, M. Canals, P. Puig, J. Avril, N. Delsaut. 2008. Comparison of horizontal and downward particle fluxes across canyons of the Gulf of Lions (NW Mediterranean): Meteorological and hydro dynamical forcing. *Continental Shelf Research* 28, 1957-1970.
- Bopp L., P. Monfray, O. Aumont, J-L. Dufresne, H. Le Treut, G. Madec, L. Terray, J. Orr. 2001. Potential impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochemical Cycles* 15(1), 81-99.
- Bosc E., A. Bricaud, D. Antoine. 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from four years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18 (GB1005).

- Bouquet JM., E. Spriet, C. Troedsson, H. Otterå, D. Chourrout, EM. Thompson. 2009. Culture optimization for the emergent zooplanktonic model organism *Oikopleura dioica*. *Journal of Plankton Research* 31(4), 359-370.
- Bricaud A., M. Babin, H. Claustre, J. Ras, F. Tièche. 2010. Light absorption properties and absorption budget of southeast pacific waters. *Journal of Geophysical Research* 115, C08009.
- Broche P., JL. Devenon, P. Forget, JC de Maistre, JJ. Naudin, G. Cauwet. 1998. Experimental study of the Rhone plume. Part I: physics and dynamics. *Oceanologica Acta* 21(6), 725-738.
- Broecker WS., TH. Peng. 1982. Tracers in the Sea. Lamont-Doherty Geological Observatory, Palisades, New York. 690 pp.
- Broecker WS.,. 1991. The great ocean conveyor. *Oceanography* 4, 79-89.
- Campbell R.,. 2008. Evaluation de l'impact d'une structure tourbillonnaire de méso-échelle sur la structuration du réseau trophique planctonique dans le golfe du Lion. Rapport de Master Recherche Océanographie, Université Aix-Marseille, Marseille, 49 pp.
- Campbell R.,. 2012. Tourbillons anticycloniques dans le Golfe du Lion : Modélisation couplée physique-biogéochimique. Thèse de Doctorat. Université Aix-Marseille, Marseille, 216pp.
- Campbell R., F. Diaz, Z. Hu, A. Doglioli, A. Petrenko, I. Dekeyser. 2013. Nutrients and plankton spatial distributions induced by a coastal eddy in the Gulf of Lion. Insights from a numerical model. *Progress in Oceanography* 109, 47-69.
- Capitanio FL, M. Pajaro M, GB. Esnal. 2005. Appendicularians: an important food supply for the argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. *Journal of Applied Ichthyology* 21, 414-419.
- Carlotti F., L. Eisenhauer, R. Campbell, F. Diaz. 2014. Modelling spatial and temporal population dynamics of the Copepod *Centropages typicus* in the North-western Mediterranean Sea during the year 2001 using a 3D ecosystem model. *Journal of Marine Systems*. doi: 10.1016/j.marsys.2013.11.007.
- Carlotti F., M. Krause, G. Radach. 1993. Growth and development of *Calanus finmarchicus* related to the influence of temperature: experimental results and conceptual model. *Limnology and Oceanography* 38, 1125-1134.
- Carlotti F., J.-C. Poggiale. 2010. Towards methodological approaches to implement the zooplankton component in « end-to-end » food-web models. *Progress in Oceanography* 80, 20-38.
- Carlotti F.,. 1990. Modèle de recrutement d'espèces marines. Couplage du bilan de matière individuel et de la dynamique de population. Thèse de Doctorat. Université Pierre et Marie Curie, Paris, 283p.
- Cathalot C., C. Rabouille, L. Pastor, B. Deflandre, E. Viollier, R. Buscail, A. Grémare, C. Treignier, A. Pruski. 2010. 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.
- Carotenuto Y., A. Ianora, M. Di Pinto, D. Sarno, A. Miralto. 2006. Annual cycle of early developmental stage survival and recruitment in the copepods *Temora stylifera* and *Centropages typicus*. *Marine Ecology Progress Series* 314, 227-238.
- Cartes JE., E. Fanelli, V. Papiol, L. Zucca. 2010. Distribution and diversity of open-ocean, near-bottom macroplankton in the western Mediterranean: Analysis at different spatio-temporal scales. *Deep Sea Research Part I* 57, 1485-1498.

- Cianelli D., F. Diaz, Y. Leredde, P. Marsaleix, F. Carlotti. 2007. Particle exchange and residence times in the Northwestern Mediterranean. *Nuovo Cimento Della Societa Italiana di Fisica C-Geophysics and Space Physics*, 30(02), 139-148.
- CIESM. 2002. Tracking long-term hydrological change in the Mediterranean Sea, in: CIESM Workshop Series 16, 134 pp, Monaco.
- Charrassin J-B., M. Hindell, SR. Rintoul, F. Roquet, S. Sokolov, M. Biuw, D. Costa, L. Boehme, P. Lovell, R. Coleman, R. Timmermann, A. Meijers, M. Meredith, Y-H. Park, F. Bailleul, M. Goebel, Y. Tremblay, C-A. Bost, CR. McMahon, IC. Field, MA. Fedak, C. Guinet. 2008. Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *PNAS* 105(33), 11634-11639.
- Chen C., L. Zhen, JO. Blanton. 1999. Physical processes controlling the formation, evolution, and perturbation of the low salinity front in the inner shelf off the South-eastern United States: A modelling study. *J. Geophys. Res.*, 104 (C1), 1259-1288.
- Christaki U., F. Van Wambeke, JR. Dolan. 1999. Nanoflagellates (mixotrophs, heterotrophs, and autotrophs) in the oligotrophic eastern Mediterranean: standing stocks, bacterivory and relationships with bacterial production, *Marine Ecology Progress Series* 181, 297-307.
- Christaki U., A. Giannakourou, F. Van Wambeke, G. Grégori. 2001. Nanoflagellate predation on auto- and heterotrophic picoplankton in the oligotrophic Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 23, 1297-1310.
- Christaki U., F. Van Wambeke, D. Lefevre, A. Lagaria, L. Prieur, M. Pujo-Pay, J-D. Grattepanche, J. Colombet, S. Psarra, JR. Dolan, T. Sime-Ngando, P. Conan, MG. Weinbauer, T. Moutin. 2011. The impact of anticyclonic mesoscale structures on microbial food webs in the Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8, 1839-1852.
- Chust G., JI. Allen, L. Bopp, C. Schrum, J. Holt, K. Tsiaras, M. Zavatarelli, M. Chifflet, H. Cannaby, I. Dadou, U. Daewel, SL. Wakelin, E. Machu, D. Pushpadas, M. Butenschon, Y. Artioli, G. Petihakis, C. Smith, V. Garçon, K. Goubanova, B. Le Vu, Bettina A. Fach8, Baris Salihoglu, E. Clementi, X. Irigoien. 2014. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.12562.
- Church MJ., HW. Ducklow. 2002. Multiyear increases in dissolved organic matter inventories at Station ALOHA in the North Pacific Subtropical Gyre. *Limnology and Oceanography* 47(1), 1-10.
- Coll M., Piroddi C., J. Steenbeek, K. Kaschner, F. Ben Rais Lasram, J. Aguzzi, E. Ballesteros, CN. Bianchi, J. Corbera, T. Dailianis, R. Danovaro, M. Estrada, C. Froglia, BS. Galil, JM. Gasol, R. Gertwagen, J. Gil, F. Guilhaumon, K. Kesner-Reyes, M-S. Kitsos, A. Koukouras, N. Lampadariou, E. Laxamana, CM. López-Fé de la Cuadra, HK. Lotze, D. Martin, D. Mouillot, D. Oro, S. Raicevich, J. Rius-Barile, JI. Saiz-Salinas, C. San Vicente, S. Somot, J. Templado, X. Turon, D. Vafidis, R. Villanueva, E. Voultziadou. 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE* 5(8), e11842.
- Conan P., M. Pujo-Pay, P. Raimbault, M. Leveau. 1998. Variabilité hydrologique et biologique du golfe du Lion. I. Transports en azote et productivité potentielle. *Oceanologica Acta* 21(6), 751-765.
- Conover RJ.,. 1960. The feeding behaviour and respiration of somemarine planktonic crustacea. *Biological Bulletin* 119, 399-415.
- Copin-Montégut C.,. 1993. Alkalinity and carbon budgets in the Mediterranean Sea. *Global Biogeochemical Cycles* 7, 915-925.
- Copin-Montégut C., M. Bégovic, L. Merlivat. 2004. Variability of the partial pressure of CO₂ on diel to annual time scales in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Chemistry* 85, 169-189.

- Costalago D., J. Navarro, I. Alvarez-Calleja, I. Palomera. 2012. Ontogenic and seasonal changes in the feeding habits and trophic levels of two small pelagic fish species. *Marine Ecology Progress Series* 460, 169-181.
- Coste B., J. Gostan, HJ. Minas. 1972. Influences des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. I. Structures hydrologiques et distributions des sels nutritifs. *Marine Biology* 16, 320-348.
- Coste B., HJ. Minas, M-C. Bonin. 1984. Propriétés hydrologiques et chimiques des eaux du bassin Occidental de la Méditerranée, Campagne MEDIPROD 4. *Publ. CNEXO, Ser. Result, Campagnes Mer* N°. 26, 106 p.
- Coste B., P. Le Corre, HJ. Minas. 1988. Re-evaluation of the nutrient exchanges in the Strait of Gibraltar. *Deep-Sea Research* 35(5), 767-775.
- Cotté C., D'Ovidio F., Chaigneau A., Levy M., Taupier-Letage I., Mate B., C. Guinet. 2011. Scale-dependent interactions of Mediterranean whales with marine dynamics. *Limnology and Oceanography* 56(1), 219-232.
- Crombet Y., K. Leblanc, B. Queguiner, T. Moutin, P. Rimmelin, J. Ras, H. Claustre, N. Leblond, L. Oriol, M. Pujo-Pay. 2011. Deep silicon maxima in the stratified oligotrophic Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8, 459-475.
- Cullen JJ., PJS. Franks, DM. Karl, A. Longhurst. 2002. Physical influences on marine ecosystems dynamics. In AR. Robinson, JJ. McCarthy, BJ. Rothschild (Eds). *The Sea*, Vol. 12. pp 297-336. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Cury PM., Y. Shin, B. Planque, J-M. Durant, JM. Fromentin, S. Kramer-Schadt, NC. Stenseth, M. Travers, V. Grimm, 2008. Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 338-346.
- Dagg M., GA. Breed. 2003. Biological effects of Mississippi River nitrogen on the northern Gulf of Mexico—a review and synthesis. *Journal of Marine Systems* 43, 133-152.
- Daly KL., WO. Smith Jr.,. 1993. Physical-biological interactions influencing marine production plankton. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 24, 555-585.
- Darwin C.,. 1875. Voyage d'un naturaliste autour du monde. Fait à bord du navire Le Beagle de 1831 à 1836. Traduit de l'anglais par M. Edmond Barbier. Paris, C. Reinwald et Cie, Libraires-Editeurs. 552pp.
- De Carlo EH., L. Mousseau, O. Passafiume, PS. Drupp, J-P. Gattuso. 2014. Carbonate Chemistry and Air–Sea CO₂ Flux in a NW Mediterranean Bay Over a Four-Year Period: 2007-2011. *Aquatic Geochemistry*. doi: 10.1007/s10498-013-9217-4.
- Deibel D.,. 1998. Feeding and metabolism of appendicularia. *In*: Bone Q, editor, *The Biology of Pelagic Tunicates*, Oxford University Press: Oxford. pp. 139-149.
- Denis L., C. Grenz. 2003. Spatial variability in oxygen and nutrient fluxes at the sediment-water interface on the continental shelf of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* 26(4), 373-390.
- Diaz F.,. 2000. Evolution saisonnière de la production primaire et des processus d'assimilation-régénération de l'azote dans le golfe du Lion. Estimation d'un bilan de carbone. Approche in situ et modélisation. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Marseille, France, 351pp.
- Diaz F., P. Raimbault, P. Conan. 2000. Small-scale study of primary productivity during spring in a Mediterranean coastal area (Gulf of Lions). *Continental Shelf Research* 20(9), 975-996.

- Diaz F., P. Raimbault, B. Boudjellal, N. Garcia, T. Moutin. 2001. Early spring phosphorus limitation of primary productivity in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions). *Marine Ecology Progress Series* 211, 51-62.
- Diaz F., M. Baklouti, V. Faure, C. Pinazo, B. Queguiner. Apports de la connaissance fine des processus biogéochimiques dans la conception des modèles couples physique-Biogéochimie. *Journée modélisation du programme national PROOF*, Paris, 20 juin 2003.
- Diaz F., J-J. Naudin, C. Courties, P. Rimmelin, L. Oriol. 2008. Biogeochemical and ecological functioning of the low-salinity water lenses in the region of the Rhone River freshwater influence, NW Mediterranean Sea. *Continental Shelf Research* 28, 1511-1526.
- D'Ortenzio F., D. Antoine, S. Marullo. 2008. Satellite-driven modelling of the upper ocean mixed layer and air-sea CO₂ flux in the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research I* 55, 405-434.
- D'Ortenzio F., M. Ribera d'Alcalà. 2009. On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: A satellite analysis, *Biogeosciences*, 6, 139-148.
- D'Ovidio F., S. De Monte, S. Alvain, Y. Dandonneau, M. Lévy. 2010. Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *PNAS* 107, 18366-18370
- Doglioli AM., F. Nencioli, AA. Petrenko, J-L. Fuda, G. Rougier, N. Grima. 2013. A software package and hardware tools for in situ experiments in a Lagrangian reference frame. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 30(8), 1940-1950.
- Doney S., JA. Kleypas, JL. Sarmiento, PG. Falkowski. 2002. The US JGOFS Synthesis and Modeling Project -An introduction. *Deep-Sea Research* 49(1-3), 1-20.
- Doney S.,. 2006. Plankton in a warmer world. *Nature* 444, 695-696.
- Doney S., DM. Glover, RG. Najjar. 1996. A new coupled, one-dimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site. *Deep-Sea Research* 43(2-3), 591-624.
- Drobinski P., A. Anav, C. Lebeaupin-Brossier, G. Samson, M. Stéfanon, S. Bastin, M. Baklouti, K. Béranger, J. Beuvier, R. Bourdallé-Badie, L. Coquart, F. D'Andrea, N. Noblet-Ducoudré, F. Diaz, J-C. Dutay, C. Ethe, M-A. Foujols, D. Khvorostiyannov, G. Madec, M. Mancip, S. Masson, L. Menut, J. Palmiéri, J. Polcher, S. Turquety, S. Valcke, N. Viovy. 2012. Modelling the regional coupled earth system (MORCE): application to process and climate studies in vulnerable regions. *Environmental Modelling and Software* 35, 1-18.
- Dubois C., S. Somot, S. Calmanti, A. Carillo, M. Déqué, A. Dell'Aquila, A. Elizalde, S. Gualdi, D. Jacob, B. L'Hévéder, L. Li, P. Oddo, G. Sannino, E. Scoccimarro, F. Sevault. 2012. Future projections of the surface heat and water budgets of the Mediterranean Sea in an ensemble of coupled atmosphere-ocean regional climate models. *Climate Dynamics* 39, 1859-1884.
- Dufau-Julliand C., P. Marsaleix, A. Petrenko, I. Dekeyser. 2004. Three-dimensional modelling of the Gulf of Lion's hydrodynamics (northwest Mediterranean) during January 1999 (MOOGLI 3 Experiment) and later winter 1999: Western Mediterranean Intermediate Water's (WIW's) formation and its cascading over the shelf break. *Journal of Geophysical Research* 109, C11002.
- Eccleston-Parry J., B. Leadbeater. 1995. Regeneration of phosphorus and nitrogen by four species of heterotrophic nanoflagellates feeding on three nutritional states of a single bacterial strain. *Applied and Environmental Microbiology* 61(3), 1033-1038.
- Eisenhauer L., F. Carlotti, M. Baklouti, F. Diaz. 2009. Zooplankton population model coupled to a biogeochemical model of the North Western Mediterranean Sea ecosystem. *Ecological Modelling* 220, 2865-2876.

- Eisenhauer L., 2011. Modélisation de la dynamique zooplanctonique en Méditerranée nord-occidentale. Etude à différentes échelles d'intégrations écologiques : du processus physiologique à l'écosystème. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Marseille, 207pp.
- Engel A., 2002. Direct relationship between CO₂ uptake and transparent exopolymer particles production in natural phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24, 49-53.
- Eppley R., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the Sea. *Fisheries Bulletin* 70, 1063-1085.
- Eppley RW., EH. Renger, WG. Harrison, JJ. Cullen. 1979. Ammonium distribution in southern California coastal waters and its role in the growth of phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 24, 494-509.
- Estournel C., P. Broche, P. Marsaleix, J-L. Devenon, F. Auclair, R. Véhil. 2001. The Rhone river plume in unsteady conditions: numerical and experimental results. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences* 53(1), 25-38.
- Evans GT., JS. Parslow. 1985. A model of annual plankton cycles. *Biological Oceanography* 3, 327-347.
- Eymard L., A. Weill, D. Bourras, C. Guérin, P. Le Borgne, J.-M. Lefèvre. 2003. Use of ship mean data for validating model and satellite flux fields during the FETCH experiment. *Journal of Geophysical Research Oceans* 108(C3), 8060.
- Falkowski PG, Laws EA, Barber RT et al. (2003) Phytoplankton and their role in primary, new, and export production. In: *Ocean Biogeochemistry: The Role of the Ocean Carbon Cycle in Global Change* (ed. Fasham MJR), pp. 99-121. Springer, Berlin.
- Fasham M., KJ. Flynn, P. Pondaven, TR. Anderson, PW. Boyd. 2006. 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 Research* 53, 333-366.
- Fasham M., HW. Ducklow, J. MacKelvie. 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal Marine Research* 48, 591-639.
- Faugeras B., M. Lévy, L. Mémerly, J. Verron, J. Blum, I. Charpentier. 2003. Can biogeochemical fluxes be recovered from nitrate and chlorophyll data? A case study assimilating data in the Northwestern Mediterranean Sea at the JGOFS-DYFAMED station. *Journal of Marine Systems* 40-41, 99-125.
- Fenaux R., Q. Bone, D. Deibel. 1998. Appendicularian distribution and zoogeography. In Q. Bone, Editor, *The Biology of Pelagic Tunicates*, pages 251-264. Oxford University Press: Oxford.
- Feng, Y.Y., Hare, C.E., Leblanc, K., Rose, J.M., Zhang, Y.H., DiTullio, G.R., Lee, P.A., Wilhelm, S.W., Rowe, J.M., Sun, J., Nemcek, N., Gueguen, C., Passow, U., Benner, I., Brown, C., Hutchins, D.A., 2009. Effects of increased pCO₂ and temperature on the North Atlantic spring bloom. I. The phytoplankton community and biogeochemical response. *Marine Ecology Progress Series* 388, 13-25.
- Fennel K., YH. Spitz, RM. Letelier, MR. Abbott, DM. Karl. 2002. A deterministic model for N₂ fixation at stn. ALOHA in the subtropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research* 49, 149-174.
- Fernandez D., A. López-Urrutia, A. Fernandez, JL. Acuña, RP. Harris. 2004. Retention efficiency of 0.2 to 6 mm particles by the appendicularians *Oikopleura dioica* and *Fritillaria borealis*. *Marine Ecology Progress Series* 266, 89-101.

- Fieux M., 1974. Formation d'eau dense sur le plateau continental du Golfe du Lion, in *La Formation des Eaux Océaniques Profondes*, edited by Colloques Internationaux du CNRS, Centre National de la Recherche Scientifique. Verrières-le-Buisson, France.
- Finkel Z., J. Beardall, KJ. Flynn, A. Guigg, TA. Rees, JA. Raven. 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* 32(1), 119-137.
- Fita L., R. Romero, A. Luque, K. Emanuel, C. Ramis. 2007. Analysis of the environments of seven Mediterranean tropical-like storms using an axisymmetric, nonhydrostatic, cloud resolving model. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 7, 41-56.
- Flahaut N., 2006. Couplage des cycles biogéochimiques du carbone et du phosphate dans la couche éclairée des milieux marins oligotrophes: observations et modélisation à la station DyFaMed (Méditerranée nord-occidentale). Rapport de Master Recherche Océanographie, Université Aix-Marseille, 38 pp.
- Flexas, M.M., Durrieu de Madron, X., Garcia, M.A., Canals, M., Arnau, P., 2002. Flow variability in the Gulf of Lions during the MATER HFF experiment (March-May1997). *Journal of Marine Systems* 33-34, 197-214.
- Flynn K., 2005. Castles built on sand: dysfunctionality in plankton models and the inadequacy of dialogue between biologists and modellers. *Journal of Plankton Research* 27(12), 1205-1210.
- Follows MJ., S. Dutkiewicz, S. Grant, SW. Chisholm. 2007. Emergent Biogeography of Microbial Communities in a Model Ocean. *Science* 315, 1843-1846.
- Fontana C., C. Grenz, C. Pinazo, P. Marsaleix, F. Diaz. 2009. Assimilation of SeaWiFS chlorophyll data into a 3D-coupled physical-biogeochemical model applied to a freshwater-influenced coastal zone. *Continental Shelf Research* 29, 1397-1409.
- Fontana C., C. Grenz, C. Pinazo. 2010. Sequential assimilation of a year-long time-series of SeaWiFS chlorophyll data into a 3D biogeochemical model on the French Mediterranean coast. *Continental Shelf Research* 30(16), 1761-1771.
- Fontana C., P. Brasseur, J-M. Brankart. 2013. Toward a multivariate reanalysis of the North Atlantic Ocean biogeochemistry during 1998-2006 based on the assimilation of SeaWiFS chlorophyll data. *Ocean Science* 9, 37-56.
- Franklin B., 1786. A letter from Dr. Benjamin Franklin to Mr. Alphonsus le Roy . . . containing sundry maritime observations. *Transactions of the American Philosophical Society* 2, 294-329.
- Franks P., C. Chen. 1996. Plankton production in tidal fronts: a model of Georges Bank in summer. *Journal of Marine Research* 54, 631-651.
- Fuhrman JA., JA. Steele, I. Hewson, MS. Schwalbach, MV. Brown, JL. Green, JH. Brown. 2008. A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. *PNAS* 105(22), 7774-7778.
- Friedrichs M., JA. Dusenberry, LA. Anderson, RA. Armstrong, F. Chai, JR. Christian, SC. Doney, J. Dunne, M. Fujii, R. Hood, DJ. McGillicuddy Jr., JK. Moore, M. Schartau, YH. Spitz, JD. Wiggert. 2007. Assessment of skill and portability in regional marine biogeochemical models: role of multiple planktonic groups. *Journal of Geophysical Research* 112, C08001.
- Frölicher T., F. Joos, G. Plattner, M. Steinacher, S. Doney. 2009. Natural variability and anthropogenic trends in oceanic oxygen in a coupled carbon cycle-climate model ensemble. *Global Biogeochemical Cycles* 23,1-15.
- Fuchs R., C. Pinazo, P. Douillet, M. Fraysse, C. Grenz, A. Mangin, C. Dupouy. 2013. Modelling ocean-lagoon interaction during upwelling processes in the South West of New Caledonia. *Estuarine and Coastal Shelf Sciences* 135, 5-17.

- Garcia-Comas C., L. Stemann, F. Ibanez, L. Berline, MG. Mazzocchi, S. Gasparini, M. Picheral, G. Gorsky. 2011. Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes? *Journal of Marine Systems* 87, 216-226.
- Gascard J-C.,. 1978. Mediterranean deep water formation, baroclinic eddies and ocean eddies. *Oceanologica Acta* 1(3), 315-330.
- Gaudy R., F. Youssara, F. Diaz, P. Raimbault. 2003. Biomass, metabolism and nutrition of zooplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* 26(4), 357-372.
- Genin A.,. 2004. Biophysical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *Journal of Marine Systems* 50, 3-20.
- Genin A., JS. Jaffe, R. Reef, C. Richter, PJS. Franks. 2005. Swimming against the flow: a mechanism of zooplankton aggregation. *Science* 308, 860-862.
- Gilbes F., C. Tomas, JJ. Walsh, FE. Müller-Karger. 1996. An episodic chlorophyll plume on the West Florida Shelf. *Continental Shelf Research* 16(9), 1201-1224.
- Gilbes F., FE. Müller-Karger, CE. Del Castillo. 2002. New evidences for the West Florida shelf plume. *Continental Shelf Research* 22, 2479-2496.
- Girondot M.,. 2010. Estimating density of animals during migratory waves: application to marine turtles at nesting site. *Endangered Species Research* 12, 85-105.
- Gorsky G., R. Fenaux. 1998. The role of appendicularia in marine food webs. In: Bone Q, editor, *The Biology of Pelagic Tunicates*, Oxford University Press: Oxford. pp. 161-169.
- Gorsky G., I. Palazzoli. 1989. Aspect de la biologie de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* Fol. 1872 (Chordata: Tunicata). *Oceanis* 15, 39-49.
- Granata TC., TD. Dickey. 1991 . The fluid mechanics of copepod feeding in a turbulent flow: a theoretical approach. *Progress in Oceanography* 26, 243-61.
- Grémare A., L. Medernach, F. DeBovee, J-M. Amouroux, F. Charles, A. Dinet, G. Vétion, P. Albert, J-C. Colomines. 2003. Relationship between sedimentary organic matter and benthic fauna within the gulf of Lion : synthesis on the identification of new biochemical descriptors of sedimentary organic nutritional value. *Oceanologica Acta* 26(4), 391-406.
- Guerzoni S., R. Chester, F. Dulac, B. Herut, M-D. Loÿe-Pilot, C. Measures, C. Migon, E. Molinaroli, C. Moulin, P. Rossini, C. Saydam, A. Soudine, P. Ziveri. 1999. The role of atmospheric deposition in the biogeochemistry of the Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography* 44, 147-190.
- Guyennon A., F. Diaz, M. Baklouti, J-C. Dutay, T. Moutin. 2013. Quantifying carbon export using a 3D/Biogeochemical model in the Mediterranean Sea. 40th CIESM Congress, 28 oct-1 nov. 2013, Marseille.
- Halsband-Lenk C., S. Nival, F. Carlotti, H-J. Hirche. 2001. Seasonal cycles of egg production of two planktonic copepods, *Centropages typicus* and *Temora stylifera*, in the North-western Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 23, 597-609.
- Hamad N., C. Millot, I. Taupier-Letage. 2005. A new hypothesis about the surface circulation in the eastern basin of the Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography* 66, 287-298.
- Hardy AC., ER. Gunther. 1935. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927. *Discovery Reports II*, 1-456.
- Herrmann M.,. 2007. Impact des variations climatiques interannuelles à pluri-décennales sur la circulation marine et les écosystèmes pélagiques en Méditerranée nord-occidentale. Thèse de Doctorat. Université Paul Sabatier, Toulouse, 310pp.
- Herrmann M., F. Diaz, C. Estournel, P. Marsaleix, C. Ulses. 2013. Impact of atmospheric and oceanic interannual variability on the Northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic

- ecosystem and associated carbon cycle. *Journal of Geophysical Research* 118, 1-22.
- Herrmann M., C. Estournel, F. Adloff, F. Diaz. En révision. Impact of climate change on the North-western Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle. *Journal of Geophysical Research*.
- Herrmann M., S. Somot. 2008. Relevance of ERA40 dynamical downscaling for modeling deep convection in the Mediterranean Sea, *Geophysical Research Letters* 35, L04607.
- Herrmann M., C. Estournel, M. Déqué, P. Marsaleix, F. Sevault, S. Somot. 2008. Dense water formation in the Gulf of Lions shelf: impact of atmospheric interannual variability and climate change. *Continental Shelf Research* 28 (15), 2092-2112.
- Herrmann M., J. Bouffard, K. Béranger. 2009. Monitoring open ocean deep convection from space. *Geophysical Research Letters* 36, L03606.
- Herrmann, M., F. Sevault, J. Beuvier, and S. Somot. 2010. What induced the exceptional 2005 convection event in the northwestern Mediterranean basin? Answers from a modeling study, *Journal of Geophysical Research* 115, C08029.
- Hirst AG., T. Kiorboe. 2002. Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. *Marine Ecology Progress Series* 230, 195-209.
- Hirst AG., AJ. Bunker. 2003. Growth of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature, and body weight. *Limnology and Oceanography* 48, 1988-2010.
- Hochard S., C. Pinazo, E. Rochell-Newall, O. Pringault. 2012. Benthic pelagic coupling in a shallow oligotrophic ecosystem: Importance of microphytobenthos and physical forcing. *Ecological Modelling* 247, 307-318.
- Holligan PM., H. de Boois (Eds). 1993. Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone (LOICZ) Science Plan. IGBP Report No. 25, 50 p.
- Hood EM., L. Merlivat. 2001. Annual to interannual variations of $f\text{CO}_2$ in the northwestern Mediterranean Sea: results from hourly measurements made by CARIOCA buoys, 1995–1997. *Journal of Marine Research* 59, 113-131.
- Hu ZY., A. Petrenko, AM. Doglioli, I. Dekeyser. 2011a. Study of a mesoscale anticyclonic eddy in the western part of the Gulf of Lion. *Journal of Marine Systems* 88(1), 3-11.
- Hu ZY., AA. Petrenko, AM. Doglioli, I. Dekeyser. 2011b. Numerical study of eddy generation in the western part of the Gulf of Lions. *Journal of Geophysical Research* C12, C12030.
- Hu ZY., AM. Doglioli, AA. Petrenko, P. Marsaleix, I. Dekeyser. 2009. Numerical simulations of eddies in the Gulf of Lions. *Ocean Modelling* 28, 203-208.
- Huertas I. E., AF. Ríos, J. García-Lafuente, G. Navarro, A. Makaoui, A. Sánchez-Román, S. Rodríguez-Galvez, A. Orbi, J. Ruiz, FF. Pérez. 2012. Atlantic forcing of the Mediterranean oligotrophy, *Global Biogeochemical Cycles*, 26, GB2022.
- IPCC. 2007. 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., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, KB. Averyt, M. Tignor, HL. Miller (Eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IPCC. 2013. Climate Change 2013. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [Stocker TF., D. Qin, G-K. Plattner, M. Tignor, SK. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, PM. Midgley (Eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA

- JGOFS Science Plan. 1990. International JGOFS Report No. 5, JGOFS Planning Office, Bergen Norway (http://ijgofs.whoi.edu/Publications/Report_Series/JGOFS_5.pdf), 67pp.
- Joos F., GK. Plattner, T. Stocker, O. Marchal, A. Schmittner. 1999. Global warming and marine carbon cycle feedbacks on future atmospheric CO₂. *Science* 284, 464-467.
- Karl D., KM. Björkman, JE. Dore, L. Fujieki, DV. Hebel, T. Houlihan, RM. Letelier, LM. Tupas. 2001. Ecological nitrogen-to-phosphorus stoichiometry at station ALOHA. *Deep-Sea Research II* 48, 1529-1566.
- Karl DM., N. Bates, S. Emerson S., PJ. Harrison, C. Jeandel, KK. Liu, J-C. Marty, AF. Michaels, JC. Miquel, S. Neuer, Y. Nojiri, CS. Wong. 2003. Temporal studies of biogeochemical processes determined from ocean time-series observations during the JGOFS era. In: *Ocean Biogeochemistry: The role of the ocean carbon cycle in global change*, ed: MJR. Fasham, International Geosphere-Biosphere Programme Book Series, Springer-Verlag, 239-267.
- Kerhervé P., M. Minagawa, S. Heussner, A. Monaco. 2001. Stable isotopes (¹³C/¹²C and ¹⁵N/¹⁴N) in settling organic matter of the northwestern Mediterranean Sea: biogeochemical implications. *Oceanologica Acta* 24(supp), S77-S85.
- Kersalé M.,. 2013. Dynamique de processus océaniques de méso- et de subméso-échelle à partir de simulations numériques et de données *in situ*. Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille, Marseille, 178 pp.
- Kersalé M., A. Petrenko, AM. Doglioli, I. Dekeyser, F. Nencioli. 2013. Physical characteristics and dynamics of the coastal Latex09 Eddy derived from in situ data and numerical modelling. *Journal of Geophysical Research* 118, 1-11.
- Kirchman DL., Soto, Y., F. Van Wambeke, M. Bianchi. 1989. Bacterial production in the Rhone River plume: effect of mixing on relationships among microbial assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 53, 267-275.
- Krasakopoulou E., Ch. Anagnostou, E. Souvermezoglou, E. Papathanassiou, S. Rapsomanikis. 2007. Distribution of dissolved inorganic carbon and related parameters in the Thermaikos Gulf (Eastern Mediterranean). *Mediterranean Marine Science* 7(1), 63–78.
- Krasakopoulou E., S. Rapsomanikis, A. Papadopoulos, E. Papathanassiou. 2009. Partial pressure and air–sea CO₂ flux in the Aegean Sea during February 2006. *Continental Shelf Research* 29, 1477-1488.
- Krom MD., N. Kress, S. Brenner, LI. Gordon. 1991. Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* 36, 424-432.
- Krom MD., B. Herut, RFC. Mantoura. 2004. Nutrient budget for the Eastern Mediterranean: implications for P limitation. *Limnology and Oceanography* 49, 1582-1592.
- Krom MD., K.-C. Emeis, P. Van Campellen. 2010. Why is the Eastern Mediterranean phosphorus limited? *Progress in Oceanography* 85, 236-244.
- Lacroix G., P. Nival. 1998. Influence of meteorological variability on primary production dynamics in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) with a 1D hydrodynamic/ biological model. *Journal of Marine Systems* 16, 23-50.
- Lacroix G., ML. Grégoire. 2002. Revisited ecosystem model (MODECOGeL) of the Ligurian Sea: seasonal and inter-annual variability due to atmospheric forcing. *Journal of Marine Systems* 37, 229-258.
- Landry MR.,. 1977. A review of important concepts in the trophic organization of pelagic ecosystems. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 30, 8-17.
- LaRoche J., E. Breitbarth. 2005. Importance of the diazotrophs as a source of new nitrogen in the ocean. *Journal of Sea Research* 53, 67-91.

- Lazzari P., C. Solidoro, V. Ibello, S. Salon, A. Teruzzi, K. Béranger, S. Colella, A. Crise. 2012. Seasonal and inter-annual variability of plankton chlorophyll and primary production in the Mediterranean Sea: a modelling approach. *Biogeosciences* 9, 217-233.
- Lazzari P., G. Mattia, C. Solidoro, S. Salon, A. Crise, M. Zavatarelli, P. Oddo, M. Vichi. Sous presse. The impacts of climate change and environmental management policies on the trophic regimes in the Mediterranean Sea: Scenario analyses. *Journal of Marine Systems*, doi: 10.1016/j.jmarsys.2013.06.005
- Leblanc K., B. Queguiner, N. Garcia, P. Rimmelin, P. Raimbault, 2003. Silicon cycle in the NW Mediterranean Sea: seasonal study of a coastal oligotrophic site. *Oceanologica Acta* 4, 339-355.
- Lee K., CL. Sabine, T. Tanhua, TW. Kim, RA. Feely, HC. Kim. 2011. Roles of marginal seas in absorbing and storing fossil fuel CO₂. *Energy and Environmental Science* 4, 1133-1146.
- Lefèvre D., HJ. Minas, M. Minas, C. Robinson, PJL. Williams, EMS. Woodward. 1997. Review of gross community production, primary production, net community production and dark respiration in the Gulf of Lions. *Deep-Sea Research II* 44, 801-832.
- Legendre L., S. Demers. 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41, 2-19.
- Le Moal M., IC. Biegala. 2009. Diazotrophic unicellular cyanobacteria in the northwestern Mediterranean Sea: A seasonal cycle. *Limnology and Oceanography* 54(3), 845-855.
- Le Quéré C., S. Harrison, IC. Prentice, ET. Buitenhuis, O. Aumont, L. Bopp, H. Claustre, L. Cotrim Da Cunha, R. Geider, X. Giraud, C. Klass, KE. Kohfeld, L. Legendre, M. Manizza, T. Platt, RB. Rivkin, S. Sathyendranath, J. Uitz, AJ. Watson, D. Wolf-Gladrow. 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Changes Biology* 11, 2016-2040.
- Le Quéré C., C. Rodenbeck, ET. Buitenhuis, TJ. Conway, R. Langenfelds, A. Gomez, C. Labuschagne, M. Ramonet, T. Nakazawa, N. Metzl, N. Gillett, M. Heimann. 2007. Saturation of the Southern Ocean CO₂ sink due to recent climate change. *Science* 316, 1735-1738.
- Leredde Y., F. Diaz, C. Mante, P. Marsaleix, C. Estournel. 2001. Data assimilation used to optimise parameters of a coupled hydro-biogeochemical model. 33rd International LIEGE Colloquium on Ocean Hydrodynamics. The use of data assimilation in coupled hydrodynamic, ecological and biogeochemical models of the ocean. Liège, Belgique, 7-11 mai 2001.
- Leredde Y., C. Lauer-Leredde, F. Diaz. 2005. Sur l'assimilation variationnelle de données par un modèle d'écosystème marin de type NPZ. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Geoscience* 337, 1055-1064.
- Lévy M., L. Mémerly, JM André. 1998. Simulation of primary production and export fluxes in the Northwestern Mediterranean Sea. *Journal of Marine Research* 56(1), 197-238.
- Lévy M. 2008. The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. *Lecture notes in Physics* 744, 219-261.
- Leveau M., F. Lochet, M. Goutx, F. Blanc. 1990. Effects of a plume front on the distribution of inorganic and organic matter off the Rhone River. *Hydrobiologia* 207, 87-93.
- Lombard F., A. Sciandra, G. Gorsky. 2009. Appendicularian ecophysiology. ii. modeling nutrition, metabolism, growth and reproduction of the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Journal of Marine Systems* 78, 617-629.
- Longhurst AR.,. 2006. Ecological Geography of the Sea. 2nd Edition. San Diego CA. Academic Press, 530p.

- Lopez-Urrutia A., X. Irigoien, JL. Acuña, RP. Harris. 2003. Food limitation and growth in temperate epipelagic appendicularians (tunicata). *Marine Ecology Progress Series* 252, 143-157.
- Lopez-Urrutia A., JL. Acuña. 1999. Gut throughput dynamics in the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Marine Ecology Progress Series* 191, 195-205.
- Louanchi F., M. Boudjakdji, L. Nacef. 2009. Decadal changes in surface carbon dioxide and related variables in the Mediterranean Sea as inferred from a coupled data diagnostic model approach. *ICES Journal of Marine Sciences* 66, 1538-1546.
- Lucea A., M. Duarte, S. Agusti, M. Sondergaard. 2003. Nutrient (N, P and Si) partitioning in the NW Mediterranean. *Journal of Sea Research* 49, 157-170.
- Ludwig W., E. Dumont, M. Meybeck, S. Heussner. 2009. River discharges of water and nutrients to the Mediterranean and Black Sea: major drivers for ecosystem changes during past and future decades? *Progress in Oceanography* 80, 199-217.
- Mackas DL., KL. Denman, MR. Abbott. 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bulletin of Marine Sciences* 37(2), 652-674.
- Makino W., J. Cotner, R. Sterner R. 2003. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C:N:P stoichiometry. *Functional Ecology* 17, 121-130.
- Martin AP.,. 2003. Phytoplankton patchiness: the role of lateral stirring and mixing. *Progress in Oceanography* 57, 125-174.
- Martin AP., KJ. Richards. 2001. Mechanisms for vertical nutrient transport within a North Atlantic mesoscale eddy. *Deep-Sea Research Part* 48, 757-773.
- Martin J., X. Durrieu de Madron, P. Puig, F. Bourrin, A. Palanques, L. Houpert, M. Higuera, A. Sanchez-Vidal, AM. Calafat, M. Canals, S. Heussner, N. Delsaut, C. Sotin. 2013. Sediment transport along the Cap de Creus Canyon flank during a mild, wet winter. *Biogeosciences* 10, 3221-3239.
- Martiny AC., CTA. Pham, FW. Primeau, JA. Vrugt, JK. Moore, SA. Levin, MW. Lomas. 2013. Strong latitudinal patterns in the elemental ratios of marine plankton and organic matter. *Nature Geoscience* 6, 279-283.
- Marty JC., J. Chiavérini. 2002. Seasonal and interannual variations in phytoplankton production at DYFAMED time-series station, North-western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research II* 49(11), 2017-2030.
- Marty JC., J. Chiavérini. 2010. Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995–2007 and biogeochemical consequences. *Biogeosciences* 7, 2117-2128.
- Marty JC., E. Nicolas, J.C. Miquel, S. Fowler. 1994. Particulate fluxes of selected compounds and trace metals in the Northwestern Mediterranean Sea. Fecal Pellet contribution. *Marine Chemistry* 46(4), 387-405.
- Mauriac R., T. Moutin, M. Baklouti. 2011. Accumulation of DOC in Low Phosphate Low Chlorophyll (LPLC) area: is it related to higher production under high N:P ratio? *Biogeosciences* 8, 933-950.
- McGill DA., 1965. The relative supplies of phosphate, nitrate and silicate in the Mediterranean Sea. *Rapport des Procès-Verbaux des Réunions de la CIESM XVIII*, 737-744.
- McGillicuddy DJ., R. Johnson, DA. Siegel, AF. Michaels, NR. Bates, AH. Knap. 1999. Mesoscale variations of biogeochemical properties in the Sargasso Sea. *Journal of Geophysical Research*, 104(C6), 13381-13394.
- McGowan JA.,. 2004. Sverdrup's biology. *Oceanography* 17(2), 106-112.

- McManus MA., CB. Woodson, 2012. Plankton distribution and ocean dispersal. *Journal of Experimental Biology* 215, 1008-1016.
- MEDOC-Group. 1970. Observations of formation of deep-water in the Mediterranean Sea, *Nature* 227, 1037-1040.
- Ménard F., S. Dallot, G. Thomas, J. Braconnot. 1994. Temporal fluctuations of two mediterranean salp populations from 1967 to 1990, Analysis of the influence of environmental variables using a Markov chain model. *Marine Ecology Progress Series*, 104, 139-152.
- MERMEX-Group: Durrieu de Madron X., Guieu C., Sempéré R., Conan P., Cossa D., D'Ortenzio F., Estournel C., Gazeau F., Rabouille C., Stemmann L., Bonnet S., Diaz F., Koubbi P., Radakovitch O., Babin M., Baklouti M., Bançon-Montigny C., Belviso S., Bensoussan N., Bonsang B., Bouloubassi I., Brunet C., Cadiou J-F., Carlotti F., Chami M., Charmasson S., Charrière B., Dachs J., Doxaran D., Dutay J-C., Elbaz-Poulichet F., Eleaume M., F. Eyrolles, Fernandez C., Fowler S., Francour P., Gaertner J.-C., Galzin R., Gasparini S., Ghiglione J.-F., Gonzalez J.-L., Goyet C., Guidi L., Guizien K., Heimbürger L.-E., Jacquet SHM., Jeffrey W.H., Joux F., Le Hir P., Leblanc K., Lefèvre D., Lemée R., Loyer-Pilot M-D., Mallet M., Mejanelle L., Melin F., Mellon C., Merigot B., Merle P.-L., Migon C., Miller WL., Mortier L., Mostajir B., Mousseau L., Moutin T., Para J., Pérez T., Petrenko A., Poggiale J-C., Prieur L., Pujo-Pay M., Pulido-Villena E., Raimbault P., Rees AP., Ridame C., Rontani J-F., Ruiz Pino D., Sicre M-A., Taillandier V., Tamburini C., Tanaka T., Taupier-Letage I., Tedetti M., Testor P., Thébault H., B. Thouvenin, Touratier F., Tronczynski J., Ulses C., Van Wambeke F., Vantrepotte V., Vaz S., Verney R.,. 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography* 91, 97-166.
- Micheli F., A. Saenz, A. Greenley, L. Vazquez, A. Espinoza, M. Rossetto, G. De Leo. 2012. Evidence that marine reserves enhance resilience to climatic impacts. *PLoS ONE* 7(7), e40832.
- Millot C.,. 1979. Wind induced upwellings in the Gulf of Lions. *Oceanologica Acta* 2, 261-274.
- Millot C., 1982. Analysis of upwelling in the Gulf of Lions. In: Nihoul, J.C.J., (Ed.), *Hydrodynamics of Semi-Enclosed Seas: Proceedings of the 13th International Liège Colloquium on Ocean Hydrodynamics*. Elsevier Oceanogr. Ser., vol. 34. Elsevier Sc. Pub, Amsterdam, The Netherlands, pp. 143-153.
- Millot C.,.1987. Circulation in the Western Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta* 10(2), 143-150.
- Millot C.,. 1990. The Gulf of Lion's hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 10, 885-894.
- Millot C.,.1999. Circulation in the western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems* 20, 423-442.
- Millot C., I. Taupier-Letage. 2005. Circulation in the Mediterranean Sea. *Handbook of Environmental Chemistry* 5, Part K, 29-66, doi : 10.1007/b107143.
- Minas HJ.,. 1968. Recherches sur la production organique primaire dans le bassin méditerranéen nord-occidental. Rapports avec les phénomènes hydrologiques. Thèse de, de Doctorat, Université Aix-Marseille, Marseille. 290pp.
- Minas M., HJ. Minas. 1989. Primary production in the Gulf of Lions with considerations to the Rhone River input. *Water Pollution Research Reports* 13, 112-125.
- Miquel JC., S.W. Fowler, J. La Rosa, P. Buat-Ménard. 1994. Dynamics of the downward flux of particles and carbon in the open North-western Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research* 41(2), 243-261.

- Mitra A., 2009. Are closure terms appropriate or necessary descriptors of zooplankton loss in nutrient-phytoplankton-zooplankton type models? *Ecological Modelling* 220, 611-620.
- Moliner J., F. Ibanez, S. Souissi, M. Chifflet, P. Nival. 2005. Phenological changes in the Northwestern Mediterranean copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* linked to climate forcing. *Oecologia* 145, 640-649.
- Moliner J.C., F. Ibanez, S. Souissi, E. Buecher, S. Dallot, P. Nival. 2008. Climate control on the long-term anomalous changes of zooplankton communities in the Northwestern Mediterranean. *Global Change Biology* 14, 11-26.
- Moloney CL., J.G. Field. 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *Journal of Plankton Research* 13, 1003–1038.
- Morel A., A. Bricaud, J-M. André, J. Pelaez-Hudlet. 1990. Spatial/temporal evolution of the Rhone plume as seen by CZCS imagery. Consequences upon the primary production in the Gulf of Lions. *Water Pollution Research Reports* 20, 45-62.
- Moutin T., P. Raimbault. 2002. Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (Minos cruise). *Journal of Marine Systems* 33-34, 273-288.
- Moutin T., T.F. Thingstad, F. Van Wambeke, D. Marie, G. Slawyk, P. Raimbault, H. Claustre. 2002. Does competition for nanomolar phosphate supply explain the predominance of the cyanobacterium *Synechococcus*? *Limnology and Oceanography* 47(5), 1562-1567.
- Murray J., J. Hjort. 1912. *The Depths of the Ocean*. McMillan, London, 821 pp.
- Naudin J-J., G. Cauwet, C. Fajon, L. Oriol, S. Terzic, J-L. Devenon, P. Broche. 2001. Effect of mixing on microbial communities in the Rhone River plume. *Journal of Marine Systems* 28, 203-227.
- Nencioli F., F. d'Ovidio, AM. Doglioli, AA. Petrenko. 2013. In-situ estimate of submesoscale horizontal eddy diffusivity across an ocean front. *Journal of Geophysical Research* 118(12), 7066-7080.
- Nencioli F., F. D'Ovidio, AM. Doglioli, AA. Petrenko. 2011. Surface coastal circulation patterns by *in situ* detection of Lagrangian Coherent Structures. *Geophysical Research Letters* 38, L17604.
- Nishida H., 2008. Development of the appendicularian *Oikopleura dioica*: Culture, genome, and cell lineages. *Development, Growth and Differentiation* 50, S239-S256.
- Niewiadomska K., H. Claustre, L. Prieur, F. D'Ortenzio. 2008. Submesoscale physical–biogeochemical coupling across the Ligurian current (northwestern Mediterranean) using a bio-optical glider. *Limnology and Oceanography* 53(5), 2210-2225.
- Nowaczyk A., F. Carlotti, D. Thibaut-Botha, M. Pagano. 2011. Distribution of epipelagic metazooplankton across the Mediterranean Sea during the summer BOUM cruise. *Biogeosciences* 8, 2159-2177.
- Nykjaer L., 2009. Mediterranean Sea surface warming 1985-2006. *Climate Research* 39, 11-17.
- Okubo, A., 1978: Advection-diffusion in the presence of surface convergence. In: *Coastal Processes*, MJ. Bowman, WE. Esaias, eds., Springer-Verlag, New York, 23-28.
- Paffenhöfer G-A., BF. Sherr, EB. Sherr. 2007. From small scales to the big picture: persistence mechanisms of planktonic grazers in the oligotrophic ocean. *Marine Ecology* 28, 243-253.
- Palanques A., P. Puig, X. Durrieu de Madron, A. Sanchez-Vidal, C. Pasqual, J. Martín, A. Calafat, S. Heussner, M. Canals. 2012. Sediment transport to the deep canyons and open-

- slope of the western Gulf of Lions during the 2006 intense cascading and open-sea convection period. *Progress in Oceanography* 106, 1-15.
- Palomera I., MP. Olivar, J. Salat, A. Sabatès, M. Coll, A. Garcia, B. Morales-Nin. 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Progress in Oceanography* 74, 377-396.
- Paulmier A., D. Ruiz-Pino. 2008. Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean, *Progress in Oceanography* 80(3-4), 113-128.
- Pantoja S., DJ. Repeta, JP. Sachs, DM. Sigman. 2002. Stable isotope constraints on the nitrogen cycle of the Mediterranean Sea water column. *Deep Sea Research I* 49, 1609-1621.
- Para J., PG. Coble, B. Charrière, M. Tedetti, C. Fontana, R. Sempéré. 2010. 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(4), 4083-4103.
- Petrenko A.,. 2003. Circulation features in the Gulf of Lions, NW Mediterranean Sea; importance of inertial currents. *Oceanologica Acta* 26, 323-338.
- Petrenko A., Y. Leredde, P. Marsaleix. 2005. Circulation in a stratified and wind forced Gulf of Lions, NW Mediterranean Sea: in-situ and modeling data. *Continental Shelf Research* 25, 5-27.
- Plounevez S., G. Champalbert. 2000. Diet, feeding behavior and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanologica Acta* 23, 175-192.
- Polovina JJ., E. Howell, DR. Kobayashi, MP. Seki. 2001. The transition zone chlorophyll front a dynamic global feature defining migration and forage habitat for marine resources. *Progress in Oceanography* 79, 469-483.
- Pommier T., B. Canbäck, L. Riemann, KH. Boström, K. Simu, P. Lundberg, A. Tunlid, A. Hagström. 2007. Global patterns of diversity and community structure in marine bacterioplankton. *Molecular Ecology* 16, 867-880.
- Prentice IC., C. Le Quéré, ET. Buitenhuis, JI. House, C. Klass, W. Knorr. 2004. Biosphere dynamics: questions for Earth system modelling. In: The State of the Planet: Frontiers and Challenges. *Geophysical Monograph Series*, 150 (Eds: Hawkesworth C, Sparks R), AGU.
- Pujo-Pay M., P. Conan, F. Joux, L. Oriol, J-J. Naudin, G. Cauwet. 2006. Impact of phytoplankton and bacterial production on nutrient and DOM uptake in the Rhône River plume (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 315, 43-54.
- Pujo-Pay M., P. Conan, L. Oriol, V. Cornet-Barthaux, C. Falco, J.-F. Ghiglione, C. Goyet, T. Moutin, L. Prieur. 2011. Integrated survey of elemental stoichiometry (C,N,P) from the western to eastern Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8, 883-899.
- Qiu ZF., AM. Doglioli, ZY. Hu, P. Marsaleix, F. Carlotti. 2010. The influence of hydrodynamic processes on zooplankton transport and distributions in the North Western Mediterranean: Estimates from a lagrangian model. *Ecological Modelling* 221, 2816-2827.
- Qiu ZF., AM. Doglioli, YJ. He, F. Carlotti. 2011. Lagrangian model of Zooplankton dispersion: numerical schemes comparisons and parameter sensitivity tests. *Chin. J. Oceanol. Limn.* 29/2, 438-445.
- Raick C., EJM. Delhez, K. Soetaert, M. Grégoire. 2005. Study of the seasonal cycle of the biogeochemical processes in the Ligurian Sea using a 1D interdisciplinary model. *Journal of Marine Systems* 55, 177-203.
- Raimbault P., B. Coste. 1990. Very high values of nitrate:phosphate ratio (>30) in the subsurface layers of the Western Mediterranean Sea. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 32, C-18.

- Raimbault P., X. Durrieu de Madron. 2003. Research activities in the Gulf of Lion (NW Mediterranean) within the 1997-2001 PNEC project. *Oceanologica Acta* 26, 291-298.
- Raybaud V., P. Nival, L. Prieur. 2011. Short time-scale analysis of the NW Mediterranean ecosystem during summer-autumn transition: A 1D modelling approach. *Journal of Marine Systems* 84, 1-17.
- Redfield AC.,. 1934. On the proportions of organic derivations in seawater and their relation to the composition of plankton. *In*: Daniel RJ. (Ed.). James Johnstone Memorial Volume. University Press of Liverpool, Liverpool, pp. 177-192.
- Reffray G., P. Fraunié, P. Marsaleix. 2004. Secondary flows induced by wind forcing in the Rhone region of freshwater influence. *Ocean Dynamics* 54, 179-196.
- Ressler PH., AE. Jochens. 2003. Hydrographic and acoustic evidence for enhanced plankton stocks in a small cyclone in the North-eastern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 23, 41-61.
- Ribera d'Alcala M., G. Civitarese, F. Conversano, R. Lavezza. 2003. Nutrient ratios and fluxes hint an overlooked process in the Mediterranean Sea. *Journal of Geophysical Research* 108, 8106.
- Rivkin RB., L. Legendre. 2001. Biogenic carbon cycling in the upper ocean: effects of microbial respiration. *Science* 291, 2398-2400.
- Roether W., B. Klein, BB. Manca, A. Theocharis, S. Kioroglou. 2007. Transient Eastern Mediterranean deep waters in response to the massive dense-water output of the Aegean Sea in the 1990s. *Progress in Oceanography* 74, 540-571.
- Rubio A., P. Arnau, M. Espino, M. del Mar Flexas, G. Jordá, J. Salat, J. Puigdefábregas, AS. Arcilla. 2005. A field study of the behaviour of an anticyclonic eddy on the Catalan continental shelf (NW Mediterranean). *Progress In Oceanography* 66(2-4), 142-156.
- Rubio A., V. Taillandier, P. Garreau. 2009. Reconstruction of the Mediterranean northern current variability and associated cross-shelf transport in the Gulf of Lions from satellite-tracked drifters and model outputs. *Journal of Marine Systems* 78, Supp(0), S63-S78.
- Ryan JP., MA. McManus, RM. Kudela, M. LaraArtigas, JG. Bellingham, FP. Chavez, G. Doucette, D. Fole, M. Godin, JBJ. Harvey, R. Marin^{III}, M. Messié, C. Mikulski, T. Pennington, F. Py, K. Rajan, I. Shulman, Z. Wang, Y. Zhang. Sous presse. Boundary influences on HAB phytoplankton ecology in a stratification-enhanced upwelling shadow. *Deep-Sea Research II*, doi :10.1016/j.dsr2.2013.01.017.
- Sabatès A., J. Salat, M. Maso, 2004. Spatial heterogeneity of fish larvae across a meandering current in the northwestern Mediterranean. *Deep-Sea Research* 51, 545-557.
- Saiz E., M. Alcaraz, G-A. Paffenhöfer. 1992. Effects of small-scale turbulence on feeding rate and growth-efficiency of three *Acartia* species (Copepoda: Calanoïda). *Journal of Plankton Research* 14, 1085-1097.
- Salihoglu B., V. Garçon, A. Oschlies, MW. Lomas. 2008. Influence of nutrient utilization and remineralization stoichiometry on phytoplankton species and carbon export: A modeling study at BATS. *Deep-Sea Research I* 55, 73-107.
- Sammarì S., C. Millot, L. Prieur. 1995. Aspects of the seasonal and mesoscale variabilities of the Northern Current in the western Mediterranean Sea inferred from PROLOG-2 and PROS-6 experiments. *Deep-Sea Research I* 42(6), 893-917.
- Sarthou G., KR. Timmermans, S. Blain, P. Tréguer. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research* 53, 25-42.
- Sarmiento JL., T. Herbert, JR. Toggweiler. 1988. Mediterranean nutrient balance and episodes of anoxia. *Global Biogeochemical Cycles* 2, 427-444.

- Sarmiento JL., RD. Slater, MJR. Fasham, HW. Ducklow, JR. Toggweiler, GT. Evans. 1993. A seasonal 3-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the North-Atlantic euphotic zone. *Global Biogeochemical Cycles* 7, 417-450.
- Sato R.,. 2001. House production by *Oikopleura dioica* (tunicata, appendicularia) under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research* 23, 415-423.
- Schaeffer A., A. Molcard, P. Forget, P. Fraunié, P. Garreau. 2011. Generation mechanisms for mesoscale eddies in the gulf of lions: radar observation and modeling. *Ocean Dynamics* 61, 1587-1609.
- Shearman RK., JA. Barth, JS. Allen, RL. Haney. 2000. Diagnosis of the three-dimensional circulation in mesoscale features with large Rossby number. *Journal of Physical Oceanography* 30, 2687-2709.
- Schlüter MH., A. Merico, M. Reginatto M. Boersma, KH. Wiltshire, W. Greve. 2010. Phenological shifts of three interacting zooplankton groups in relation to climate change. *Global Change Biology* 16, 3144-3153.
- Schmittner A., A. Oschlies, H. Matthews, E. Galbraith. 2008. Future changes in climate, ocean circulation, ecosystems, and biogeochemical cycling simulated for a business-as-usual CO₂ emission scenario until year 4000 AD. *Global Geochemical Cycles* 22, GB1013, doi : 10.1029/2007GB002953.
- Schneider A., DWR. Wallace, A. Kortzinger. 2007. Alkalinity of the Mediterranean Sea. *Geophysical Research Letters* 34, L15608.1-L15608.5.
- Schneider A., T. Tanhua, A. Körtzinger, DWR. Wallace. 2010. High anthropogenic carbon content in the eastern Mediterranean. *Journal of Geophysical Research* 115, C12050.
- Schoemann V, S. Becquevort, J. Stefels, V. Rousseau, C. Lancelot. 2005. Phaeocystis blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review. *Journal of Sea Research* 53(1-2), 43-66.
- Schroeder K., C. Millot, L. Bengara, S. Ben Ismail, M. Bensi, M. Borghini, G. Budillon, V. Cardin, L. Coppola, C. Curtil, A. Drago, B. El Moumni, J. Font, J-L. Fuda, J. García-Lafuente, GP. Gasparini, H. Kontoyiannis, D. Lefevre, P. Puig, P. Raimbault, G. Rougier, J. Salat, C. Sammari, J. C. Sánchez Garrido, A. Sanchez-Roman, S. Sparnocchia, C. Tamburini, I. Taupier-Letage, A. Theocharis, M. Vargas-Yáñez, and A. Vetrano. 2013. Long-term monitoring programme of the hydrological variability in the Mediterranean Sea: a first overview of the HYDROCHANGES network. *Ocean Science* 9, 301-324.
- Sempéré R., B. Charrière, F. Van Wambeke, G. Cauwet. 2000. Carbon inputs of the Rhône River to the Mediterranean Sea: Biogeochemical implications. *Global Biogeochemical Cycles* 14(2), 669-681.
- Shin Y., P. Cury. 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 414-431.
- Siokou-Frangou I., U. Christaki, MG. Mazzocchi, M. Montresor, M. Ribera d'Alcala, D. Vaqué, A. Zingone. 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543-1586.
- Smith S., Y. Yamanaka, MJ. Kishi. 2005. Attempting consistent simulations of Stn. ALOHA with a multi-element ecosystem model. *Journal of Oceanography* 61, 1-23.
- Somot S., F. Sevault, M. Déqué. 2006. Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea for the 21st century using a high resolution ocean circulation model, *Climate Dynamics* 27, 1-29.
- Smith SV, JT Hollibaugh. 1993. Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics* 31, 75-89.

- Steinacher M., F. Joos, T. Frolicher, L. Bopp, P. Cadule, V. Cocco, S. Doney, M. Gehlen, K. Lindsay, J. Moore, B. Schneider, J. Segschneider. 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* 7, 979-1005
- Sterner R., J. Robinson. 1994. Threshold for growth in *Daphnia magna* with high and low phosphorus diets. *Limnology and Oceanography* 39, 1228-1232.
- Sverdrup H.U.,. 1953: On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal. du Conseil* 18, 287-295.
- Sverdrup H.U., WE. Allen. 1939: Distribution of diatoms in relation to the character of water masses and currents off southern California in 1938. *Journal of Marine Research* 2, 131-144.
- Tanaka T., F. Rassoulzadegan. 2002. Full-depth profiles (0-2000m) of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in the NW Mediterranean Sea: vertical partitioning of microbial trophic structures. *Deep-Sea Research* 49, 2093-2107.
- Tarolli P., M. Borga, E. Morin, G. Delrieu. 2012. Analysis of flash flood regimes in the North-Western and South-Eastern Mediterranean regions. *Natural Hazards and Earth Systems Sciences* 12, 1255-1265.
- Ternon E., C. Guieu, M-D. Loÿe-Pilot, N. Leblond, E. Bosc, B. Gasser, J. Martin, J-C. Miquel. 2010. The impact of Saharan dust on the particulate export in the water column of the North Western Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 7, 809-826.
- Testor P., K. Beranger, L. Mortier. 2005. Modeling the deep eddy field in the southwestern Mediterranean: the life cycle of Sardinian Eddies. *Geophysical Research Letters* 32(13), L13602.
- Testor P., J-C. Gascard. 2006. Post convection spreading phase in the northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I* 53, 869-893.
- Thackeray S.J., I.D. Jones, S.C. Maberly. 2008. Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *Journal of Ecology* 96, 523-535.
- Thingstad T.,. 2005. Simulating the response to phosphate additions in the oligotrophic eastern Mediterranean using an idealized four-member microbial food web model. *Deep-Sea Research* 52(22-23), 3074-3089.
- Thingstad T.F., F. Rassoulzadegan. 1995. Nutrient limitations, microbial food webs, and biological C-pumps - suggested interactions in a P-limited Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 117, 299-306.
- Thingstad T., U.L. Zweifel, F. Rassoulzadegan. 1998. P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwest Mediterranean. *Limnology and Oceanography* 43(1), 88-94.
- Thingstad T., F. Rassoulzadegan. 1999. Conceptual models for the biogeochemical role of the photic zone microbial food web, with particular reference to the Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography* 44, 271-286.
- Thornton DCO.,. 2009. Effect of low pH on carbohydrate production by a marine planktonic diatom (*Chaetoceros muelleri*). *Research Letters in Ecology*. Article ID 105901, 4 pages.
- Touratier F., F. Carlotti, G. Gorsky. 2003. Individual growth model for the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Marine Ecology Progress Series* 248, 141-163.
- Touratier F., C. Goyet. 2009. Decadal evolution of anthropogenic CO₂ in the north-western Mediterranean Sea from the mid-1990s to the mid-2000s. *Deep-Sea Research I* 56, 1708-1716.

- Touratier F., C. Goyet. 2011. Impact of the Eastern Mediterranean Transient on the distribution of anthropogenic CO₂ and first estimate of acidification for the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research I* 58, 1-15.
- Travers M., Y-J. Shin, S. Jennings, P. Cury. 2007. Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Progress in Oceanography* 75, 751-770.
- Travers M., Y-J. Shin, PM. Cury, S. Jennings, E. Machu, JA. Huggett, JG. Field. 2009. Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models to predict ecosystem changes in the Benguela. *Ecological Modelling* 220(21), 3089-3099.
- Tusseau M-H., C Lancelot, JM. Martin, B. Tassin. 1997. 1-D coupled physical-biological model of the northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research II* 44(3-4), 851-880.
- Tusseau-Vuillemin M., L. Mortier, C. Herbaut. 1998. Modeling nitrate fluxes in an open coastal environment (Gulf of Lions): Transport versus biogeochemical processes. *Journal of Geophysical Research* 103(C4), 7693-7708.
- Ulloa O., DE. Canfield, EF. DeLong, RM. Letelier, FJ. Stewart. 2012. Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. *PNAS* 109(40), 15996-16003.
- Van Wambeke F., S. Heussner, F. Diaz, P. Raimbault, P. Conan. 2002. Small-scale variability in the coupling/uncoupling of bacteria, phytoplankton and organic carbon fluxes along the continental margin of the Gulf of Lions, Northwestern Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems* 33-34, 411-429.
- Vandromme P., L. Stemmann, L. Berline, S. Gasparini, L. Mousseau, F. Prejger, O. Passafiume, J-M. Gurarini, G. Gorsky. 2011. Inter-annual fluctuations of zooplankton communities in the Bay of Villefranche-sur-mer from 1995 to 2005 (Northern Ligurian Sea, France). *Biogeosciences* 8, 3143-3158.
- Vaugeois M., F. Diaz, F. Carlotti. 2013. Carbon intake model of *Oikopleura dioïca*. *Plos One* 8(11), e78255.
- Vaugeois M.,. 2006. Rôle du zooplancton filtreur sur la structuration du réseau trophique planctonique et sur le devenir de la production primaire en Méditerranée nord-occidentale. Approche par modélisation couplée physique-biogéochimie. Rapport de Master Recherche Océanographie, Université Aix-Marseille, 39 pp.
- Vargas-Yanez M., MJ. Garcia, J. Salat, MC. Garcia-Martinez, J. Pascual, F. Moya. 2008. Warming trends and decadal variability in the Western Mediterranean shelf. *Global and Planetary Change* 63, 177-184.
- Vargas-Yanez M., F. Moya, E. Tel, MC. Garcia-Martinez, E. Guerber, M. Bourgeon. 2009. Warming and salting in the western Mediterranean during the second half of the 20th century: inconsistencies, unknowns and the effect of data processing. *Scientia Marina* 73, 7-28.
- Veldhuis MJW., KR. Timmermans, P. Croot, B. van der Wagt. 2005. Picophytoplankton; a comparative study of their biochemical composition and photosynthetic properties. *Journal of Sea Research* 53, 7-24.
- Videau C., M. Leveau. 1990. Biomasse et production phytoplanctoniques dans le front du panache rhodanien. Situation printanière. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 311(III), 219-224.
- Vidussi F., H. Claustre, BB. Manca, A. Luchetta, J-C. Marty. 2001. Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter. *Journal of Geophysical Research* 106(C9), 19939-19956.
- Vrede K., M. Heldal, S. Norland, G. Bratbak. 2002. Elemental composition (C,N,P) and cell volume of exponentially growing and nutrient-limited bacterioplankton. *Applied and*

Environmental Microbiology 68 (6), 2965-2971.

Watson AJ., U. Schuster, DCE. Bakker, NR. Bates, A. Corbiere, M. Gonzalez-Davila, T. Friedrich, J. Hauck, C. Heinze, T. Johannessen, A. Kortzinger, N. Metzl, J. Olafsson, A. Olsen, A. Oschlies, XA. Padin, B. Pfeil, JM. Santana-Casiano, T. Steinhoff, M. Telszewski, AF. Rios, DWR. Wallace, R. Wanninkhof. 2009. Tracking the variable North Atlantic sink for atmospheric CO₂. *Science* 326, 1391-1393.

Wiltshire KH., AM. Malzahn, K. Wirtz, W. Greve, S. Janisch, P. Mangelsdorf, BFJ. Manly, M. Boersma. 2008. Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: an analysis of longterm data at Helgoland Roads. *Limnology and Oceanography* 53, 1294-1302.

Winder M., U. Sommer. 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698, 5-16.

Williams RG., MJ. Follows. 2003. Physical transport of nutrients and the maintenance of biological production (p 19-51). In : *Ocean biogeochemistry: a JGOFS Synthesis*. Springer, Berlin.

Williams RG., M. Follows. 2011. *Ocean dynamics and the carbon cycle: principles and mechanisms*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Wolanski E., R. Hamner. 1988. Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science* 241, 177-181.

Woodson CB., MA. McManus. 2007. Foraging behavior can influence dispersal of marine organisms. *Limnology and Oceanography* 562, 2701-2709.

Xing X., A. Morel, H. Claustre, D. Antoine, F. D'Ortenzio, A. Poteau, A. Mignot. 2011. Combined processing and mutual interpretation of radiometry and fluorimetry from autonomous profiling Bio-Argo floats: Chlorophyll a retrieval. *Journal of Geophysical Research* 116, C06020.

Zakardjian B., L. Prieur. 1998. Biological and chemical signs of upward motions in permanent geostrophic fronts of the Western Mediterranean. *Journal of Geophysical Research*, 103(C12) 27, 849-860.

Annexe 1 : Exemple de Travaux dirigés/pratiques sur la plate-forme Eco3M proposés en Master d'Océanographie

MASTER 2 Recherche –OPB 304– Projet encadré – Année 2013-2014

IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR L'ECOSYSTEME PELAGIQUE PLANCTONIQUE : EFFETS DE L'AUGMENTATION DE LA TEMPERATURE ET DE L'ABONDANCE DE CO₂ DANS L'ATMOSPHERE

Au cours de la dernière décennie, le nombre d'expérimentations menées pour étudier l'impact de l'augmentation de la pression partielle de CO₂ (pCO₂) et de la température sur les organismes marins est resté relativement restreint en comparaison du nombre d'études menées sur les écosystèmes terrestres. Seules quelques études ont considéré les effets potentiels de synergie entre acidification et réchauffement sur les organismes marins, et pour l'instant, elles n'ont pas permis de lever les grandes incertitudes qui pèsent sur l'amplitude et même le sens de variation des réponses de ces organismes à ces deux facteurs. Ceci est notamment dû à la difficulté technique de mettre en place des expérimentations où la pCO₂ est contrôlée, et à l'utilisation de techniques différentes pour les différentes études. Cette situation a conduit à des difficultés dans l'interprétation et la comparaison des quelques résultats disponibles.

L'utilisation d'un modèle 1DV couplé physique-biogéochimie (incluant un module des carbonates) et d'expériences numériques peut améliorer notre compréhension de l'influence de la température et la pCO₂ sur les premiers échelons trophiques de l'écosystème marin pélagique ainsi que fournir quelques réponses à des scénarii futures.

1. Dans un premier, il est nécessaire d'activer le calcul du module des carbonates dans le code couplé 1DV que vous avez précédemment utilisé. Pour cela, une série d'adaptations du code existant sont à faire. Lesquelles ?

Identifier les différents programmes et sous-programmes liés au module des carbonates et à la variation des paramètres physiques du milieu. Prise en main des routines Matlab[®] (trace_1D_CO2.m, script_bilan.m) dédiées à l'analyse des résultats du module carbonate.

2. Lancez une simulation en fixant la concentration en CO₂ atmosphérique à 393 ppm (valeur actuelle, cf. tableau) et avec la gamme de variations saisonnières en température utilisée au cours des premiers TD. Cette première simulation représentera la simulation de référence: **SIM1_CO2**. Faire une description détaillée des résultats de cette simulation et en particulier de l'évolution saisonnière des variables du système des carbonates.

Période/année	ΔT (°C)	pCO ₂ (ppm)
<1820 (pré-industrielle)	-0,60	280
2012 (référence)	0,00	393
2100 (scénario IPCC A1)	+5,50	720

3. Tester l'impact de la variation des coefficients de mélange (K_m) sur les distributions du plancton et des composés dissous (organique et inorganique). Prendre comme référence **SIM1_CO2**. Tester une augmentation (**SIM2_CO2**) et une diminution (**SIM3_CO2**) d'un ordre de grandeur par rapport à la valeur de référence de la SIM1_CO2. Comment sont susceptibles d'évoluer ces coefficients de mélange dans l'océan futur ? Comparer les bilans de carbone (puits/sources de carbone) des simulations SIM2_CO2 et SIM3_CO2. Comment évolue l'écosystème (autotrophie vs. hétérotrophie) ?

4. Tester l'impact d'une vitesse de chute (ω) non nulle de la matière organique particulaire sur les distributions de plancton et des composés dissous (organique et inorganique). Prendre comme référence SIM1_CO2. Lancer une simulation (**SIM4_CO2**) avec une vitesse de chute de 20 cm par jour. Existe-t-il une signification biogéochimique et écologique à inclure cette modification dans la simulation de projection future ?

5. Réaliser les simulations de la situation pré-industrielle (**SIM5_CO2**) et du scénario IPCC A1 (**SIM6_CO2**). Dans un premier temps, faire une analyse précise de chacune des simulations. Puis dans un second temps, faire une synthèse des différences entre ces simulations et la simulation de référence (SIM1_CO2). Dans cette analyse comparative, insistez sur l'évolution du système d'équilibre des carbonates dans le futur, quelles sont les conséquences sur la dynamique de l'écosystème pélagique planctonique, quels compartiments planctoniques bénéficient ou au contraire pâtissent de l'évolution du milieu ambiant ? Est-ce que les différentes évolutions données par le modèle sont réalistes au regard des tendances observées actuellement ?

6. Quelle est l'évolution de l'écosystème en termes de bilan de carbone (puits/sources de carbone) ? Moduler les conclusions en prenant en compte les limites liées aux hypothèses du modèle utilisé. Proposer une simulation IPCC A1 plus réaliste du point de vue des conditions physiques (**SIM7_CO2**) et la comparer en termes de bilan de carbone aux résultats de SIM6_CO2.

7. Compte tenu des questions énoncées dans l'introduction, il serait intéressant d'utiliser le modèle pour déconvoluer les effets de la pCO₂ et de la température sur l'évolution de l'écosystème modélisé. Quelles simulations pourrait-on faire pour mener cette étude de déconvolution ? Faire cette étude seulement sur le scénario 2100. Conclure.

Conseils pour mener à bien ce projet de modélisation : bien vérifier avant de lancer une simulation que tous les paramètres ont les valeurs adéquates. Travailler avec méthode (classement des simulations, comparaison des simulations) et faire preuve d'esprit critique quant aux résultats des sorties du modèle. Il est possible bien entendu de créer de nouvelles routines d'analyse sous Matlab® si vous l'estimez nécessaire.

Annexe 2: Curriculum Vitae

Frédéric DIAZ

Nationalité française

Né le 03 janvier 1973 à Lyon

Vie maritale, trois enfants

Courriel : frederic.diaz@univ-amu.fr

Téléphone: 04 91 82 93 37

Fax: 04 91 82 95 40

Site Internet : <http://mio.pytheas.univ-amu.fr/>

Diplômes et titres universitaires

Déc. 2000	Doctorat, Sciences de l'Environnement Marin. Université de la Méditerranée, Marseille, France ; (Dir. Dr. P. Raimbault)
1997	Diplôme Etudes Approfondies, Sciences de l'Environnement Marin, option Biogéochimie. Université de la Méditerranée ; (Dir. Dr. P. Raimbault)
1996	Maîtrise Océanographie, option Biogéochimie, Université de la Méditerranée
1995	Licence Biochimie, options Bio-informatique et Génétique, Université de la Méditerranée
1994	Admis à l'Ecole Nationale Supérieure des Techniques Industrielles du Bois –ENSTIB– (Epinal)
1994–1991	Biologie-Mathématiques Supérieures et Spéciales, Lycée Bellevue, Lyon
1991	Baccalauréat scientifique (D), mention bien.

Expériences professionnelles

2012–	Maître de conférences– <i>Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO), Institut Pythéas,</i> Université Aix–Méditerranée.
2008–2011	Maître de conférences– <i>Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique (LOPB), Centre d'Océanologie de Marseille (COM),</i> Université de la Méditerranée.
2004–2006	Délégation au CNRS, Laboratoire d'Océanographie et de Biogéochimie (LOB), COM.
Sept. 2002	Titularisation Maître de conférences
2001–2007	Maître de conférences – spécialité biogéochimie marine– (37 ^e section CNU), <i>LOB, COM,</i> Université de la Méditerranée.
2000–2001	Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche (37 ^e section CNU) au COM, Université de la Méditerranée.
1997–2000	Allocataire de recherche au COM et Moniteur de bio–statistiques, Faculté des Sciences de Luminy, Université de la Méditerranée.
1996	Stage de recherche (trois mois), laboratoire IRD–Tahiti, « Approche expérimentale de la dynamique bactérienne dans le lagon de Papeete, Tahiti » ; (Dir. Dr. J-P. Torreton)

PUBLICATIONS

Publications de rang A dans revues à comité international de lecture (ACL)

- 2014 Carlotti F., Eisenhauer L., Campbell R., **Diaz F.**,. Sous presse. Modelling spatial and temporal population dynamics of the Copepod *Centropages typicus* in the North western Mediterranean Sea during the year 2001 using a 3D ecosystem model. *Journal of Marine Systems*. doi: 10.1016/j.jmarsys.2013.11.007.
- Auger P-A., Ulses C., Estournel C., Stemmann L., Somot S., **Diaz F.**,. *Sous presse*. Interannual control of plankton ecosystem in a deep convection area as inferred from a 30-year 3D modeling study: winter mixing and prey/predator interactions in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography*. doi: 10.1016/j.pocean.2014.04.004
- 2013 Herrmann M., **Diaz F.**, Estournel C., Marsaleix P., Ulses C.,. (2013). Impact of atmospheric and oceanic interannual variability on the Northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 118,1-22.
- Vaugeois M., **Diaz F.**, Carlotti F.,. (2013). A mechanistic individual-based model of the feeding processes for *Oikopleura dioïca*. *PlosOne* 8, p.e78255.
- Campbell R., **Diaz F.**, Hu Z., Doglioli A., Petrenko A., Dekeyser I.,. (2013). Nutrients and plankton spatial distributions induced by a coastal eddy in the Gulf of Lion. Insights from a numerical model. *Progress in Oceanography* 109, 47-69.
- 2012 Drobinski P., Anav A., Lebeau-pin-Brossier C., Samson G., Stéfanon M., Bastin S., Baklouti M., Béranger K., Beuvier J., Bourdallé-Badie R., Coquart L., D'Andrea F., N. Noblet-Ducoudré, **Diaz F.**, Dutay J-C., Ethe C., Foujols M-A., Khvorostiyannov D., Madec G., Mancip M., Masson S., Menut L., Palmiéri J., Polcher J., Turquety S., Valcke S., Viovy N.,. (2012). Modelling the regional coupled earth system (MORCE): application to process and climate studies in vulnerable regions. *Environmental Modelling and Software* 35, 1-18.
- 2011 The Mermex Group: Durrieu de Madron X., Guieu C., Sempéré R., Conan P., Cossa D., D'Ortenzio F., Estournel C., Gazeau F., Rabouille C., Stemmann L., Bonnet S., **Diaz F.**¹, Koubbi P., Radakovitch O., Babin M., Baklouti M., Bançon-Montigny C., Belviso S., Bensoussan N., Bonsang B., Bouloubassi I., Brunet C., Cadiou J.-F., Carlotti F., Chami M., Charmasson S., Charrière B., Dachs J., Doxaran D., Dutay J.-C., Elbaz-Poulichet F., Eleaume M., Eyrolles F., Fernandez C., Fowler S., Francour P., Gaertner J.-C., Galzin R., Gasparini S., Ghiglione J.-F., Gonzalez J.-L., Goyet C., Guidi L., Guizien K., Heimbürger L.-E., Jacquet S.H.M., Jeffrey W.H., Joux F., Le Hir P., Leblanc K., Lefèvre D., Lemée R., Loye- Pilot M.-D., Mallet M., Mejanelle L., Melin F., Mellon C., Merigot B., Merle P.-L., Migon C., Miller W.L., Mortier L., Mostajir B., Mousseau L., Moutin T., Para J., Pérez T., Petrenko A., Poggiale J.-C., Prieur L., Pujo-Pay M., Pulido-Villena E., Raimbault P., Rees A.P., Ridame C., Rontani J.-F., Ruiz Pino D., Sicre M.-A., Taillandier V., Tamburini C., Tanaka T., Taupier-Letage I., Tedetti M., Testor P., Thébault H., B. Thouvenin, Touratier F., Tronczynski J., Ulses C., Van Wambeke F., Vantrepotte V., Vaz S., Verney R.,. (2011). Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography* 91, 97-166.
- Auger, P-A., **Diaz F.**, Ulses C., Estournel C., Neveux J., Joux F., Pujo-Pay M., Naudin J.J.,. (2011). Functioning of the planktonic ecosystem of the Rhone River plume (NW

¹ Auteur-rédacteur responsable du chapitre « Modelling as a tool for description and prediction of changes ».

- Mediterranean) during spring and its impact on the carbon export: a field data and 3-D modelling combined approach. *Biogeosciences* 8, 3231-3261.
- 2009 Eisenhauer L., Carlotti F., Baklouti M., **Diaz F.**,. (2009). Zooplankton population model coupled to a biogeochemical model of the North Western Mediterranean Sea ecosystem. *Ecological Modelling* 220, 2865-2876.
- Fontana C., Grenz C., Pinazo C., Marsaleix P., **Diaz F.**,. (2009). Assimilation of SeaWiFS chlorophyll data into a 3D coupled physical biogeochemical model applied to a freshwater influenced coastal zone. *Continental Shelf Research* 29, 1397-1409.
- 2008 **Diaz F.**, Naudin J-J., Courties C., Rimmelin P., Oriol L.,. (2008). Biogeochemical and ecological functioning of the low-salinity water lenses in the region of the Rhone River freshwater influence, NW Mediterranean Sea. *Continental Shelf Research* 28, 1511-1526.
- 2007 Cianelli D., **Diaz F.**, Leredde Y., Marsaleix P., Carlotti F.,. (2007). Particle exchange and residence times in the Northwestern Mediterranean. *Nuovo Cimento Della Societa Italiana di Fisica C-Geophysics and Space Physics*, 30(02), 139-148, doi: 10.1393/ncc/i2006-10239-y.
- 2006 Baklouti M., **Diaz F.**, Pinazo C., Faure V., Queguiner B.,. (2006). Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for marine pelagic ecosystems and description of a new model. *Progress in Oceanography* 71, 1-33.
- 2005 Leredde Y., Lauer-Leredde C., **Diaz F.**, (2005). Sur l'assimilation variationnelle de données par un modèle d'écosystème marin de type NPZ. C. R. Acad. Sci. Paris, *Géoscience* 337, 1055-1064.
- 2003 Durrieu de Madron X., Denis L., **Diaz F.**, Garcia N., Guieu C., Grenz C., Löye-Pilot MD., Ludwig W., Moutin T., Raimbault P., Ridame C.,. (2003). Nutrients budgets for the Gulf of Lions during the MOOGLI Cruises. *Oceanologica Acta* 26(4), 421-433.
- Gaudy R., Youssara F., **Diaz F.**, Raimbault P.,. (2003). Biomass, metabolism and nutrition of zooplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* 26(4), 357-372.
- 2002 Van Wambeke F., Heussner S., **Diaz F.**, Raimbault P., Conan P.,. (2002). Small-scale variability in the coupling/uncoupling of bacteria, phytoplankton and organic carbon fluxes along the continental margin of the Gulf of Lion, Northwestern Mediterranean Sea? *Journal of Marine Systems* 33-34, 411-430.
- 2001 **Diaz F.**, Raimbault P., Boudjellal B., Garcia N., Moutin T.,. (2001). Early spring phosphorus limitation of primary productivity in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions). *Marine Ecology Progress Series* 211, 51-62.
- [Pour information, travaux issus de la thèse]:
- 2000 **Diaz F.**, Raimbault P.,. (2000). Nitrogen regeneration and dissolved organic nitrogen release during spring in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions): implications for the estimation of new production. *Marine Ecology Progress Series* 197, 53-66.
- Diaz F.**, Raimbault P., Conan P.,. (2000). Small-scale study of primary productivity during spring in a Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions). *Continental Shelf Research* 20(9), 975-996.
- 1999 Raimbault P., **Diaz F.**, Pouvesle W., Boudjellal B.,. (1999). Simultaneous determination of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus collected on filters, using a semi-automatic wet-oxidation method. *Marine Ecology Progress Series* 180, 289-295.

Raimbault P., Pouvesle W., **Diaz F.**, Garcia N., Sempéré R., (1999). Wet-oxidation and automated colorimetry for simultaneous determination of organic carbon, nitrogen and phosphorus dissolved in seawater. *Marine Chemistry* 66, 161-169.

Articles dans des revues avec comité de lecture non répertoriées dans les bases de données internationales (ACLN)

- 2001 Durrieu de Madron X., Denis L., **Diaz F.**, Garcia N., Guieu C., Grenz C. Loÿe-Pilot M-D., Ludwig W., Moutin T., Raimbault P., (2001). Coastal System of France, Gulf of Lions, Western Mediterranean Sea. In: Coastal and estuarine systems of the Mediterranean and Black Sea regions: carbon, nitrogen and phosphorus fluxes. Eds. Dupra V., Smith SV., Marshall Crossland JI., Crossland CJ., LOICZ Reports & Studies N° 19, 101 pp, Texel The Netherlands.

Articles dans des revues sans comité de lecture (ASCL)

- 2011 Auger P-A., **Diaz F.**, Ulses C., Estournel C., Neveux J., Joux F., Pujo-Pay M., Naudin J-J., « Rôle du zooplancton sur la séquestration du carbone dans le golfe du Lion ». <http://www.insu.cnrs.fr/environnement/ocean-littoral/role-du-zooplancton-sur-la-sequestration-du-carbone-dans-le-golfe-du-li>, WebINSU [15-12-2011].
- 2006 Naudin J-J., Bonnet D., Chiffolleau J-F., Christaki U., Cossa D., Courties C., **Diaz F.**, Estournel C., Jeffrey W. H., Joux F., Knoery J., Marsaleix P., Miller P., Neveux J., Pujo-Pay M., Raimbault P., Salat J., Abboudi M., Batailler N., Fuda J-L., Garcia N., Oriol L., Riviere B., Theveny P-M., Zudaire L., « Suivre les eaux du Rhône en Méditerranée occidentale ». <http://www.insu.cnrs.fr/co/environnement/ocean-littoral/suivre-les-eaux-du-rhone-en-mediterranee-occidentale-campagnes-bioprhof#notes>, WebINSU [05-06-2006].
-

Articles en révision, soumis ou en préparation

Kersalé M., Petrenko A.A., Doglioli AM., Nencioli F., Bouffard J., Blain S., **Diaz F.**, T. Labasque T., Queguiner B., Dekeyser I., *En révision*. Diffusivity coefficients from the dynamics of a SF₆ patch in a coastal environment. *Journal of Geophysical Research*

Herrmann M., Estournel C., Adloff F., **Diaz F.**, *En révision*. Impact of climate change on the Northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle. *Journal of Geophysical Research*.

Vaugeois M., **Diaz F.**, Carlotti F., *En préparation*. Impact of the ability to the particle sequestration of house on growth of *Oikopleura dioica*: a modelling approach. *Journal of Plankton Research*.

Guyennon A., Baklouti M., Diaz F., Moutin T., Béranger K., Arzouse T., *En préparation*. Dissolved vs. particulate organic carbon export estimation using a 3D physical-biogeochemical coupled model over the whole Mediterranean Sea.

Conférences et communications nationales et internationales

ACTI

- 2014 Ulses C., Auger P-A., Soetaert K., **Diaz F.**, Marsaleix P., Kessouri F., Herrmann M., Estournel. Internannual variability of the biogeochemical fluxes in the deep water formation area in the northwestern Mediterranean Sea from a 3D coupled physical-biogeochemical model. EGU annual Meeting, Vienne, Autriche, April 2014.

- 2013 Vaugeois M., Carlotti F., **Diaz F.**,. A mechanistic carbon intake model of *Oikopleura dioïca*. 40th CIESM Congress, Marseille, France, oct.-nov. 2013.
- Herrmann M., Estournel C., **Diaz F.**, Marsaleix P., Ulses C.,. 2013. Impact of interannual variability and climate change on northwestern Mediterranean pelagic planktonic ecosystems. 40th CIESM Congress, Marseille, France, oct.-nov. 2013.
- Guyennon A., Diaz F., Baklouti M., Dutay J-C., Moutin T.,. 2013. Dissolved vs. particulate organic carbon export estimation using a 3D physical-biogeochemical coupled model over the Mediterranean Sea. 40th CIESM Congress, Marseille, France, oct.-nov. 2013.
- 2011 Vaugeois M., Carlotti F., **Diaz F.**,. A mechanistic individual-based model of *Oikopleura dioïca*. The 7th European Conference on Ecological Modelling, ECEM2011. " Ecological hierarchy from the genes to the biosphere". Riva del Garda, Italy, 30 May - 2 June 2011.
- Auger P-A., Ulses C., **Diaz F.**, Estournel C.,. Biogeochemical modelling of the interannual to decadal variability of the pelagic planktonic ecosystem in the North-Western Mediterranean Sea. Final SESAME General Assembly & Scientific Conference, 03-07 April 2011.
- Campbell R., **Diaz F.**, Hu Z., Doglioli A., Petrenko A., Dekeyser I.,. Eddy induced coastal plankton community changes in a coupled numerical model of the Gulf of Lions. EGU annual Meeting, Vienne, Autriche, April 2011.
- 2010 Hu Z., Doglioli A., Petrenko A., Campbell R., **Diaz F.**, Dekeyser I.,. Study of mesoscale eddies in the Gulf of Lions and their role in the coastal-offshore exchanges. Congrès EGU Vienne, Autriche, 02 – 07 May 2010.
- 2009 Auger P-A., Ulses C., Estournel C., **Diaz F.**,. « Biogeochemical modelling of the north-western Mediterranean Sea comparing the algal blooms of the periods 1977-1980 (CZCS) and 1997-2000 (SeaWiFS) ». 2nd scientific workshop of SESAME. Nov. 2009, Villefranche sur Mer.
- Eisenhauer L., Carlotti F., **Diaz F.**, Campbell R., Espinasse B.,. Simulating zooplankton size-spectra distributions with a coupled populations ecosystem model configuration in the Gulf of Lions. 2nd scientific workshop of SESAME. Nov. 2009, Villefranche sur Mer.
- 2008 Eisenhauer L., Carlotti F., Baklouti M., **Diaz F.**,. «Zooplankton population model coupled to an biogeochemical ecosystem model. Application to *Centropages typicus* in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea) ». AMEMR Meeting, June 2008, Plymouth, UK.
- 2007 Eisenhauer L., Carlotti F., Baklouti M., **Diaz F.**,. « Zooplankton population models implemented in the modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling: calibration and simulations for the case of the North Western Mediterranean sea ». The 6th European Conference on Ecological Modelling, ECEM'07. "Challenges for ecological modelling in a changing world: Global Changes, Sustainability and Ecosystem Based Management". Trieste, Italy. November 2007.
- Estournel C., Ulses C., Herrmann M., **Diaz F.**, Soetaert K.,. « Toward Modelling the Ecosystem Variability in the Gulf of Lion ». SESAME WP4-WP6 Meeting, Liege, Belgium, Oct. 2007.
- 2005 Cianelli D., **Diaz F.**, Leredde Y., Carlotti F.,. « 3D-lagrangian simulations of zooplankton advection in the North Western Mediterranean Sea: identification of retention areas and ecological consequences for the zooplankton population dynamics ». Advances in Marine Ecosystem Modelling Research, Plymouth, 27-29 juin 2005.

- 2001 Leredde Y., **Diaz F.**, Mante C., Marsaleix P., Estournel C., « Data assimilation used to optimise parameters of a coupled hydro-biogeochemical model ». 33rd International LIEGE Colloquium on Ocean Hydrodynamics. The use of data assimilation in coupled hydrodynamic, ecological and bio-geo-chemical models of the ocean. Liège, Belgique, 7–11 mai 2001.

COM

- 2013 **Diaz F.**, Alekseenko E., Guyennon A., Palmieri J., Raybaud V., Le Vu B., Arsouze T., Baklouti M., Béranger K., Carlotti F., Dutay J-C., Garreau P., Moutin T., « Etudes des cycles biogéochimiques et de la dynamique des premiers échelons trophiques en Méditerranée par modélisation couplée physique-biogéochimique ». Kick-off Meeting AMICO-BIO, Marseille, France, décembre 2013.

Baklouti M., Guyennon A., Palmieri J., Raybaud V., Le Vu B., Arsouze T., Béranger K., Carlotti F., **Diaz F.**, Dutay J-C., Garreau P., Moutin T., « Etude des cycles biogéochimiques et de la dynamique planctonique en Méditerranée à différentes échelles a l'aide de la modélisation couplée physique-biogéochimie ». Journée MERMEX Modélisation, Marseille, France, décembre 2013.

Diaz F., « From mesoscale to large scale, impact of the physical processes on the nutrients and plankton distributions. A coupled modeling approach ». OT-MED Modelling Meeting, CEREGE, Aix-en-Provence, France, juin 2013.

Diaz F., « Interannual to decadal variability of plankton distributions in NW Med. Sea: *in situ* and coupled modelling approach ». EMIBIOS Meeting, Sète, France, mars 2013.

- 2011 Auger P.-A., Ulses C., **Diaz F.**, Estournel C., « Biogeochemical modelling of the interannual to decadal variability of the pelagic planktonic ecosystem in the North-Western Mediterranean Sea ». Final SESAME General Assembly & Scientific Conference, April 2011, Athens, Greece.

Diaz F., Baklouti M., Campbell R., Eisenhauer L., Poggiale J-C., Nerini D., Fouard A., Carlotti F., « The Eco3M modelling platform: presentation, results and perspectives ». IMBER Scientific Steering Committee Meeting, Marseille, France, April 2011.

- 2010 Campbell R., **Diaz F.**, Hu Z., Estournel C., Ulses C., Petrenko A., Doglioli A., Dekeyser I., Nutrients dynamics and trophic interactions between plankton groups in a submesoscale anticyclonic eddy. Conférence EUROCEANS "Biogeochemistry and ocean turbulence: the next big climate challenge? Influence of meso- and submesoscale ocean dynamics on the global carbon cycle and marine ecosystems. Aber Wrac'h, Bretagne, 31 mai-2 juin 2010.

- 2009 Campbell R., **Diaz F.**, Ulses C., Hu Z., Estournel C., Petrenko A., Doglioli A., Dekeyser I., « Impact of a mesoscale eddy on the structure of the trophic food web in the Gulf of Lion (NW Mediterranean) ». 4th International SOLAS Summer School, August 2009, Cargese, Corsica.

Baklouti M., **Diaz F.**, Eisenhauer L., Poggiale J-C., Nerini D., Fouard A., Carlotti F., « Presentation, results and perspectives with the Eco3M model ». Journées IMBER SOLAS. Juin 2009, Paris.

Petrenko A., Doglioli A., Hu Z., **Diaz F.**, Campbell R., Dekeyser I., « LATEX (LAgrangian Transport EXperiment) strategy and preliminary results ». Meeting LAPCOD, La Londe-les-Maures. Sept.2009.

Fontana C., Grenz C., Pinazo C., Marsaleix P., **Diaz F.**, « Assimilation of SeaWiFS chlorophyll data into a 3D coupled physical biogeochemical model applied to a

- freshwater influenced coastal zone ». Ocean Science Meeting ASLO, Nice France, January 2009.
- 2008 Auger P-A., Estournel C., **Diaz F.**, Ulses C.,. « Impact of terrigenous matter inputs on the planktonic ecosystem in the Rhône river plume ». E2E EcoModel Summer School: Analyses of the interactions between end to end marine food webs and biogeochemical cycles, August 2008, Ankara, Turkey.
- Fontana C., Grenz C., Pinazo C., Marsaleix P., **Diaz F.**,. « Nutrient dynamics and primary production in the Fos region and interaction with the Rhone River ». 5th International Conference on marine waste water discharges and coastal environment. Dubrovnik. October, 27-31 2008.
- 2007 Baklouti M., **Diaz F.**, Eisenhauer L., Carlotti F.,. « Presentation, results and perspectives from the Eco3M (Ecological Mechanistic and Modular Modelling) model ». 6th Green Ocean Workshop, Villefranche sur Mer, France, June 2007.
- Poggiale J-C., Baklouti M., **Diaz F.**,. « La modélisation des systèmes biologiques et écologiques: Démarche et Objectifs, Enjeux et Perspectives ». Colloque de Prospective INSU / S.I.C. - E.D.D - Strasbourg 5-7 mars 2007.
- Naudin J-J., Bonnet D., Chiffolleau J-F., Christaki U., Cossa D., Courties C., **Diaz F.**, Estournel C., Jeffrey W. H., Joux F., Knoery J., Marsaleix P., Miller P., Neveux J., Pujon-Pay M., Raimbault P., Salat J., Abboudi M., Batailler N., Fuda J-L., Garcia N., Oriol L., Rivière B., Théveny P-M., Zudaire L.,. « Les structures de dilution du Rhône. Processus biogéochimiques et caractéristiques hydrodynamiques ». PNEC - Chantier MEDOC. Bilan d'activité 2003-2006. Banyuls, mars 2007.
- Naudin J-J., Bonnet D., Chiffolleau J-F., Christaki U., Cossa D., Courties C., **Diaz F.**, Estournel C., Jeffrey W. H., Joux F., Knoery J., Marsaleix P., Miller P., Neveux J., Pujon-Pay M., Raimbault P., Salat J., Abboudi M., Batailler N., Fuda J-L., Garcia N., Oriol L., Riviere B., Theveny P-M., Zudaire L.,. « Biogeochemical processes in Rhone diluted mesoscale structures ». 1st Mediterranean HyMeX workshop, Toulouse, 9-11 janvier 2007.
- Petrenko, A., **Diaz, F.**, Doglioli, A., Blain, S., « LATEX (Lagrangian Transport EXperiment) dans le golfe du Lion ». 1st Mediterranean HyMeX workshop, Toulouse, 9-11 janvier 2007.
- 2006 Queguiner B., Baklouti M., Carlotti F., **Diaz F.**,. « Caractérisation et représentation mécaniste des successions phytoplanctoniques et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale dans un modèle de cycles biogéochimiques. – La plateforme Eco3M ». Journées TOSCA, Wimereux, juin 2006.
- Guizien K., Caparros J., Charles F., Desmalades M., Ecoubeyrou K., Lantoine F., Maria E., Naudin J-J., Oriol L., Rivière B., Vétion G., **Diaz F.**, Mocquet C.,. Impact des crues sur un écosystème marin littoral : observation et modélisation. Journée Bilan du chantier MEDOC. Nantes 27 juin 2006.
- 2005 Bonnin E., **Diaz F.**, Estournel C., Marsaleix P., Queguiner B.,. « Modélisation couplée physique-biogéochimie dans le golfe du Lion ». Comité Scientifique du Programme National d'Environnement Côtier, Sète, 15 novembre 2005.
- 2004 Bonnin E., **Diaz F.**, Leredde Y., Marsaleix P., Queguiner B.,. « Modélisation couplée hydrodynamique–biogéochimie des apports rhodaniens dans le golfe du Lion en conditions hivernales ». Colloque Rhône-Méditerranée, Marseille, 5 mai 2004.
- 2003 **Diaz F.**, Baklouti M., Faure V., Pinazo C., Queguiner B.,. « Apports de la connaissance fine des processus biogéochimiques dans la conception des modèles couples physique–Biogéochimie ». Journée modélisation du programme national PROOF, Paris, 20 juin 2003.

- 2001 **Diaz F.**, « Le golfe du Lion, Source ou puits de carbone ? » et « Modélisation de la campagne printanière Fetch/MoOGLi: application à l'estimation de bilans de matière ». Réunion du Comité Scientifique Inter-Organismes du Programme National d'Environnement Côtier. MARSEILLE, 3-5 janvier 2001.

AFF

- 2014 Carlotti F., Eisenhauer L., Campbell R., **Diaz F.** « Modeling the seasonal dynamics of the copepod *Centropages typicus* in the Northwestern Mediterranean Sea using a 3D ecosystem model ». Ocean Science Meeting ASLO, Honolulu H, February 2014.

Petrenko AA., **Diaz F.**, Bouffard J., Doglioli AM., Kersalé M., Nencioli F., d'Ovidio F., and the LATEX group. « LATEX Lagrangian Transport Experiment in the Gulf of Lion, Mediterranean Sea ». Colloque de restitution LEFE, Toulouse, France, janvier 2014.

- 2012 Queguiner B., Carlotti F., Blain S., Obernosterer I., Devenon J-L., Zhou M., Doglioli A., Petrenko A., Leblanc K., Christaki U., **Diaz F.**, Pairaud I., Pagano M., Botha D., Pinazo C., Salter I., Vuillemin R., Banaru D., Harmelin-Vivien M., Gregori G., Van Wambeke F., « SPECIMED: a multi-year survey program of Mediterranean pelagic coastal ecosystems in a context of global change ». Ocean Science Meeting ASLO, Salt Lake City UT, February 2012.

- 2011 Drobinski P., Anav A., Lebeaupin-Brossier C., Samson G., Stéfanon M., Bastin S., Baklouti M., Béranger K., Beuvier J., Bourdallé-Badie R., Coquart L., D'andrea F., De Noblet N., **Diaz F.**, Dutay J-C., Ethe C., Foujols M-A., Khvorostiyannov D., Madec G., Maisonnave E., Mancip M., Masson S., Menut L., Palmieri J., Polcher J., Valcke S., Nicolas Viovy. « HyMeX - Model of the Regional Coupled Earth system (MORCE): application to process and climate studies in the Mediterranean region ». WCRP Open Science Conference, « Climate Research in Service to Society », Denver CO, Oct 2011.

- 2010 Auger P.-A., Estournel C., **Diaz F.**, Ulses C., « Biogeochemical modelling of the north-western Mediterranean Sea comparing algal blooms of the periods 1977-1980 (CZCS) and 1997-2000 (SEAWIFS) ». Ocean Science Meeting ASLO, Portland OR, February 2010.

- 2009 Campbell R., **Diaz F.**, Ulses C., Hu Z., Estournel C., Petrenko A., Doglioli A., Dekeyser I., « Impact of a mesoscale eddy on the structure of the trophic food web in the Gulf of Lion (NW Mediterranean) ». Ocean Science Meeting ASLO, Nice France, January 2009.

Rabouille C., Estournel C., Naudin J.-J., Radakovitch, Raimbault P., Buscail R., Deflandre B., **Diaz F.**, Fontanier C., Pruski A., Sempéré R., Bassoulet P., Cathalot C., Bombled B., River carbon and nutrients and their fate in the coastal Mediterranean Sea: A multi-compartment approach applied to the Rhône River. Ocean Science Meeting ASLO, Nice France, January 2009.

- 2008 Fontana C., Grenz C., Pinazo C., **Diaz F.**, « Environmental oceanographic modelling system driven by ocean color data in a coastal area of the Mediterranean Sea ». Ocean Science Meeting Aslo, Orlando FL, March 2008.

Fontana C., Grenz C., Pinazo C., Marsaleix P., **Diaz F.**, « Environmental modelling system driven by sequential assimilation of SeaWiFS ocean color data in a coastal area under freshwater influence (Mediterranean Sea) ». 13th France-Japan Oceanography Symposium. « Global change: interactions mankind-marine environments » Marseille, September 8-10, 2008.

INV

- 2013 **Diaz F.**, « Interannual to decadal variability of plankton distributions in NW Med. Sea: *in situ* and coupled modelling approach ». Meeting BISTROMED, Tunis, octobre 2013.
- 2012 **Diaz F.**, « Les variations du climat sur Terre, rôles de l'Océan et de l'Atmosphère. Direction interdépartementale des Routes Méditerranée ». Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie, L'Isle sur la Sorgue, juin 2012.
- 2008 Queguiner B., Campbell R., **Diaz F.**, « Modelling marine ecosystems – A tool for durable management ». 1st BIOMARINE World Marine and Maritime Forum, Marseille, oct. 2008.
- 2006 Queguiner B., Baklouti M., Carlotti F., **Diaz F.**, Bonnin E., Leblanc K., Tanaka T., « Phytoplankton composition and nutrient colimitation processes in aquatic ecosystems – implications for the design of a modelling tool assessing climate change : Eco3M ». Hong-kong. University of Sciences & Technology. International conference on “contrasting Marine Ecosystems, République Populaire de Chine, oct. 2006.
- 2005 Naudin J.-J., **Diaz F.**, Estournel C., « Biogeochemical processes and offshore transfer of nutrients in Rhone diluted mesoscale structures (NW Mediterranean) ». Symposium, Coastal Ecosystem Responses to changing Nutrients Inputs from large temperate and sub-tropical Rivers, Xiamen (Chine) 29 mai-3 juin 2005.

ENSEIGNEMENTS

Activités d'enseignement effectuées à l'OSU–Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté des Sciences de Luminy et OSU–Institut PYTHEAS (depuis jan-2012)

A partir de septembre 2012 (temps plein)

Master Recherche Spécialité Océanographie Physique et Biogéochimique (OPB) 2^{ème} année
« Modélisation de la dynamique planctonique dans la colonne d'eau: Influence des forçages hydrodynamiques et climatiques » ; OPB 304 ; Responsable –Cours magistraux (8-h) et travaux dirigés (20-h).

Master Recherche Spécialité Océanographie Physique Biogéochimique (OPB) 1^{ère} année
« Fonctionnement et modélisation biogéochimique des écosystèmes planctoniques pélagiques » ; OPB 210 ; Responsable –Cours magistraux (10-h) et travaux dirigés (20-h).

Licence Sciences Nature Terre et Environnement (SNTE) 2^{ème} année parcours Mer

- « Approches biogéochimiques des relations biosphère–environnement », Responsable –Cours magistraux (20-h) et travaux dirigés (40-h),
- « Océan–atmosphère–climat », Cours magistraux (10-h) et travaux dirigés (40-h).

De septembre 2006 à juin 2012 (temps plein)

Master Recherche Spécialité Océanographie Physique, Chimique et Biologique (OPCB) 2^{ème} année

« Modélisation biogéochimique et échanges verticaux » ; Responsable –Cours magistraux (8-h) et travaux dirigés (8-h).

Master Recherche Spécialité Océanographie Physique, Chimique et Biologique (OPCB) 1^{ère} année

« Fonctionnement des écosystèmes et modélisation » ; Responsable –Cours magistraux (14-h) et travaux dirigés (12-h).

Licence fondamentale Sciences de la Terre et de l'Environnement (STE) –parcours SME
3^{ème} année

« Recherche bibliographique et rédaction scientifique » ; Travaux dirigés (10-h) et pratiques (16-h).

Licence fondamentale Sciences de la Terre et de l'Environnement (STE) –parcours SME
2^{ème} année

- « Introduction à la biogéochimie », Travaux dirigés (30-h),
- « Océan–atmosphère–climat », Travaux dirigés (20-h).

Licence fondamentale Sciences de la Terre et de l'Environnement (STE) –parcours SME 1^{ère} année,

« Géochimie » ; Responsable –Cours magistraux (20-h), travaux dirigés (40-h), projet tutoré (10-h).

De septembre 2004 à août 2006 (délégation au CNRS) - dispense d'enseignements

De septembre 2001 à juin 2004 (temps plein)

DEA des Sciences de l'Environnement Marin

« Modélisation couplée des processus physiques et biogéochimiques dans les écosystèmes marins pélagiques » ; Responsable –Cours magistraux (8-h) et projet d'étude bibliographique

Maîtrise de Biologie des populations et des écosystèmes marins (BPEM)

« Structure et dynamique de l'atmosphère–interactions avec le système océan » ; Responsable –Cours magistraux (12-h) et travaux dirigés (8-h)

Maîtrise des Sciences de l'Environnement (SE)

« Océanographie générale » ; Chargé de travaux dirigés (6-h)

Licence des Sciences de la Terre (Mention Géologie et Biologie Générale)

« Eléments de planétologie et cosmologie, enveloppes de la Terre, couplages, forçages » ; Responsable –Cours magistraux (30-h) et travaux dirigés (30-h)

DEUG Sciences de la Vie (SV), 2^e année

« Statistiques » ; chargé de travaux dirigés (34-h)

DEUG Sciences de la Terre (ST), 2^e année

« Géochimie et chimie des eaux, biogéochimie » ; Responsable –Cours magistraux (20-h) et travaux dirigés (20-h)

De septembre 2000 à septembre 2001 (ATER)

Maîtrise de Biologie des populations et des écosystèmes marins (BPEM)

« Structure et dynamique de l'atmosphère–interactions avec le système océan » ; Responsable –Cours magistraux (12-h) et travaux dirigés (8-h)

Maîtrise des Sciences de l'Environnement (SE)

« Océanographie générale » ; Chargé de travaux dirigés (2-h)

Licence des Sciences de la Terre (Mention Géologie et Biologie Générale)

« Eléments de planétologie et cosmologie, enveloppes de la Terre, couplages, forçages » ; Chargé de travaux dirigés (30-h)

DEUG Sciences de la Terre (ST), 2^e année

« Géochimie et chimie des eaux, biogéochimie » ; Responsable –Cours magistraux (20-h) et travaux dirigés (20-h)

DEUG Sciences de la Vie (SV), 2^e année

« Statistiques » ; chargé de travaux dirigés (30-h)

DEUG Sciences de la Terre (ST), 1^{ère} année

ENCADREMENTS

Etudiants en cours de thèse

Arnaud GUYENNON– « Contribution du plancton marin à la séquestration du carbone atmosphérique en Méditerranée » ; (Ecole Doctorale n°251) ; co-direction avec M. Baklouti & T. Moutin ; 2011-2014.

Maxime VAUGEUIS– « Rôle du zooplancton gélatineux filtreur (Appendiculaires) et prédateur (Méduses) sur la structuration du réseau planctonique et sur l'exportation de carbone en Méditerranée nord-occidentale. Approche par modélisation couplée physique–biogéochimie » (Ecole Doctorale n°251) ; co-direction avec F. Carlotti ; 2010-2013.

Thèses soutenues

Rose CAMPBELL–2012. « Tourbillons anticycloniques dans le Golfe du Lion : Modélisation couplée physique-biogéochimique » (Ecole Doctorale n°251). Université Aix-Marseille, décembre 2012, 216pp ; co-direction avec I. Dekeyser ; 2008-2012.

Pierre-Amaël AUGER–2011. « 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 » (Ecole Doctorale n°173). Université Paul Sabatier, Toulouse, mars 2011, 242pp ; co-direction avec C. Estournel ; 2007-2010.

Marine HERRMANN–2007. « Impact des variations climatiques interannuelles à pluri-décennales sur la circulation marine et les écosystèmes pélagiques en Méditerranée nord-occidentale » (Ecole Doctorale n°173). Université Paul Sabatier, Toulouse, décembre 2007, 310pp ; co-direction avec C. Estournel. *Travaux de thèse récompensés du prix André Prud'Homme 2009 de la Société Météorologique de France* ; 2004-2007.

Membre de jurys de thèse (examinateur)

Adi NUGRAHA– « Influence des interactions entre producteurs et consommateurs sur le recyclage des éléments (N et P) en milieu océanique ». Directeurs : P. Tréguer et P. Pondaven. Membres du jury : M. Elskens, C. Heinze, **F. Diaz**, H. Stibor. Soutenue le 15 oct. 2010, Université de Bretagne Occidentale, 160pp.

Lionel EISENHAUER– « Modélisation de la dynamique zooplanctonique en Méditerranée nord-occidentale. Etude à différentes échelles d'intégrations écologiques : du processus physiologique à l'écosystème » Directeur : F. Carlotti. Membres du jury: J-C. Poggiale, J-H. Hecq, P. Nival, **F. Diaz**, B. Zakardjian, Soutenue le 22 juin 2011, Université de la Méditerranée, 207pp.

Thèse non soutenue

Emilie BONNIN– « Modélisation de la réponse de l'écosystème pélagique planctonique de Méditerranée nord-occidentale (golfe du Lion) aux changements climatiques et aux activités anthropiques » (Ecole Doctorale n°251) ; co-direction avec B. Queguiner & Y. Leredde ; 2003-2007 (abandon de l'étudiant).

Post-doctorant

Tosca BALLERINI– « Effects of fishing and climate changes on the demersal and pelagic ecosystems of the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea): an end-to-end modelling approach » ; projet EMIBIOS (FRB) ; co-direction avec D. Banaru ; 24 mois à partir de janvier 2012.

Daniela CIANELLI– « Modélisation des interactions phytoplancton – zooplancton en Méditerranée Nord Occidentale » ; co-direction avec F. Carlotti & Y. Leredde ; 5 mois en 2004.

Stagiaires

Master recherche OPCB/BEM 2^{ème} année – DEA SEM

Maxime VAUGEOIS– « Rôle du zooplancton filtreur sur la structuration du réseau trophique planctonique et sur le devenir de la production primaire en Méditerranée nord-occidentale. Approche par modélisation couplée physique-biogéochimie » (parcours BEM) ; co-direction avec F. Carlotti ; janvier à juin 2010.

Rose CAMPBELL– « Evaluation de l'impact d'une structure tourbillonnaire de mesoéchelle sur la structuration du réseau trophique planctonique dans le golfe du Lion » ; direction (co-tutelles : A. Petrenko & A. Doglioli) (parcours OPCB) ; janvier à juin 2008.

Zyhuang HU– « Suivi de structures tourbillonnaires et filamentaires dans le golfe du Lion, avec la technique des ondelettes » (parcours OPCB) ; co-tutelle avec A. Petrenko & A. Doglioli (Directeurs) ; janvier à juin 2007.

Nicolas FLAHAUT– « Couplage des cycles biogéochimiques du carbone et du phosphate dans la couche éclairée des milieux marins oligotrophes : observations et modélisation à la station DyFaMed (Méditerranée nord occidentale) » (parcours OPCB) ; co-direction avec M. Baklouti & T. Moutin ; janvier à juin 2006.

Cédric PENARD– « Modélisation couplée physique–biogéochimie de l'écosystème pélagique du golfe du Lion en période hivernale: application aux données Moogli 3 » (DEA SEM) ; co-direction avec Y. Leredde ; janvier à juin 2003.

Master OPCB/OPB 1^{ère} année

Mathieu CAFFIN– « Impact des structures à méso-échelle (front) sur la répartition des sels nutritifs et du plancton dans le golfe du Lion au cours de la campagne LATEX 2010. », fév.-mai 2014.

Louise LASSALLE– « Analyse de sensibilité aux paramètres d'un modèle individu centré de haut niveau trophique (OSMOSE). Application à l'analyse de la variabilité des stocks des principales espèces pélagiques et démersales dans le golfe du Lion », juillet-août 2012.

Laurie PERROT– « Effet de la résolution spatiale sur la représentation de la dynamique planctonique à méso-échelle dans un modèle couplé physique-biogéochimie », juin-août 2011.

Licence STE–parcours SME / Licence STU / SNTE – parcours MER

Suzanne VAN ZUILJEN– « Etude de l'influence des formulations de prédation zooplanctonique sur la dynamique planctonique dans un modèle d'écosystème de premiers niveaux trophiques. » (Licence SNTE -3^{ème} année), jan.-mai 2014.

Pauline TEDESCO– « Etude de la distribution des paramètres biogéochimiques en lien avec une structure anticyclonique dans le golfe du Lion durant la campagne LATEX09. » (Licence SNTE – 3^{ème} année), juillet 2013.

Camille BUISSON– « Suivi Lagrangien des caractéristiques biogéochimiques et écologiques d'une masse d'eau au large du Rhône dans le golfe du Lion - Campagne BIOPRHOFI » (Licence SNTE -3^{ème} année), juin 2013.

Karine BATTISTI– « Analyse des caractéristiques physico-chimiques et phytoplanctoniques des eaux du golfe du Lion durant la campagne LATEX2010. Approche lagrangienne » (Licence SME -2^{ème} année) ; juillet 2012 ; « Analyse et interprétations des données biogéochimiques des bases SeaDatanet et MedAtlas en Méditerranée dans le cadre d'une

validation d'un modèle couplé physique-biogéochimie » (Licence SNTE -3^{ème} année), fév.-mai 2013.

Marion DROUZY– « Validation d'un modèle couplé physique-biogéochimie par comparaison statistique avec les images satellites couleur de l'océan et donnée *in situ* » (Licence SME – 3^{ème} année) ; juin 2011.

Sabrina BERLENDIS– « Récolte et analyse des données de la campagne océanographique RHOFI 3 (Chantier Méditerranée nord-occidentale PNEC) » (Licence STU -2^{ème} année) ; mars à mai 2003.

Julie PAVIOT– « Evolution haute fréquence des paramètres biogéochimiques de la colonne d'eau dans une zone côtière anthropisée (golfe de Fos) au cours du printemps 2001, mission ModelFos » (Licence STU -2^{ème} année) ; mars à juin 2001.

ACTIVITES D'INTERET COLLECTIF

Niveau local (COM–LOPB–MIO–Pythéas)

- 2013– Membre du comité scientifique de l'OSU Institut Pythéas. Représentant Chercheurs/Enseignants-chercheurs
- 2012– Référent Formation continue/permanente pour le Master Océanographie, OSU Pythéas auprès de Aix-Marseille Université.
- 2012–2015 Membre de la commission des moyens informatiques de l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO).
- 2008–2010 Représentant chercheurs au conseil scientifique du LOPB
- 2004–2006 Représentant chercheurs au conseil scientifique du Centre d'Océanologie de Marseille.
- 2003–2005 Représentant chercheurs au conseil scientifique du LOB.
- Depuis 2003 Représentant du LOB (puis LOPB) dans la commission informatique du Centre d'Océanologie de Marseille.

Niveau national

- Participation à **quatre** commissions de recrutement de maîtres de conférences en 2005 (COM), 2006 (COM), 2009 (CEREGE) et 2010 (COM).
- Membre des commissions de Spécialistes 35^e/36^e/37^e section CNU de l'Université de la Méditerranée, de l'Université Paul Sabatier (Toulouse 3) et de l'Université de Perpignan entre 2004 et 2008.
- Expertises de projets du programme national de l'INSU LEFE/CYBER.

Niveau international

- 2009–2010 Responsable de la rédaction/coordination d'un des chapitres (« Modelling Ecosystems and their changes under the impact of the evolution of natural and anthropogenic inputs and forcings ») du livre blanc du projet Mermex «Marine Ecosystems Responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean » (<https://mermex.com.univ-mrs.fr/>).
- Evaluations régulières d'articles (**17 total**) pour les périodiques internationaux suivants : Deep-Sea Research (1), Marine Ecology Progress Series (10), Biogeosciences (1), Progress in Oceanography (1), Continental Shelf

CAMPAGNES EN MER – ACQUISITION D'INSTRUMENTS

Campagnes à la mer (~180 jours)

- 2010 Campagne LATEX10 -25 jours- en Méditerranée nord occidentale, projet LATEX (programme financé INSU-LEFE CYBER/IDAO), Chef de mission : B. Queguiner.
- 2008 Campagne LATEX08 -7 jours- en Méditerranée nord occidentale, projet LATEX (programme financé INSU-LEFE CYBER/IDAO), Chef de mission : A. Petrenko.
- 2003 Campagne RHOFI 3 -8 jours- en Méditerranée nord occidentale, Chantier Méditerranée du Programme National d'Environnement Côtier (Chef de mission: J-J. Naudin).
- 2002 Participation à la campagne DIAPALIS 6 -10 jours- (projet DIAPAZON) en Nouvelle Calédonie, Programme national « Processus biogéochimiques dans l'Océan et Flux » -PROOF (Chef de mission: A. Leboutteiller).
- Campagne RHOFI 2 -8 jours- en Méditerranée nord occidentale, Chantier Méditerranée du Programme National d'Environnement Côtier (Chef de mission: J-J. Naudin).
- 2001 Campagne MODELFOS (golfe de Fos sur Mer) -10 jours- programme européen OAERRE coordonné par Napier University (Edinburgh), (Chef de mission : C. Grenz).
- 1998–1999 Campagnes MOOGLI 1 (21j), MOOGLI 2 (15j), MOOGLI 3 (17j) en Méditerranée nord occidentale, Programme National d'Environnement Côtier (Chef de mission: P. Raimbault).
- 1997–1999 Campagnes SOFi avec sorties mensuelles de sept.-97 à juin-99 (25j), site atelier du Laboratoire d'Océanographie et Biogéochimie (Chef de mission: C. Grenz).
- 1997 Campagne ELISA I (15j) en Méditerranée sud occidentale (Chef de mission: C. Millot), programme européen MATER.
- 1997 Campagne « HIGH FREQUENCY FLUX » (18j) en Méditerranée nord occidentale, programme européen Metro–Med/MAST III (Chef de mission: Dr. S. Heussner).

Acquisition d'instruments

- 2007 Montage financier et acquisition d'un chromatographe en phase gazeuse + système d'injection pour la mesure du gaz SF₆ dans l'eau de mer -35k€- (Financements BQR Université de la Méditerranée+INSU+Région PACA) dans le cadre du projet LATEX (Chefs de projets : F. Diaz et A. Petrenko).

PRIX ET DISTINCTIONS

- 2012-2015 Prime d'Excellence Scientifique attribuée par l'Université Aix-Marseille en oct. 2011,
- 2004-2007 Prime d'Encadrement Doctoral et de Recherche (PEDR) attribuée par le Ministère de l'Education National et de l'Enseignement Supérieur,
- 2000-2001 Bourse Lavoisier attribuée par le Ministère des Affaires Etrangères.

IMPLICATIONS DANS LES PROJETS DE RECHERCHE NATIONAUX ET INTERNATIONAUX

- 2014-2016: Participation (50% TRA²) au projet ClicoMED « “Climate-change aware” solutions for the Conservation of Mediterranean marine biodiversity: integrating uncertainties and involving end users » (financement ANR). Projet non encore financé mais ayant passé la 1^{ère} étape de qualification. PI : Dr. F. Guilhaumon (ECOSYM-Montpellier).
- 2013-2014 : Participation (expert) au programme BISTROMED (AP ENVIMED-MISTRALS). PI : F. Le Loc’h (LEMAR-Brest).
- 2012-2014 : Participation (expert) au programme I-DeWEX-2013 (financement INSU dans MERMEX-MISTRALS). PI : Dr. P. Conan (LOMIC-Banyuls).
- 2012-2013 : Participation (20% TRA) au programme SPECIMED (financement INSU dans MERMEX-MISTRALS). PI : Pr. B. Queguiner (MIO-Marseille).
- 2011-2013 : Participation (30% TRA) au programme EMIBIOS (financement Fondation Recherche Biodiversité, Modeling and Scenarios of Biodiversity). PI : Dr. Y. Shin (IRD-Sète/Cape Town).
- 2011-2014 : Participation (30% TRA) au programme SIMED-2 (financement Groupe Mission Mercator/Coriolis). PI : Dr. K. Béranger/T. Arzouse (ENSTA/IPSL-ParisTech).
- 2008-2012 : Participation (expert) au programme COSTA (ANR Contaminant Ecosystèmes Santé). PI : Dr. J. Tronczynski (IFREMER-Nantes).
- 2008-2011 : Participation (15% TRA) au programme ICARE (financement INSU-LEFE CYBER). PI : Dr. K. Leblanc (LOPB).
- 2008-2009 : Participation (10% TRA) au programme DTS-Eco3M (financement programme EC2CO, AT PNEC Environnements côtiers). PI : Dr. M. Baklouti (LOPB).
- 2007-2011 : *Montage et co-responsabilité du programme LATEX, financement du projet à hauteur de 165k€ par INSU-LEFE CYBER/IDAO, obtention de ~30 jours de N/O Téthys II (INSU) entre 2007 et 2010 et 25 jours de N/O Suroît (IFREMER) en 2010, projet d'environ 2M€ en coûts consolidés. Implication à 40% TRA.* PI : F. Diaz & A. Petrenko.
- 2007-2009: Participation au programme BOUM (15% TRA) (financement INSU-LEFE CYBER). PI : Pr. T. Moutin (LOPB).
- 2007-2009 : Participation (10% TRA) au programme CHACCRA (financement ANR Vulnérabilité Milieu Climat et programme EC2CO). PI : C. Rabouille (LSCE-Paris).
- 2006-2010 : Participation (10% TRA) au programme SESAME-WP4 (financement européen, 6^e PCRD). PI : Dr. E Papathanassiou (HCMR, Grèce).
- 2002-2005 : Participation (25% TRA) au programme DIAPAZON (financement INSU-PROOF/IRD). PI : A. Leboteiller (IRD-Nouméa).
- 2001-2007 : Participation (35% TRA) au Chantier Méditerranée du Programme National d'Environnement Côtier (financement INSU/IFREMER/IRD) coordonné par Dr. P. Rimbault (LMGEM-Marseille). Implications dans le volet modélisation couplée de ce chantier, dans l'action thématique AMPLI (2004, J-C Poggiale, LMGEM, Marseille), dans la conception de la campagne BIOPRHOFI (2006, J-J. Naudin LOBB-Banyuls).
- 2001-2004 : Participation (30% TRA) au programme OAERRE–ELOISE (financement européen, 5^e PCRD). PI : Dr. C. Grenz (LOPB-Marseille).

² TRA : Temps de Recherche Annuel

RESUME

Mes travaux de recherche, depuis une dizaine d'années ont porté sur l'étude de l'impact de la variabilité des processus physiques sur la dynamique biogéochimique du réseau trophique planctonique et sur les bilans d'éléments biogènes dans l'Océan. Ces travaux ont essentiellement été menés en Méditerranée qui est une région océanique privilégiée pour mener des recherches sur cette thématique et dont la compréhension est riche d'enseignements pour appréhender le fonctionnement actuel et l'évolution future de l'Océan global. En effet, il existe en Méditerranée une grande diversité de forçages physiques, diversité qui est liée à la fois au régime climatique particulier et à la nature quasi-fermée de cette mer entourée de continents. Ces forçages, chacun avec une variabilité propre, sont à l'origine, pour la plupart, de circulations hydrodynamiques se développant à différentes échelles spatiales et temporelles : de la grande échelle relativement pérenne et stable aux processus transitoires à (sub)-mésoséchelle sous la forme de filaments, tourbillons ou encore de fronts. Cette imbrication complexe des échelles de variabilité provoque des distributions de plancton et de sels nutritifs extrêmement hétérogènes et fugaces mais qui permettent de maintenir des bilans de productivité relativement élevés malgré une oligotrophie globale apparente. Dans ces régimes d'interactions fortement non linéaires, il vient se surimposer, de manière de plus en plus prégnante, les effets de la perturbation climatique qui évolue à basse fréquence mais dont les conséquences portent à la fois sur une modification des forçages et du milieu environnant mais aussi sur la biodiversité. L'appréhension du rôle de ces processus physiques sur la biogéochimie marine est ainsi très complexe et consiste à identifier et quantifier l'impact de chacun de ces processus sur la distribution du plancton, des nutriments ou bien encore l'intensité d'un flux de matière biogène. Dans ce manuscrit, je montre d'abord que la seule approche expérimentale est insuffisante pour répondre à ce questionnement dans des systèmes aussi complexes et je détaille comment l'approche par modélisation couplée physique-biogéochimie rend possible l'analyse et la compréhension approfondie de tels systèmes. Le succès de cette démarche repose aussi sur l'utilisation d'outils numériques adaptés et je montre les améliorations apportées par mes travaux dans la représentation de certains échelons planctoniques. La mise en œuvre de ces outils numériques a permis d'analyser les effets de processus couvrant une large échelle de variabilités. Parmi les processus variant à haute fréquence, je montre comment par exemple la présence de tourbillons, méandres et filaments agit sur la structuration spatio-temporelle de la communauté planctonique et les échanges de matières biogènes entre la côte et le large. L'étude de processus variant à plus basse fréquence comme la convection profonde ou encore les modifications à long terme de l'hydrodynamique liées à la perturbation climatique révèlent leurs rôles cruciaux dans l'intensité de l'efflorescence printanière et les interactions prédateurs-proie ou encore sur la modulation des flux biogéochimiques en lien avec la pompe biologique du carbone (exportation de matière, métabolisme net).

En terme de perspectives, le couplage réalisé récemment entre les plates-formes Eco3M et NEMO-MED permet d'envisager des études à l'échelle de l'ensemble du bassin méditerranéen en accédant à une compréhension globale de cette région océanique tout en utilisant des outils numériques à haute résolution et réalistes en termes de représentation des processus. Sur ce dernier point, il est nécessaire de poursuivre les travaux engagés sur la représentation numérique end-to-end de l'écosystème marin. L'intégration de cet outil numérique au sein d'un « Regional Earth System Model » (plate forme MORCE-MED) ouvre la perspective d'études beaucoup plus affinées sur les trajectoires d'évolution de la mer Méditerranée au cours du siècle à venir grâce à la prise en compte des rétroactions des surfaces continentales et de l'atmosphère. Ces prévisions d'évolution que ce soit en termes de biodiversité ou de modification du milieu (*e.g.* acidification) revêtent une grande importance, peut-être encore davantage que dans une autre partie d'océan, en raison des très forts enjeux socio-économiques existants en mer Méditerranée.