

# Chapitre 4. La Modélisation Conceptuelle de l'Ecosystème Planctonique

Après avoir sélectionné les variables biologiques de l'écosystème planctonique et les processus qui les gouvernent, nous identifions les voies par lesquelles ces variables se transmettent les flux de matière et d'énergie, nous recherchons les causes de la variabilité et nous aboutissons à un schéma conceptuel de l'écosystème qui servira de trame au modèle numérique.

## 4.1. Les interactions entre les variables biologiques et les phases de l'écosystème planctonique

### 4.1.1. Les approches conceptuelles de l'écosystème planctonique

De nombreuses tentatives de présenter une vue synthétique l'écosystème planctonique ont abouti à la conception de modèles plus ou moins satisfaisants. En effet, en écologie planctonique, comme les concepts font appel à la fois à la zoologie, la botanique, la physique et la géochimie, on assiste à des tendances modélistiques imprégnées par la formation de base des modélisateurs. Comme le fait remarquer Longhurst (1989), la plupart des modèles dissimulent les véritables voies trophiques alors que les variables ou compartiments avaient été correctement identifiés. Parmi les schémas conceptuels existants, quels choix a-t-il lieu de faire en fonction des objectifs que nous nous sommes fixés?

Les modèles simples de chaîne alimentaire classique (*classical food chain*), comme celui de Steele (1974) (nitrates → Diatomées → Copépodes → Harengs), simulaient les transferts de matière, en ligne directe, depuis les sources d'ions inorganiques jusqu'aux prédateurs via le phytoplancton, le zooplancton herbivore et carnivore. Les modèles de ce type restent insatisfaisants, car ils ignorent l'exportation et la sédimentation du matériel biogène vers le fond des océans et ne font allusion ni aux ramifications ni aux boucles du système. Ainsi, ils négligent le fait qu'une part importante du carbone fixé par le phytoplancton passe directement à la profondeur des océans via les pelotes fécales et que, seule une faible fraction du carbone total produit par l'écosystème, se retrouve au-delà du niveau des herbivores.

Le modèle à compartiments de Walsh (1988), appliqué à la Mer de Behring, au Golfe du Mexique et à la Baie de New York, tient compte de la sédimentation et de l'exportation et estime qu'en moyenne, 69% de la production primaire annuelle sédimentent directement et que 26% sédimentent via les pelotes fécales des herbivores. L'ingestion alimentaire par les poissons ne représente que 2.5% de la production primaire et les pêches par l'homme sont moins de 0.5%. Des valeurs analogues ont été estimées pour la Baie Sud de la Mer du Nord (Billen *et al.*, 1976; Joiris *et al.*, 1979, 1982; Hecq, 1982).

Vu l'impact du CO<sub>2</sub> atmosphérique sur l'effet de serre et le changement climatique global, des modèles biogéochimiques de l'écosystème planctonique, de type JGOFS, ont tenté de quantifier les flux de carbone dans les océans. (Moore et Bolin, 1987). Le phytoplancton fixe le CO<sub>2</sub> sous forme d'hydrates de carbone et de carbonate de calcium. Selon la proportion de ces deux types de composés (matière organique et coquilles calcaires), la densité des organismes, de leurs cadavres et de leurs pelotes fécales sera variable et leur vitesse de sédimentation sera soit faible ( $\approx 1 \text{ m j}^{-1}$ ) voire nulle ou négative, soit très grande ( $100 - 500 \text{ m j}^{-1}$ ); les pelotes de certaines Salpes peuvent même sédimer à des vitesses de  $1000 \text{ m j}^{-1}$  (Lefèvre, Legendre et Rivkin, 1998 ). Le carbone fixé peut être métabolisé en surface (océan source de CO<sub>2</sub>), ou bien il sédimente au fond des océans et est incorporé aux roches calcaires et aux hydrocarbures fossiles (océan puits de CO<sub>2</sub>). Il y a donc lieu de distinguer dans ces modèles, la proportion de carbone métabolisé et celle de carbone exporté.

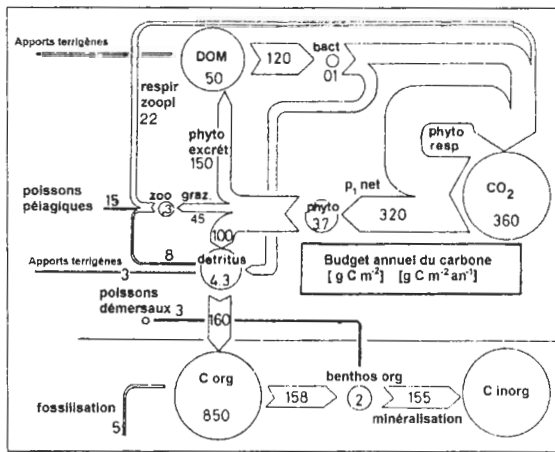


Fig. 4.1. Schéma conceptuel de l'écosystème planctonique à l'échelle de la Côte Belge. D'après Joiris *et al.* (1982).

Dans les modèles biogéochimiques, les voies trophiques sélectionnées vont directement des sources inorganiques aux puits atmosphériques et sédimentaires de carbonates, carbone organique et CO<sub>2</sub> et l'écosystème n'est traité qu'en simple étape entre la source inorganique et le puits. Ces modèles accentuent l'importance de processus spécialisés comme par exemple la fixation des carbonates dans les squelettes de Coccolithophoridées et de Foraminifères (Bolin, 1983) mais ne tiennent pas compte d'un minimum de diversité et de régulations des processus biologiques.

Les modélisateurs soucieux de déterminer les fractions exportées et recyclées du CO<sub>2</sub> assimilé ont distingué les productions phytoplanctoniques nouvelle et régénérée (Dugdale et Goering, 1967). On parle de production nouvelle lorsque l'assimilation d'azote a lieu aux dépens de l'azote minéral nitrique ou ammoniacal d'origine allochtone ramené dans les couches de surface par advection ou par mélange turbulent. On parle par contre de production régénérée lorsque le phytoplancton utilise l'azote recyclé par métabolisation et excrétion d'ammonium, d'urée ou de petits métabolites azotés dans les couches de surface.

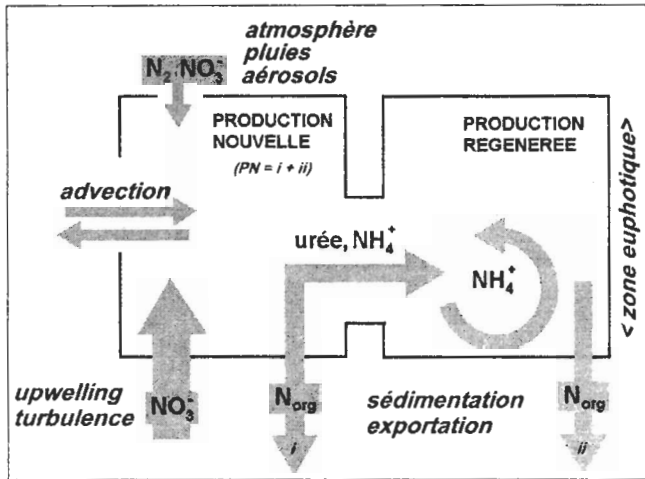


Fig 4. 2. Schéma synthétisant les principaux flux d'azotes lors de la production nouvelle et régénérée. D'après les concepts développés par Dugdale et Goering (1967), Epeley et Peterson (1979) et Legendre et Gosselin (1989).

La production nouvelle repose sur le flux d'azote venant de l'extérieur dans la zone euphotique. En milieu océanique, ce flux d'azote, essentiellement des nitrates, s'accomplit principalement à la base de la zone euphotique. A long terme, un équilibre s'établit entre le flux ascendant d'azote minéral sous forme de nitrates et le flux descendant d'azote organique particulaire. Epeley et Peterson (1979) ont postulé que la production nouvelle océanique devait être équivalente à l'exportation de matière organique à partir de la zone euphotique vers les profondeurs.

Les nitrates ne sont pas les seuls nutriments allochtones et l'eau profonde n'en est pas la seule source. Il existe en effet plusieurs sources et plusieurs formes d'azote allochtone significatives pour le phytoplancton: l'eau profonde (nitrates) et atmosphère ( $N_2$  gazeux, nitrate, ammonium et azote inorganique solubles) (Legendre et Gosselin, 1989). Remarquons que l'absorption d'azote gazeux par les Cyanobactéries fait logiquement partie de la production nouvelle.

Les modèles biogéochimiques négligent souvent le fait que la silice assimilée par le phytoplancton est peu métabolisée en surface et est presque entièrement exportée vers le fond (Nelson *et al.*, 1996). Il y a découplage entre le carbone et la silice dans les eaux de surface. La composition spécifique du phytoplancton, sa teneur en ions de poids moléculaire élevé (Si) et le mode d'arrangement des réseaux trophiques (filtreurs, carnivores ou autres) peuvent moduler la proportion des divers ions, lors du transfert de la matière organique dans l'écosystème. Les Diatomées riches en silice et les pelotes fécales denses produites lors de leur ingestion par les Copépodes sédimentent et exportent rapidement une partie du carbone vers les profondeurs. Par contre, la matière organique légère des nanoflagellés sans squelette, consommée par le microzooplancton, est reminéralisée en surface et ne sédimente guère.

#### 4.1.2. Les phases juvénile et mature de l'écosystème planctonique océanique

Dans les chapitres précédents, l'étude en parallèle de l'écosystème planctonique de trois sites très différents de l'océan mondial nous a montré que des assemblages biotiques planctoniques analogues se retrouvaient dans des mers très éloignées et très diverses sur le plan physique. Ces assemblages biotiques sont constitués d'espèces différentes mais appartenant à des groupes taxinomiques identiques et répondant aux variations des conditions environnementales par des processus biologiques similaires.

Cette constance dans les caractéristiques fonctionnelles de l'écosystème planctonique des divers océans, nous autorise à le décrire sur base d'un schéma commun à macroéchelle mais qui présente, à méso et microéchelle, diverses facettes selon la variabilité spatiale et temporelle des contraintes environnementales.

La variabilité temporelle de cet écosystème planctonique est liée à la séquence d'événements se reproduisant d'année en année, avec seulement de petits écarts par rapport à la moyenne. Sa variabilité spatiale est avant tout liée à celle des phénomènes physiques dans l'océan mais elle est aussi liée à la variabilité temporelle puisque la séquence des événements planctoniques n'est pas simultanée en tout lieu.

Cette variabilité a cependant ses limites, illustrées par deux états extrêmes, deux phases de l'écosystème planctonique que nous pourrions qualifier de "phase juvénile" et de "phase mature" selon la terminologie que Frontier (1999) applique à l'écosystème planétaire. Nous avons identifié ces phases pour les trois océans décrits précédemment. (fig. 4.3) (Tabl. 4.1) (Hecq *et al.*, 1992b, 1999; Hecq et Goffart, 1996).

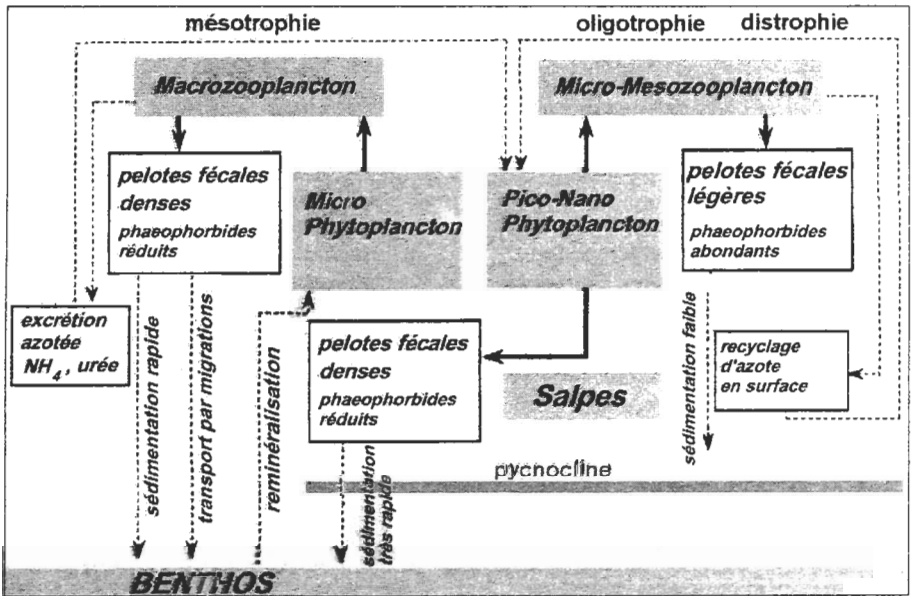


Fig. 4. 3. Les tendances antagonistes observées au sein de l'écosystème planctonique. Modifié d'après Hecq et Goffart (1996).

### (i) La phase juvénile de l'écosystème planctonique

La phase juvénile de l'écosystème planctonique se manifeste au printemps, après le mélange hivernal, dans les eaux de surface récemment stabilisées mais non encore stratifiées. Ces eaux sont riches en nutriments et particulièrement en nitrates. Dans ces conditions les silicates, non plus, ne sont généralement pas limitants et des cellules phytoplanctoniques de grande taille ( $> 20 \mu\text{m}$ ), typiquement des Diatomées, apparaissent et sont consommées par les Copépodes ou le macrozooplancton.

Cette phase est caractérisée par la dominance du réseau herbivore classique où la production de microphytoplancton à partir de nitrates mène aux poissons et aussi par la production, par le zooplancton, de grandes quantités de pelotes fécales, riches en matière organique, et leur exportation active vers le benthos. Pendant cette phase, le broutage par les Copépodes enrichit les pools de carbone et azote organiques dissous (DOC et DON) par gaspillage alimentaire et excrétion d'ammonium. La production nouvelle l'emporte sur la production régénérée. L'écosystème est peu diversifié et un petit nombre d'espèces peut donner lieu à la formation de poussées microphytoplanctoniques explosives (*bloom*), c'est à dire une brusque augmentation de biomasse algale, laquelle peut être suivie ou non de celle des niveaux trophiques supérieurs.

Tableau 4.1. Tableau comparatif des caractéristiques deux phases extrêmes de l'écosystème planctonique.

Phase juvénile	Phase mature
Production nouvelle	Production régénérée
Nutriments allochtones	Nutriments autochtones
Microphytoplancton	Picoplancton
	Nanophytoplancton
Dispersion	Agrégation
Limitée en lumière	Limitée en nutriments
Colonne d'eau homogène	Colonne d'eau stratifiée
Printemps	Eté
Divergences	Convergences
Mésozooplancton	Microzooplancton
Pelotes fécales denses	Pelotes fécales légères
Réseau herbivore	Réseau microbien
Sédimentation, exportation	Confinement surface
Diversité réduite	Diversité élevée
Production importante	Production modérée

Cette phase, qui se manifeste au printemps, aux moyennes et hautes latitudes, apparaît aussi à d'autres périodes et d'autres latitudes, en situation côtière ou à proximité de récentes remontées d'eau, dans des eaux homogènes verticalement et successivement aux périodes de mélange. Nous avons observé cette phase à la fin de l'hiver et au printemps, en Baie de Calvi et en Baie Sud de la Mer du Nord ainsi que lors de la fonte des glaces en Antarctique et à diverses périodes de l'année en régions de divergence, au voisinage des Fronts Liguro-Provençal et de Norvège.

Cette phase est renforcée par le fait qu'à ces époques la pycnocline n'est pas encore parfaitement constituée, ce qui permet un transfert de nitrates et de silicates, de la profondeur vers les couches de surface, comme nous l'avons mis en évidence en Baie de Calvi (Hecq *et al.*, 1988; Brohée *et al.*, 1989; Goffart, Prieur et Hecq, 1995) et en Mer du Nord (Hecq et Goffart, 1996).

## **(ii) La phase mature de l'écosystème planctonique**

La phase mature de l'écosystème planctonique est caractéristique des situations estivales en eaux fortement stratifiées et oligotrophes et prédomine dans les régions centrales des océans. Les nitrates, les silicates ou le fer sont limitants et la forte pycnocline empêche tout transfert de ces éléments vers les couches de surface. La production de petites cellules phytoplanctoniques est de type régénéré et se réalise au dépens de l'ammonium excrété par les hétérotrophes et accumulé pendant dans la phase juvénile. Cette phase mature de l'écosystème planctonique est caractérisée par la production de nanoplancton (2 à 20  $\mu\text{m}$ ) et de picoplancton (0.2 à 2  $\mu\text{m}$ ) et conduit au réseau microbien qui inclut des Cyanobactéries et de petits Eucariotes, des bactéries hétérotrophes et des Zooflagellés, consommés par des Ciliés (Azam *et al.*, 1983). Nous avons identifié cette phase en Méditerranée (Goffart, Prieur et Hecq, 1995) et en Mer du Nord (Hecq et Goffart, 1996), en été mais aussi dans l'Océan Austral en Région Périantarctique (Hecq *et al.*, 1999; Saggiomo *et al.*, 1994).

En phase mature, l'écosystème planctonique est moins productif en termes de biomasse, moins profitable aux poissons mais plus diversifié qu'en phase juvénile. En phase mature, la matière organique produite en surface y reste confinée et est peu exportée vers le benthos; les pelotes fécales sont peu nombreuses, peu denses et sédimentent à faible vitesse. Celles-ci peuvent même être récupérées par les organismes hétérotrophes (coprophagie). Des exceptions existent cependant, lors de l'apparition massive de Salpes, capables de filtrer aussi bien le pico et le nanoplancton. Quand, exceptionnellement des Diatomées ou des particules plus denses sont présentes dans le milieu, elles sont filtrées également par les Salpes et sont compactées sous forme de pelotes fécales très denses qui sédimentent à grande vitesse (1000  $\text{m j}^{-1}$ ) (Fortier, Le Fèvre et Legendre, 1994; Le Fèvre, Legendre et Rivkin, 1998). En Baie de Calvi, ce phénomène survient au mois de mai et juin quand le réseau microbien fonctionne déjà de manière active et que des invasions de Salpes apparaissent dans la baie.

### **4.1.3. La séquence des événements de l'écosystème planctonique**

Les exemples que nous avons traités dans les chapitre 2 à 4 montrent que la phase mature succède généralement à la phase juvénile. C'est le cas en Méditerranée durant le mois de juin. Après l'établissement de la pycnocline saisonnière, les macronutriments sont rapidement épuisés par la poussée de Diatomées. Ceci amène le développement d'une communauté planctonique où les microhétérotrophes assument l'essentiel du flux total de matière, en utilisant comme source principale de nourriture les détritiques formés pendant la poussée printanière. Il apparaît ainsi une séquence temporelle caractéristique d'événements planctoniques constitués par des niveaux trophiques différents qui se succèdent.

Ces phases se succèdent aussi dans l'espace. L'étalement des niveaux trophiques le long de la plume de l'Estuaire de l'Escaut en sont un exemple (Hecq, 1982; Nihoul et Hecq, 1984). Dans la masse d'eau enrichie par les apports de nitrates sortant de l'Escaut, l'écosystème est en phase juvénile. La production primaire est élevée et quelques pourcents de celle-ci sont utilisés localement par les herbivores. Le système est exporté vers le nord par le courant résiduel et évolue vers un système plus diversifié et mature qui contient une plus grande proportion de constituants microhétérotrophes (Hecq, 1982).

Des phases intermédiaires existent entre les phases juvénile et mature et ces états sont réversibles, comme nous l'avons montré en Baie de Calvi où des enrichissements successifs des couches de surface sont responsables d'une succession de phases juvéniles et matures à la fin du printemps (Hecq et Gaspar, 1980). Selon les océans, cette séquence prend des aspects différents (fig. 4.4).

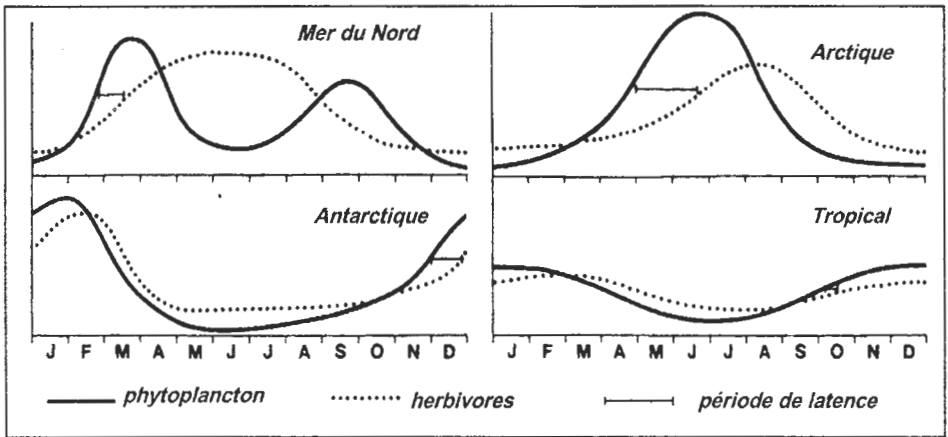


Fig. 4.4. Présentation schématique des variations saisonnières du phyto et du zooplancton dans différentes mers. D'après Williams (1984).

(i) Dans les eaux du large de la Mer du Nord, en Atlantique Nord et dans les eaux océaniques tempérées en général, au printemps, un pic de phytoplancton de forte intensité mais de courte durée est suivi par un pic zooplanctonique décalé de 15 jours environ. La diminution du phytoplancton peut être interprétée par la pression de prédation du zooplancton mais aussi par la diminution des nutriments disponibles. En automne, suite à la réapparition de nutriments, un second pic phytoplanctonique est à nouveau possible. Parallèlement à ces variations, une modification des constituants biochimiques des compartiments phyto et zooplanctoniques apparaît (Hecq, 1982).

(ii) En Baie Sud de la Mer du Nord, le second pic n'apparaît pas toujours.

(iii) En Antarctique et en Arctique, la lumière n'est suffisante qu'en été et il n'apparaît qu'un seul pic estival.

(iv) Dans le Pacifique Nord, le début du pic zooplanctonique et son intensité ne sont pas dépendants de la présence et de l'abondance du phytoplancton au début du printemps. Dans cette région, les nauplii des Copépodes *Calanus plumchrus*, qui dominent, naissent d'adultes qui ont passé l'hiver à grande profondeur (> 500 m) et pondu leurs oeufs au

printemps en absence de nutrition. De telle manière, les jeunes stades de ces animaux tirent profit de la moindre augmentation de biomasse phytoplanctonique qu'ils contrôlent. On n'observe donc jamais de véritable pic phytoplanctonique excepté à l'automne où la pression de broutage des Copépodes se relâche (Steele et Henderson, 1992).

(v) Dans les mers tropicales, aucune manifestation de maximum ou de minimum associé à un cycle saisonnier n'apparaît (Sournia, 1969). La succession de petites variations du phytoplancton suivies de celles du zooplancton semble due aux fluctuations des conditions météorologiques locales et aux mouvements des masses d'eau.

(vi) En Méditerranée, nous avons montré que la situation présente des caractéristiques à la fois de mer tempérée et de mer tropicale (Goffart, Hecq et Prieur, 1995). Très tôt au printemps, une poussée phytoplanctonique de type tempéré (phase juvénile) apparaît en surface et, en été, après la formation de la pycnocline un écosystème de type tropical (phase mature) apparaît.

#### 4.1.4. Le fonctionnement des réseaux alimentaires planctoniques

Dans l'écosystème planctonique, les voies trophiques correspondent aux axes de flux biogéniques, c'est-à-dire aux séries de processus responsables du transfert de matière entre compartiments minéraux, autotrophes et hétérotrophes. Ces voies peuvent être parallèles, ramifiées ou suivre des détours parfois complexes au sein de réseaux trophiques. En effet, les écosystèmes planctoniques ne sont des systèmes ni linéaires ni fermés. Les voies trophiques se ramifient et des entrées et sorties d'énergie et de matière ont lieu, à partir et vers d'autres systèmes.

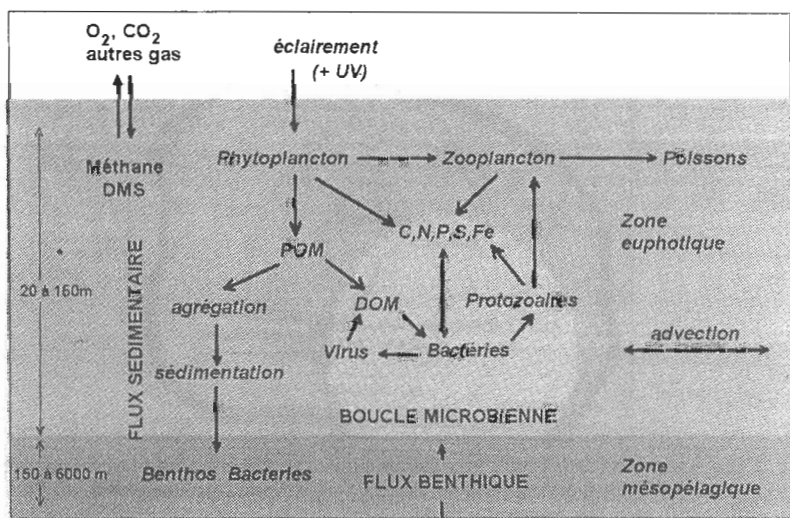


Fig. 4.5. Vue actuelle du réseau alimentaire planctonique, montrant le rôle de la boucle microbienne comme voie de passage privilégiée pour le flux de matière organique ainsi que la compétition entre les diverses voies trophiques principales, les réseaux herbivores et microbiens. D'après Azam (1998).



#### 4.1.4.1. L'importance des réseaux microbiens

La notion de chaîne alimentaire classique (Steele, 1974) mettait l'accent sur les niveaux microphytoplanctoniques et les niveaux méso et macrozooplanctoniques de l'écosystème. Elle a du être sérieusement revue pour tenir compte du système microbien, qui inclut le microzooplancton et le nano et le picophytoplancton (fig. 4.5) et qui constitue une seconde voie trophique, appelée initialement boucle microbienne (*microbial loop*) (Azam *et al.*, 1983).

#### 4.1.4.2. La boucle microbienne au niveau des agrégats organiques

En phase juvénile, les composants du réseau herbivore sont dispersés dans les couches de surface. Leur capacité de se déplacer, les conditions de turbulence et les concentrations en nutriments sont suffisantes pour favoriser les rencontres et un transfert optimal entre ces composants.

Par contre en phase mature, en milieu oligotrophe, ce type de dispersion est défavorable aux composants de la boucle microbienne et nécessite une trop grande dépense d'énergie pour assurer les échanges. La boucle microbienne, dont les composants sont peu mobiles, va bénéficier de la présence des agrégats organiques ou microparticules (fig. 4.6). Le substrat physique, constitué par la particule, génère des relations étroites au niveau de la boucle microbienne, bactéries, picoplancton et Flagellés hétérotrophes (Goldman, 1984). Ce type de maintien de la proximité des composants de la boucle microbienne existe également au niveau des microsphères d'exsudats (voir plus loin). Ce type d'agrégat, comme la symbiose chez les protistes d'ailleurs, sont des adaptations contre la dispersion et les pertes énergétiques en milieu oligotrophe. En milieu turbulent, cette adaptation est superflue et des réseaux plus dispersés peuvent agir.

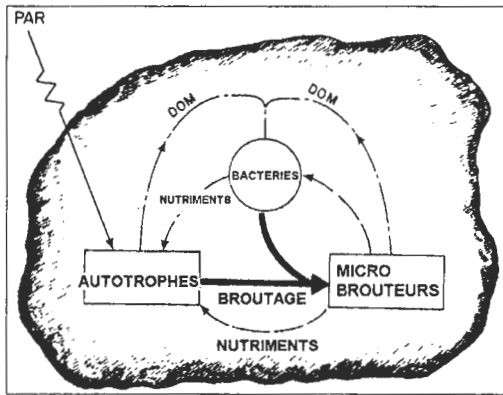


Fig. 4.6. Schéma conceptuel de la boucle microbienne dans un agrégat organique. Les organismes internes à cet agrégat ont une taille inférieure à 5  $\mu\text{m}$ . D'après Goldman (1984).

Ce type d'agrégat se retrouve au niveau des formes coloniales de *Phaeocystis*. Les cellules sont enroulées dans une enveloppe mucilagineuse, très riche en eau et composée de polysaccharides carbonés, dépourvus d'azote et peu appréciée par les bactéries. Les cellules absorbent l'azote et le phosphore et utilisent le mucilage comme substance de réserve. Chez

les colonies sénescentes, le mucilage est envahi par les protozoaires et les bactéries (Lancelot *et al.*, 1986).

#### 4.1.4.3. Le concept de réseau multivore

Les technologies actuelles ont montré l'importance actuelle du plancton microbien et sa contribution à la productivité de l'écosystème planctonique de sorte qu'on distingue actuellement, deux réseaux trophiques distincts dans l'écosystème planctonique: le réseau herbivore (*herbivorous food web*) qui domine la phase jeune de l'écosystème et le réseau microbien (*microbial food web*) qui domine la phase mature. Il y a lieu de distinguer le réseau microbien de la boucle microbienne (*microbial loop*) qui désigne le système clos où des Zooflagellés bactériivores produisent de la matière organique dissoute (DOM) qui est consommée par les bactéries hétérotrophes (Rassoulzadegan 1993).

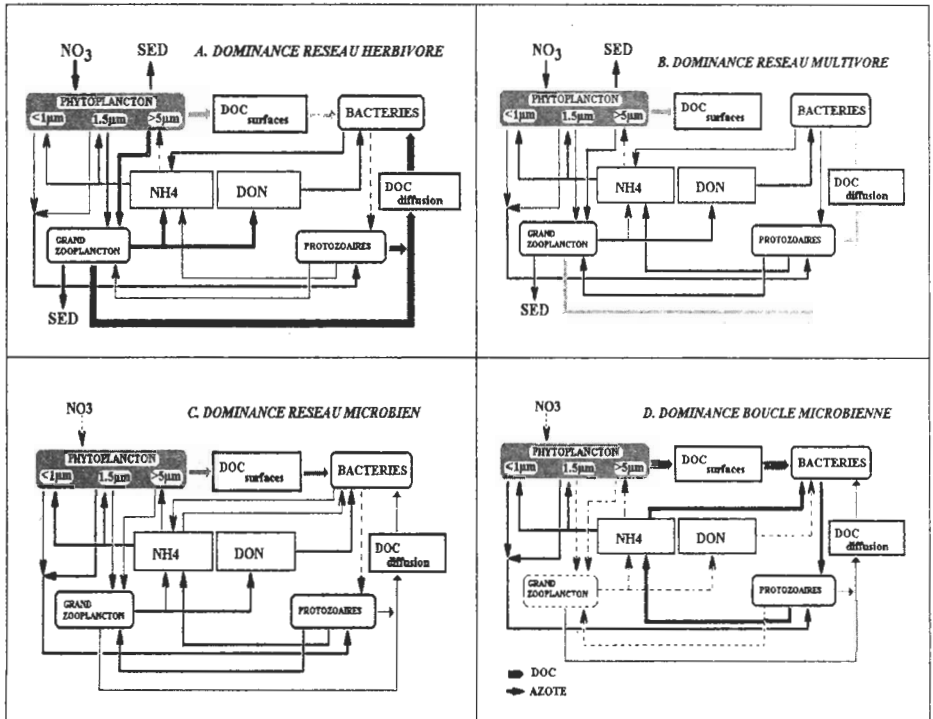


Fig 4.7. Sélection des divers flux intervenant dans les réseaux herbivore, multivore, microbien et la boucle microbienne. D'après Legendre et Rassoulzadegan (1995).

Considérant que le réseau herbivore et la boucle microbienne sont les deux états extrêmes d'un unique réseau alimentaire planctonique, Legendre et Rassoulzadegan (1995) ont montré la continuité existant entre ces extrêmes et défini la notion de réseau multivore (*mutivorous food web*) (fig. 4.7). Le réseau herbivore (qui, même dans sa phase la plus typique, contient des composants du réseau microbien) et la boucle microbienne apparaissent comme des états transitoires et instables de sorte que des réseaux trophiques de type microbien ou même multivore, de plus haute stabilité et de plus longue durée, sont généralement observés. Un tel continuum joue le rôle de lien entre deux pics

phytoplanctoniques saisonniers successifs, séparés dans le temps, et permet d'utiliser le spectre complet des nutriments qui apparaissent dans les eaux marines mais aussi celui de s'adapter aux diverses conditions physiques de la colonne d'eau (stabilité, turbulence, profondeur de la couche de mélange).

Legendre et Rassoulzadegan (1995) ont établi un certain nombre de règles de fonctionnement du réseau planctonique multivore. Elles nous permettent d'interpréter le passage entre les phases juvénile et mature de l'écosystème planctonique décrites précédemment et d'interpréter des situations particulières. Nous en tiendrons compte pour la construction du modèle:

(i) Le réseau trophique herbivore apparaît dans les eaux récemment stabilisées, riches en nitrates où la production primaire est nettement en excès sur le broutage. Les microhétérotrophes et l'ammonium dissous doivent également être en faibles concentrations. Ce système contribue au transfert d'azote du pool de nitrates allochtones au pool d'ammonium et d'azote organique dissous, ce qui favorisera plus tard la production de petites cellules phytoplanctoniques utilisables par les Protozoaires (Legendre et Rassoulzadegan, 1995).

(ii) L'apparition de poussées rapides et explosives de phytoplancton de grande taille (microphytoplancton) liées au réseau herbivore est une fonction directe de la présence de macronutriments (nitrates, ammonium, phosphates et silicates) et du temps de développement des brouteurs méso et macrozooplanctoniques. Elle est aussi une fonction inverse de la vitesse de broutage (Legendre, 1990). Il y a généralement un long délai entre la poussée des grandes cellules (1 semaine) et le début de leur broutage par les grands hétérotrophes (temps de croissance, migrations, invasions, etc.). Ce long délai est essentiel pour que la poussée de phytoplancton apparaisse. Nous avons constaté ces poussées tant en Méditerranée qu'en Mer du Nord et dans l'Océan Austral.

Par contre, si le broutage par le grand zooplancton est en phase avec la production du grand phytoplancton, aucune poussée n'apparaît. Nous observons ce cas, certaines années, en Baie de Calvi, lorsque l'hiver est peu venteux et que la stabilisation des masses d'eaux est précoce: le développement phytoplanctonique démarre très tôt, mais lentement, dans des conditions précaires de lumière. Les Copépodes ou les Euphausiacés exercent alors rapidement un contrôle sur les populations de grandes Diatomées qui ne manifestent pas de véritable poussée (Goffart, Hecq et Legendre, sous presse).

De leur côté, les petites cellules (pico et nanophytoplancton), liées au réseau microbien, sont soumises à une pression de broutage constante et en équilibre par les Zooflagellés et les Ciliés microzooplanctoniques, ce qui maintient leur biomasse à un niveau relativement constant.

(iii) Le réseau herbivore peut se manifester dans certains cas de conditions oligotrophes. La présence de grandes cellules qui se développent activement dans le bas de la zone euphotique dans les milieux fortement oligotrophes a été signalée (Goldman, 1988, 1993). Cette situation paradoxale s'explique par des événements de mélange de courte durée et localisés qui peuvent générer des apports de nitrates et la croissance des Diatomées et peuvent amener des poussées épisodiques (Legendre et Rassoulzadegan, 1995). Ce phénomène est observé, en été, entre le bas de la couche de mélange et le bas de la zone

euphotique, en Mer du Nord au niveau du Front de Norvège (Hecq et Goffart, 1996) et au large de Calvi au niveau du Front Liguro-Provençal (Goffart, Hecq et Prieur, 1995).

(iv) Le réseau herbivore peut se maintenir en permanence en Zone Marginale des Glaces. La ségrégation des grandes Diatomées dans la glace, les met à l'abri des consommateurs (Krill) et leur permet d'y développer une poussée avant la fonte (Hecq *et al.*, 1999). D'autre part, dans ces conditions extrême, à très basse température ( $< 2^{\circ}\text{C}$ ), où la photosynthèse peut encore avoir lieu mais où la croissance bactérienne et le métabolisme sont généralement très bas (Pomeroy et Wiebe, 1988), la boucle microbienne semblerait être supprimée. Dans ce cas, la destinée de la poussée phytoplanctonique est souvent la sédimentation massive de cellules intactes et de pelotes fécales (références dans Legendre, 1990), si bien qu'une grande proportion de la production autotrophe se retrouve dans le benthos ou dans les consommateurs planctoniques (Legendre et Rassoulzadegan, 1995). On en trouve des exemples en Mer de Ross, en Baie de Terra Nova, où le réseau microbien est absent et où les grandes Diatomées sont broutées par le Mollusque *Limacina helicina* qui produit un grand nombre de pelotes fécales qui sédimentent et qui sont consommées par des Amphipodes macrozooplanctoniques (Hecq *et al.*, 1999).

(v) Le réseau microbien domine dans l'écosystème planctonique en conditions oligotrophes car les petites cellules phytoplanctoniques ont un rapport surface volume plus élevé et donc une plus grande efficacité d'absorption des nutriments que les grandes cellules.

(vi) La dominance de l'écosystème planctonique par la boucle microbienne est favorisée par une faible production du grand phytoplancton, par un faible broutage par le grand zooplancton et une faible excrétion ammoniacale de celui-ci. C'est le cas des régions oligotrophes où l'apport allochtone des nutriments est généralement faible et où les grandes cellules sont minoritaires dans le stock et la production de phytoplancton (Legendre et Rassoulzadegan, 1995). Dans ces régions, les microparticules et les exsudats du petit phytoplancton ne sont pas dispersés et peuvent être utilisés par les bactéries hétérotrophes. Il existe des situations oligotrophes où de grandes biomasses bactériennes (jusqu'à 8 fois celle du phytoplancton) résultent à la fois de la très faible prédation sur les bactéries et des taux de croissance des bactéries beaucoup élevés que ceux du phytoplancton (Rassoulzadegan, 1990). Un tel déséquilibre entre phytoplancton et bactéries serait dû à une diminution provisoire des brouteurs Protozoaires et implique une compétition pour l'ammonium avec le phytoplancton, favorable aux bactéries. La situation sera plus équilibrée si les microbrouteurs reprennent le contrôle de la production bactérienne. Nous n'avons jamais rencontré cette situation dans les mers décrites précédemment mais elle semble typique des eaux très oligotrophes et chaudes de la Mer des Sargasses (Fuhrman *et al.*, 1989) du Gyre Central Nord Pacifique et de la Baie sud de Californie (Cho et Azam, 1990).

#### **4.1.5. La complexité des régimes alimentaires et son influence sur le fonctionnement des réseaux.**

La sélection d'un réseau herbivore ou omnivore est contrôlé par la quantité et le rapport entre les nutriments (eutrophisation, oligotrophie, etc.). En conséquence, la limitation par

les nutriments détermine également la spécificité des consommateurs et la redistribution de la matière organique. Cette vision simplifiée et résumée de l'écosystème planctonique sous-entend des processus adaptatifs des consommateurs qui contrôlent le déterminisme de la chaîne alimentaire. Certaines incertitudes subsistent et méritent d'être signalées.

#### **4.1.5.1. Le rôle des virus dans l'écosystème planctonique**

Des développements récents ont mis en évidence le rôle potentiel des virus à divers niveaux des réseaux planctoniques. D'une taille comprise entre 0.02 et 0.2  $\mu\text{m}$ , ils atteignent des concentrations de  $10^7$  à  $10^8$  virus  $\text{l}^{-1}$  dans l'océan oligotrophe et dépassent  $10^9$  virus  $\text{l}^{-1}$  dans les eaux côtières riches. Ils infectent une grande quantité de cellules hôtes de l'écosystème planctonique: bactéries hétérotrophes, Cyanobactéries et phytoplancton eucaryote mais la plupart sont bactériophages (Cochlan *et al.*, 1993).

Les virus sont capables de détruire de 2 à 24% de la population bactérienne par heure. Si les bactéries doublent leur nombre une fois par jour, les virus sont responsables de 8 à 26% de leur mortalité journalière. Les mêmes calculs suggèrent qu'ils sont responsables de la mortalité de 5 à 10% des Cyanobactéries (Fuhrman et Suttle, 1993).

La mortalité du phytoplancton causée par les virus est peut être le mécanisme jusqu'ici inexplicable de la lyse des cellules (Cottrell et Suttle, 1991) ainsi que des pertes de carbone inorganique en excès par rapport à la production primaire (Proctor et Furman, 1990). Cette lyse virale peut être le responsable de 25 à 100% de la mortalité d'une poussée de *Emiliana huxleyi* (Coccolithophoridée) (Bratvak *et al.*, 1993) et peut causer la fin de cette poussée.

Des conditions de limitation en phosphates mais non en nitrates semblent réduire l'infection par les virus (Bratvak *et al.*, 1993). L'effet de contrôle est probablement lié aux faibles valeurs de N:P (ce qui reflète un faible rapport protéines: acides nucléiques) chez les virus relativement aux algues.

Le rôle des virus reste à préciser mais ces organismes sont impliqués dans de nombreux processus importants de l'écosystème: la fin des poussées phytoplanctoniques, la libération de carbone organique dissous (DOC) par le phytoplancton et les bactéries, l'aide à l'agrégation de DOC dans les particules amorphes et la maintenance de la diversité des hôtes.

#### **4.1.5.2. La complexité des régimes alimentaires microbiens**

Les organismes microzooplanctoniques, de taille inférieure à 200  $\mu\text{m}$ , ont une alimentation principalement hétérotrophe phagotrophe qui s'exerce sur le nano et le picophytoplancton et sur le bactériophytoplancton. Ils ingèrent également une partie significative du matériel organique détritique. Ils libèrent de la matière dissoute, minérale et organique et contribuent activement à la régénération d'azote ammoniacal favorable à la production de nanoplancton (Taylor, 1982). Le développement de nouvelles techniques de comptage a permis de mettre en évidence que les densités de Protozoaires sont beaucoup plus élevées que ce qui était initialement pensé. Leur rôle est avant tout d'exporter la matière organique d'origine pico et nanoplanctonique vers le macrozooplancton qui, mis à part les gélatineux, est incapable de la consommer directement pour des raisons dimensionnelles (fig. 4.8).

Chez les organismes planctoniques de grande taille, les fonction autotrophes et hétérotrophes sont clairement associées respectivement au phytoplancton et au zooplancton. Il n'en va pas de même chez les organismes des réseaux microbiens où la distinction entre Protozoaires hétérotrophes et Protophytes autotrophes n'est pas absolue. En effet, l'hétérotrophie est répandue parmi les Protophytes et l'autotrophie l'est chez les Protozoaires.

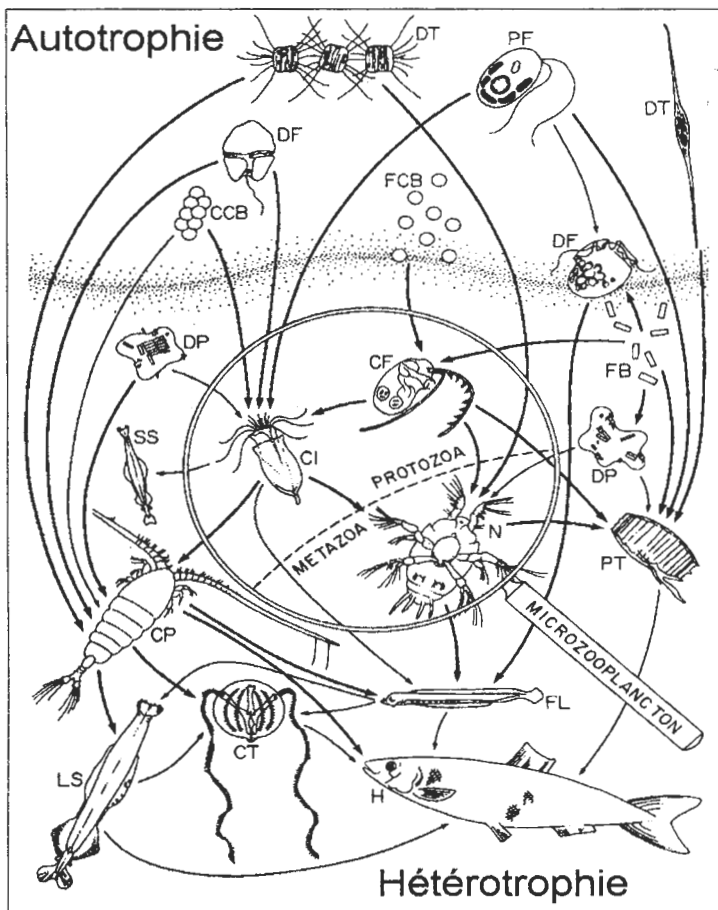


Fig. 4.8. Relations trophiques mettant en cause le microzooplancton. L'épaisseur des flèches correspond à l'importance plus ou moins grande de la liaison. CI, Ciliés; CF, Flagellé sans pigment; PF, Flagellé pigmenté; N, nauplius; DT, Diatomée; DF, Dinoflagellé; DP particule détritique; FCB, Cyanobactéries libres; CCB, Cyanobactéries agglomérées; FB, bactéries libres; PT, Tunicier pélagique; SS, petit Chétognathe; LS, grand Chétognathe; CP, Copépode; CT, Cténaire; FL, larve de Poisson; H, Poisson s'alimentant. D'après Conover (1982).

Parmi les Protophytes, de nombreuses espèces de Dinoflagellés ont perdu leur chlorophylle et se nourrissent hétérotrophiquement de picoplancton ou de bactéries ou forment des associations avec des organismes symbiotiques pigmentés (Lessard et Smith, 1986).

De nombreux Phytoflagellés sont mixotrophes. Ils possèdent des chloroplastes et absorbent des particules solides ou des molécules organiques en solution (Longhurst, 1989). Les Dinoflagellés tant photosynthétiques que dépigmentés adoptent divers mécanismes pour capturer des particules alimentaires. Ces mécanismes font appel au développement d'un simple pseudopode, enrobant les particules, ou encore à l'exsudation, chez *Ceratium*, d'un réseau de réticule cytoplasmique dans lequel viennent s'empêtrer des Diatomées et des petits Flagellés (Longhurst, 1989). Certains de ces mécanismes peuvent avoir des conséquences impressionnantes: le petit Dinoflagellé *Protoperdinium* utilise un pseudopode englobant pour ingérer des Diatomées de même taille ou plus grandes que lui; il peut ingérer jusqu'à 23 Diatomées par jour et atteindre un taux de croissance de 1.7 divisions par jour (Jacobsen, 1987).

Chez les Protozoaires, la plupart des taxa dont les dimensions permettent de s'accommoder de symbiontes (Cyanobacteries, Chrysomonades, Prymnesiomonades, Cryptomonades, et Dinoflagellés) sont connus pour entrer dans de telles associations (Taylor, 1982). Les symbiontes peuvent apparaître intérieurement ou extérieurement et les protistes peuvent développer des organelles pour les accueillir et une étroite conjonction de cytoplasme peut même intervenir entre les deux organismes. Le phénomène de symbiose est fréquent et crée une relation complexe similaire à celles qui existent dans l'écosystème des récifs coralliens. Il permet de concentrer les niveaux trophiques interdépendants dans un espace restreint en milieu oligotrophe, à condition de disposer de suffisamment de protistes pour jouer le rôle d'hôte pour les symbiontes et pour modifier le métabolisme de la communauté et le flux d'énergie au travers de l'écosystème (Lewis, 1981).

Ce type d'association, très fréquent en phase mature dans l'écosystème planctonique méditerranéen est très fonctionnel et peut être très abondant. Dans les eaux côtières de la Nouvelle-Angleterre, où à certaines saisons la biomasse des Ciliés est équivalente à celle du zooplancton plus grand, environ 50% de ces Ciliés contiennent des plastides (Stoecker et Capuzzo, 1990). Ces Ciliés plastidiés peuvent contribuer pour 1 à 7% à la production autotrophe printanière dans le Golfe du Maine et le Banc Georges et pour 25% à la production autotrophe des cellules comprises entre 20 et 200  $\mu\text{m}$ . Le Cilié plastidié *Laboea* contient autant de chlorophylle *a* par unité de volume et est aussi photosynthétique que le microphytoplancton, de telle sorte que les plastides symbiotiques peuvent contribuer à près de 40% du budget de carbone du Cilié (Stoecker et Capuzzo, 1990). Des mesures d'assimilation de  $^{14}\text{C}$  dans diverses espèces de Ciliés plastidiés ont montré que les paramètres de la fonction autotrophe (en relation avec la lumière et la température) peuvent être très semblables à ceux des algues libres.

Tous ces modes mixtes d'alimentation à la fois hétérotrophe et autotrophe apparaissent quasi exclusivement en phase mature, en conditions oligotrophes, et constituent une réaction à la dispersion des éléments nutritifs et des niveaux trophiques dans la colonne d'eau (Swanberg, 1985).

#### **4.1.5.3. Le rôle pivot du méso et du macrozooplancton**

Le zooplancton joue un rôle de pivot dans l'écosystème planctonique. Il contrôle le seuil minimum de concentration du phytoplancton et la distribution des classes de taille de celui-

ci. Par la production de pelotes fécales et les migrations, il exporte vers le fond des océans la part de la production phytoplanctonique qu'il ingère mais qu'il n'assimile pas. Par l'assimilation, il sélectionne la nature des molécules organiques et assure un découplage entre les ions constitutifs de la matière. Par l'excrétion, il convertit une part de la production nouvelle en production régénérée. Et enfin, par sa prédation, il transmet une part de la production phytoplanctonique qu'il assimile vers les poissons.

Ce rôle pivot répond à certaines contraintes alimentaires et dépend de l'état juvénile (réseau herbivore) ou mature (réseau microbien) de l'écosystème planctonique (Hecq et Goffart, 1996).

i) La vision traditionnelle de la simple alimentation automatique doit être remplacée dans la plupart des groupes taxinomiques par un processus plus complexe où interviennent des mécanismes de régulation de l'ingestion et de l'assimilation par les caractéristiques environnementales et internes. En général, les petites particules pico et nanoplanctoniques (approximativement  $< 5 \mu\text{m}$ ) sont capturées par filtration (*suspension feeding*), par le microzooplancton, les Salpes, les Appendiculaires et les petits Copépodes filtreurs. Par contre, les cellules plus grandes (Diatomées et microzooplancton) sont activement poursuivies et capturées grâce aux mouvements coordonnés des appendices céphalothoraciques par les grands Crustacés planctoniques.

ii) Les pelotes fécales des Copépodes contiennent plus ou moins de silice selon le type de nourriture: Diatomées ou Flagellés. Ceci affecte la densité et la vitesse de sédimentation. En phase juvénile de l'écosystème planctonique, suite à l'ingestion de Diatomées, les pelotes fécales sont très denses et sont exportées vers le benthos. Par contre en phase mature, en absence de Diatomées, les pelotes fécales sont de plus petite taille, moins denses et moins nombreuses. Elles sédimentent moins vite et sont recyclées en surface. Le petit phytoplancton, ses cellules mortes et les pelotes fécales qui les contiennent peuvent cependant être exportées vers le fond par des moyens qui font appel à l'adsorption sur des particules plus denses ou à l'incorporation dans des pelotes fécales plus denses par les Salpes (Legendre et Le Fèvre, 1995).

iii) La prise de nourriture par le zooplancton n'est pas continue et est souvent la plus intense au milieu de la nuit comme nous l'avons montré en Méditerranée et en Mer du Nord (Daro et Hecq, 1981; Hecq, Sainvitu et Dauby, 1984). Les processus métaboliques et de croissance du mésozooplancton dépendent quantitativement de la nutrition mais ne sont pas simultanés à l'ingestion. Les effets de cette ingestion ne se font sentir qu'après une période de latence de 20 minutes à 2 heures sur la production de pelote fécales, de 12 heures sur l'excrétion d'ammonium et d'urée et de 24 heures sur la production d'œufs (Daro et Hecq, 1981; Checkley *et al.*, 1992). Une conséquence de ce temps de latence est que le zooplancton, affecté par les cycles diurnes de migration, va exporter activement ses produits du métabolisme (excrétion, œufs) à des profondeurs différentes de celles où la nutrition a eu lieu. Globalement, un transport de matière organique phytoplanctonique par le zooplancton vers une autre échelle a lieu (Hecq et Goffart, 1996).

iv) Alors que la distribution verticale et temporelle du phytoplancton est strictement liée à celle des couches superficielles de la colonne d'eau, la distribution des brouteurs zooplanctoniques est beaucoup plus grande et varie selon l'espèce et le stade de



développement. A titre d'exemple, en Mer de Ross, au moment de la fonte des glaces, deux espèces macrozooplanctoniques herbivores, l'Euphausiacé *Euphausia superba* et le Mollusque *Limacina helicina* sont susceptibles de consommer la même communauté microphytoplanctonique de Diatomées. Cependant, ces deux espèces n'ont pas la même distribution verticale: *E. superba* se maintient entre 10 et 40 m de profondeur et *L. helicina* entre 0 et 10 m. La première espèce est consommée par les poissons, les mammifères et les oiseaux plongeurs (manchots) et la seconde est consommée par les oiseaux de surface (Hecq et Guglielmo, 1992, Hecq *et al.*, 1999). Cette différence spécifique est responsable de la direction de l'aiguillage { Poissons <--Zooplancton--> Oiseaux } qui influence ainsi la redistribution du matériel organique vers les niveaux trophiques supérieurs de l'écosystème pélagique. Les migrations peuvent moduler ces phénomènes.

v) La dynamique du zooplancton et le recrutement de jeunes individus sont limités par la reproduction. Bien que la production, la viabilité et la croissance des œufs de Copépodes soient limitées par la quantité de nourriture ingérée (Marshall et Orr, 1972), il a été montré que l'ingestion de nourriture inadaptée par les femelles pouvait arrêter le développement des œufs et leur éclosion. Ainsi, en laboratoire, la consommation de deux Diatomées (*Chaetoceros curvisetum*, et *Phaeodactylum tricornutum*) par les femelles du Copépode *Centropages typicus*, se traduit par la ponte d'œufs de qualité médiocre dont le pourcentage d'éclosion n'est que de 20%. Par contre, la consommation du Flagellé *Isochrysis galbana* induit la production journalière d'une soixantaine d'œufs viables qui se développent jusqu'à l'éclosion (Ianora *et al.*, 1995). L'impact négatif de la Diatomée (*Thalassiosira rotula*) sur la reproduction de *Calanus helgolandicus* a été montré également (Poulet *et al.*, 1994). Ce type de contrainte alimentaire qualitative mériterait d'être étudié dans le milieu naturel où on peut supposer que, dans la phase juvénile où dominant le réseau herbivore et les Diatomées, la reproduction des copépodes n'est guère favorisée bien que leur croissance individuelle soit élevée. Par contre, pendant la phase mature où domine le réseau omnivore et les phytoflagellés, la situation se renverse au profit d'une intense production d'œufs viables. Il est possible que ce soient des contraintes alimentaires de ce type qui interviennent dans le blocage du développement de *Calanus helgolandicus*, au stade copépodite CV, observé dans les eaux profondes et froides de la Tranchée Norvégienne (Hirche, 1983; Hopkins *et al.*, 1984; Boucher, 1988).

vi) Le zooplancton a la capacité de subsister en état de jeûne pendant de longues périodes en accumulant, comme les Copépodes, des stocks importants de lipides, utilisables en période de disette. Ce procédé augmente le temps de résidence de ces organismes dans la colonne d'eau et permet de faire le lien entre plusieurs poussées phytoplanctoniques éloignées dans le temps (Chapelle, Gilles et Hecq, 1980; Hecq et Gaspar, 1980; Hecq, Gaspar et Dauby, 1981a,b). Cette capacité de survie pendant une longue période permet au zooplancton d'être exporté via la circulation résiduelle sur des distances de plusieurs centaines de kilomètres. Ceci assure, sa propre redistribution mais aussi celle de la matière organique produite localement comme c'est le cas dans la plume de l'Estuaire de l'Escaut.

#### 4.1.6. La notion de ‘classes de taille - groupes fonctionnels’ dans un modèle d'écosystème planctonique

Le spectre des tailles des producteurs et consommateurs du réseau planctonique est distribué sur très large échelle comprise entre  $10^{-6}$  m et 1 m soit sur 6 ordres de grandeur. Les stratégies alimentaires et les adaptations aux contraintes physiques en sont d'autant diversifiées. La distribution des tailles n'est pas continue et il apparaît des classes de taille bien individualisées qui correspondent à des groupes taxinomiques identifiables (fig. 4.9). Ceci permet, dans une certaine mesure, d'utiliser ces classes de taille dans les modèles comme des variables séparées ayant chacune une identité trophique (Moloney et Field, 1991). On constate un rapport de taille proie: prédateur compris entre 0.05 et 0.15.

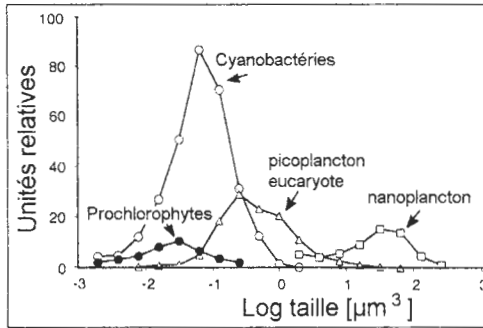


Fig. 4.9. Abondance relative des organismes planctoniques de diverses tailles dans les eaux méditerranéennes. D'après Valiela (1995).

La tendance actuelle est d'élaborer des modèles tenant compte à la fois des classes de taille et des niveaux alimentaires fonctionnels. Le schéma conceptuel pratique de base de ce type de modèle inclut les flux de la matière organique dissoute, via le bactérioplancton et le retour vers les protistes (fig 4.10). Il incorpore les notions actuelles concernant les Cyanobactéries et la boucle microbienne. Il répond au besoin de distinguer la production autotrophe nouvelle (basée sur les nitrates) et régénérée (basée sur l'ammonium) (Fenchel, 1988).

La généralisation d'une valeur, comprise entre 0.05 et 0.15, pour le rapport entre la taille des proies et celle des prédateurs n'est pas toujours applicable. La valeur de ce rapport est beaucoup plus grande que 0.1 chez les protistes alors que des valeur de 0.001 sont communes pour les métazoaires (Longhurst, 1989). Des rapports de taille normaux de 0.1 sont observés dans le réseau herbivore classique, chez les Copépodes, Chétognathes et poissons mais des rapports supérieurs à 1 existent chez les carnivores (Copépodes carnivores se nourrissant de larves de poissons). Enfin, des valeurs très basses du rapport se trouvent chez les Tuniciers (e.g. *Oikopleura*, *Salpa*), les grands filtreurs comme les Euphausiacés et les Poissons Clupéidés (*Brevoortia*, *Ethmalosa*) qui filtrent les Diatomées planctoniques. Des stratégies de filtration de petites particules existent chez les Appendiculaires qui secrètent une chambre de filtration au moins dix fois plus grande que leur propre taille et chez les petits Mollusques planctoniques qui secrètent un réticule de mucus pour capturer le plancton. Enfin, des barrières de viscosité existent entre les classes

de taille. Comme la variabilité des tailles du plancton s'étale sur 5 à 6 ordres de grandeur, à la limite entre la turbulence et la viscosité, ceci peut avoir son importance.

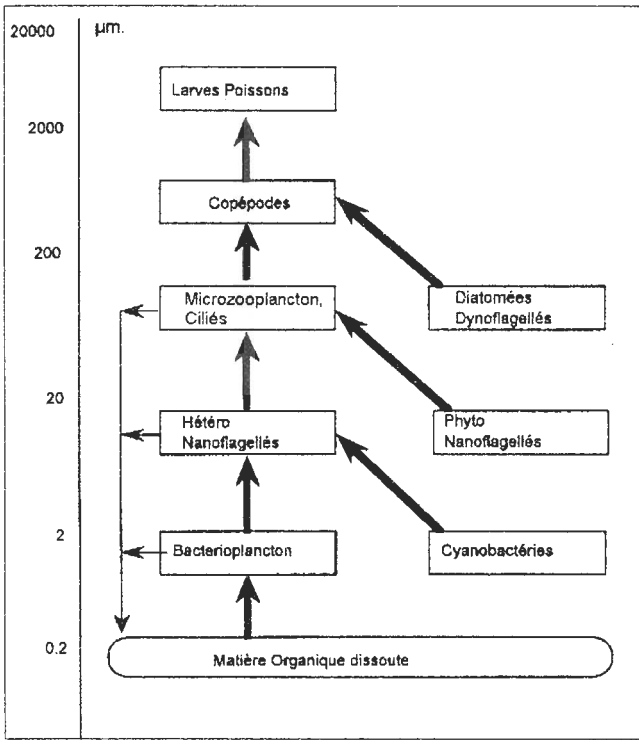


Figure 4. 10. Principales classes de taille et type d'interactions dans l'écosystème planctonique. Adapté d'après Fenchel (1988). Tailles: picoplancton (<2 µm), nanoplancton (2-20 µm), microplancton (20-200 µm), mesoplancton (200 µm - 2000 µm), macroplancton (2000 µm - 20000 µm) et mégaplancton (>20000 µm).

Un groupe de discussion d'une centaine de chercheurs orientés vers la protistologie (NATO Advanced Study Institute on Protistan Ecology - Plymouth, 1988) a établi un schéma de conceptuel plus complexe tenant compte de toutes les relations alimentaires fonctionnelles et des classes de taille des niveaux microbiens (fig 4.11). Ce schéma traite le réseau alimentaire planctonique comme un système ouvert et limite le matériel particulaire qui sédimente à des tailles comprises entre 20 µm et 2 mm. Il tient compte à la fois de la sédimentation rapide des poussées de Diatomées et de Coccolithophoridées ainsi que la plongée des pelotes fécales et carcasses de Métazoaires. Ce modèle de Plymouth n'identifie actuellement que les flux internes entre compartiments agrégés par dimension mais s'éloigne du modèle de simple flux linéaire de la simple chaîne alimentaire classique. Il tient compte des *by pass*, c'est à dire le saut d'une dimension. Par analogie, la matière est transmise des petits organismes vers les plus grands via un réseau alimentaire réticulé

complexe. Ce schéma reste cependant peu explicite pour les niveaux supérieurs de l'écosystème planctonique.

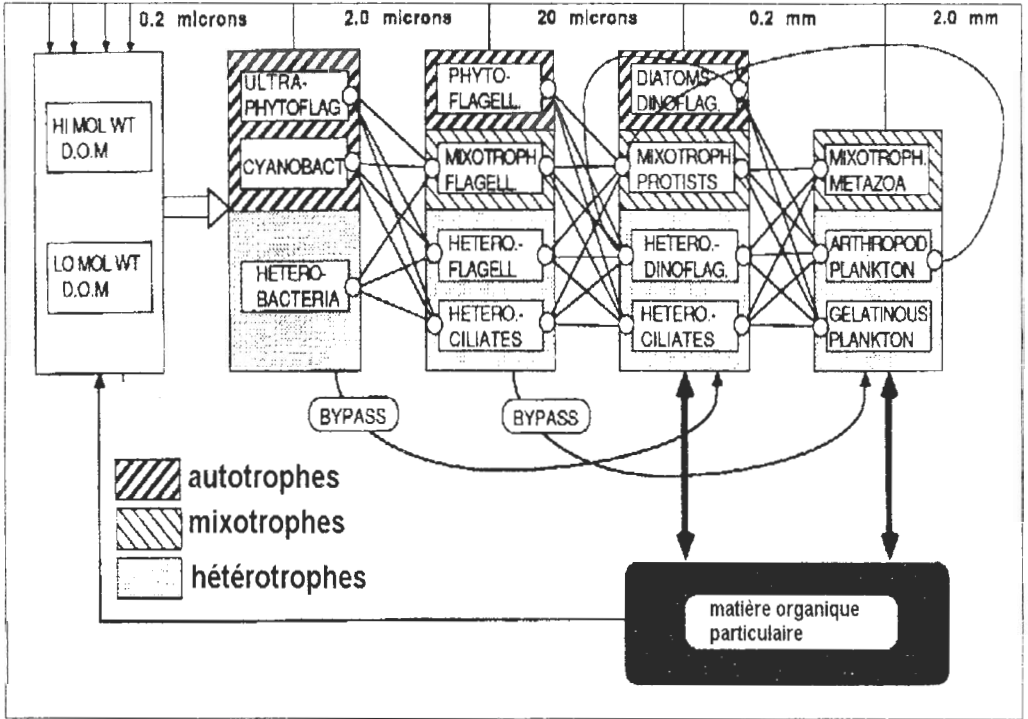


Fig 4.11. Modèle de Plymouth (NATO Advanced Study Institute on Protistan Ecology - Plymouth, 1988). D'après Longhurst (1989).

#### 4.1.4. Le couplage avec le benthos

Dans l'océan, une part importante de la poussée printanière de Diatomées des hautes et moyennes latitudes sédimente et se retrouve, non consommée, à quelques milliers de mètres en profondeur. Ces cellules sont observées sur le fond, sous la forme d'une pellicule verte de Diatomées (appelée mat) pendant une brève période avant d'être dégradées ou consommées par l'écosystème benthique.

En milieu côtier, par contre, comme dans la Baie oligotrophe de Calvi, les relations entre le plancton et le benthos sont plus complexes et on assiste à une véritable compétition pour la prise des nutriments entre ces deux écosystèmes. En été, comme la profondeur de la baie n'est guère supérieure à une cinquantaine de mètres, la couche de mélange atteint le fond et l'écosystème benthique, dont l'herbier de Posidonies, y est inclus (Bay, 1978).

Les écosystèmes planctonique et benthique répondent globalement à des facteurs de contrôle communs (macro-nutriments, éclairage, température) qui gèrent la dynamique saisonnière de l'écosystème. A plus petite échelle, les assemblages biotiques qui composent ces écosystèmes sont sous l'influence de facteurs de contrôles plus spécifiques (micro-

nutriments, qualité de lumière, turbidité, turbulence, prélèvements, pollutions, etc..) qui peuvent, localement ou temporairement, amener à l'avantage compétitif de l'un ou l'autre de ces assemblages qui adaptent leur biomasse, leur production et la structure de leurs communautés. Pour cette raison, à diverses périodes de l'année, ces assemblages entrent en compétition pour les nutriments, la lumière ou le substrat (fig. 4.12).

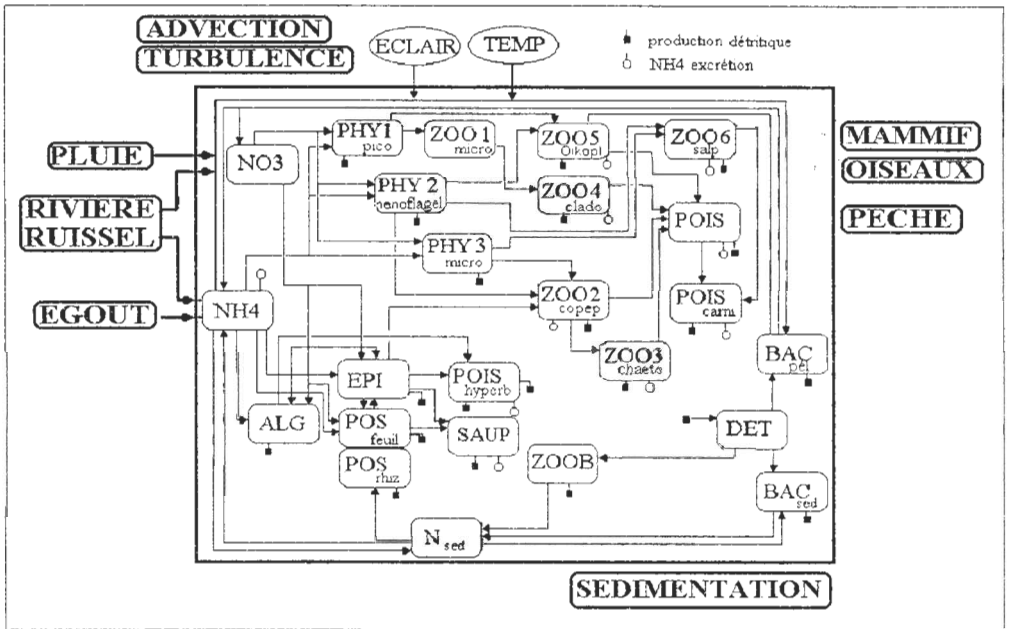


Fig. 4.12. Schéma conceptuel du modèle de l'écosystème planctonique de la Baie de Calvi et de ses principales interactions avec le benthos; E éclairage; T, température. Le cadre épais comprend le domaine du modèle. Chaque boîte correspond aux variables d'état. Les flèches en trait plein indiquent les processus de gain et de perte des variables d'état.

Les facteurs qui contrôlent cette compétition présentent une variation cyclique saisonnière classique, mais ils peuvent également être modulés par des processus physiques et anthropiques variant selon la saison, l'année et la position dans la baie mais d'importance approximativement égale. Ces processus-clés sont: (i) les interactions mer-atmosphère (modulées par le vent, la turbulence et la circulation superficielle ainsi que les apports atmosphériques); (ii) la pluviosité (effets directs et indirects par alluvions et ruissellement); (iii) la circulation associée à la proximité du canyon sous-marin (upwelling, circulation verticale, advection d'organismes macroplanctoniques et de micronutriments); (iv) les apports anthropiques (population de base et estivale, pêches, aquaculture, mise en réserve, traitement des eaux usées); (v) les variations climatiques inter-annuelles.

La Posidonie (*Posidonia oceanica*) et ses épiphytes jouent un rôle majeur dans la production primaire benthique (Gobert *et al.*, 1995; Pergent *et al.*, 1999; El Khalay *et al.*, 2000). Ces phanérogames peuvent absorber des nutriments à la fois par les racines et par les feuilles (Izumi et Akihiko, 1982) et sont des producteurs primaires efficaces même en concentration faible en nutriments. Elles peuvent excréter de la matière organique dissoute

et les feuilles mortes libèrent des nutriments et de la matière particulaire dans la colonne d'eau. En région de grande abondance, les Posidonies contrôlent le recyclage des nutriments à la fois dans les sédiments et dans la colonne d'eau et influencent la disponibilité en nutriments pour les autres composants phytobenthiques et planctoniques.

Dans la réalité, selon les années, les conditions atmosphériques et les concentrations en plancton et en particules sédimentaires imposent des variations de la turbidité de l'eau et des modifications du cycle saisonnier d'éclairement disponibles pour les phanérogames.

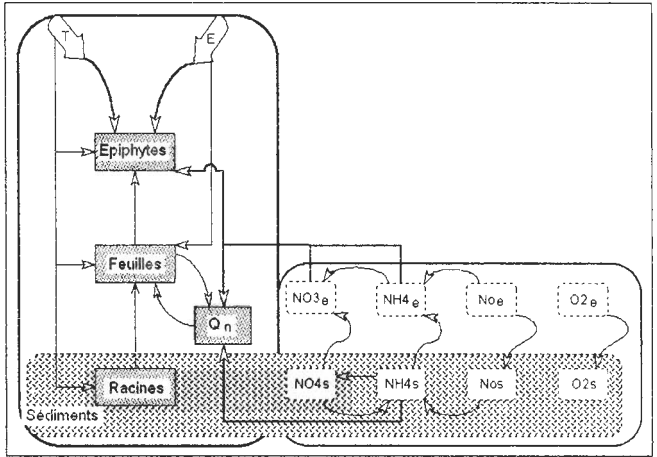


Fig. 4.13. Schéma conceptuel représentant les interactions entre les variables principales affectées au modèle de l'herbier de Posidonies. D'après El Khalay *et al.*, (2003).

## 4.2. Les contraintes physiques et la variabilité de l'écosystème planctonique

### 4.2.1. Les échelles spatiotemporelles de l'écosystème planctonique

Les recherches que nous avons développées en Méditerranée, dans l'Océan Austral et en Mer du Nord, ont montré combien la variabilité spatiale et temporelle de l'écosystème planctonique est conditionnée par celle des phénomènes physiques dans l'océan. Ceci est valable à toutes les échelles. Les processus planctoniques, relatifs aux individus, aux populations et aux communautés, ont des ordres de grandeur, des échelles de temps (durée de vie d'une cellule ou d'un stade de développement, temps de génération d'une population) et d'espace (distribution des essaims, dimension des populations, zone d'étendue) caractéristiques. Les chapitres précédents illustrent que, dans l'océan, les processus planctoniques répondent à des contraintes physiques telles que la pénétration de la lumière, la turbulence, la formation des glaces, la diffusion des masses d'eau et l'advection par les courants. De leur côté, ces contraintes physiques varient sur une large échelle de sorte que seul un nombre limité de processus physiques peut influencer les événements planctoniques de même échelle.

A l'échelle moléculaire, l'état des composés organiques isolés est contrôlé par des processus photochimiques, thermiques, d'oxydoréduction et de diffusion moléculaire.

A microéchelle, les possibilités de capture d'une bactérie par un Cilié sont liées à la viscosité et la turbulence.

A l'échelle de  $10^{-2}$  à  $10^1$  m, les phénomènes agrégatifs (essaims) sont contrôlés par des mécanismes comportementaux mais également par la turbulence.

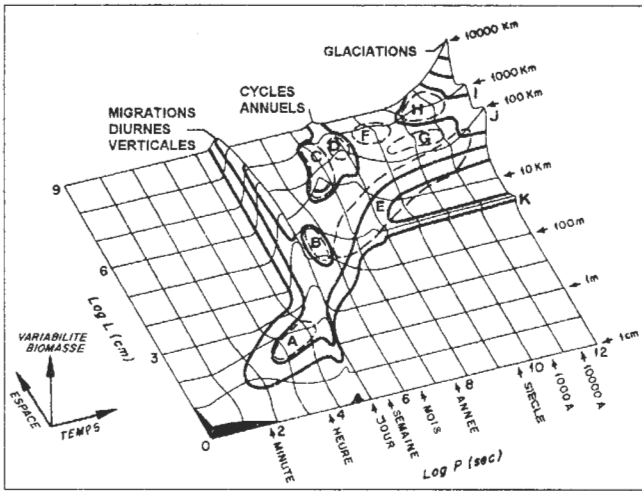


Fig. 4.14. Diagramme de Stommel représentant les échelles spatiotemporelles des processus affectant la variabilité du zooplancton: (A) microtaches; (B) essaims; (C) upwellings; (D) tourbillons et anneaux; (E) effet île; (F) phénomène type *El Nino*; (G) petits bassins océaniques; (H) provinces biogéographiques; (I) courants et fronts océaniques- longueur; (J) courants- largeur; (K) fronts océaniques- largeur. D'après Haury *et al.* (1978).

A une échelle plus grande ( $10^3$  à  $10^5$  m), la distribution du plancton est affectée par les phénomènes d'agrégation (*patchiness*). C'est à cette échelle qu'on peut envisager les interactions entre espèces zooplanctoniques (compétition interspécifique, lutte pour une proie, etc.) et tous les mécanismes liés au comportement alimentaires des animaux. A l'échelle verticale de la zone euphotique ( $10^2$  m), l'écosystème planctonique superficiel est gouverné par l'éclairement, la température de l'eau, la turbulence, la glace, la profondeur de la couche de mélange, la stratification verticale thermohaline, le frottement dû au vent, etc.

A mésoéchelle ( $10^3$  à  $10^5$  m), la distribution du plancton est associée aux phénomènes de fronts, de plumes estuariennes, etc. Cette distribution est affectée par l'existence des courants de marée, par les fronts estuariens, les fronts océaniques, etc. A cette échelle, tout gradient, toute discontinuité aura tendance à séparer des communautés de nature différente et à les rendre inaccessibles l'une à l'autre, le plancton étant incapable de déplacements horizontaux.

A macroéchelle ( $10^6$  à  $10^7$  m), la distribution du macroplancton, à l'échelle des bassins océaniques, est liée à la circulation générale de ces bassins engendrant des systèmes frontaux, des upwelling et des gyres océaniques, générés par la force de Coriolis et la rotation de la terre.

Concrètement, nous constatons qu'à chaque échelle spatiotemporelle, les variables biologiques de l'écosystème planctonique se heurtent à des contraintes physiques déterminées, d'échelle spécifique, auxquels elles se conforment et dont elles semblent tirer parti (e.g. une cellule phytoplanctonique est indifférente à la circulation des marées et un essaim de Krill ne tient guère compte de la turbulence des couches de surface).

#### 4.2.2. La turbulence à microéchelle et ses contraintes sur l'écosystème planctonique.

L'agitation de l'eau à très petite échelle est essentielle pour assurer les besoins nutritionnels phytoplanctoniques. Théoriquement, en absence de tout mouvement, les organismes planctoniques devraient se contenter de la diffusion moléculaire qui est un mélange lent dû au mouvement erratique des molécules. Le flux  $F$  [ $\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] des constituants au travers de l'eau, à cause de la diffusion moléculaire, dépend de la variation de concentration  $dC/dz$  [en  $\text{kg m}^{-4}$ ] et du coefficient de diffusion moléculaire  $D$  ( $\cong 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  pour le sel) qui est fonction de la vitesse de diffusion des molécules à travers le fluide (loi de Fick's). Ainsi, on a :

$$F = -D \frac{dC}{dz} \quad 4.1$$

$$D = 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} = L^2 / t \quad \text{ou } t = L^2 / D$$

Le temps  $t$  mis par une particule pour parcourir une distance de  $100 \mu\text{m}$  à la vitesse de la diffusion moléculaire serait donc d'environ 10 s.

En réalité, dans l'océan, y compris les couches profondes, le mouvement de l'eau n'est jamais aussi lent et on constate une agitation d'au moins  $10^5$  fois l'agitation moléculaire. Cette agitation est due à la turbulence dont l'importance sur les mécanismes de rencontre entre proies et prédateurs a été montrée (Rothschild et Osborn, 1988; Saiz et Alcaraz, 1992).

La turbulence est un mouvement tridimensionnel, de vitesse et de vorticité irrégulièrement variable, dans le temps et l'espace (Mann et Lazier, 1991). L'énergie turbulente est transmise progressivement des grandes échelles jusqu'aux très petites échelles auxquelles le mouvement est finalement freiné par la viscosité moléculaire de l'eau et auxquelles l'énergie turbulente est éventuellement dissipée sous forme de chaleur. Ce processus, appelé cascade énergétique, ne change pas la quantité totale d'énergie au cours du transfert.

En première approche, les mouvements turbulents sont considérés statistiquement semblables dans toutes les directions et la turbulence est tridimensionnellement homogène ou isotrope (Mann et Lazier, 1991). Pour des échelles plus grandes, les mouvements perdent leur homogénéité 3D et deviennent des tourbillons bidimensionnels géostrophiques influencés la rotation de la terre.

Ce transfert d'énergie sous forme de tourbillons turbulents, survient en cas d'instabilité, à toutes le échelles: (i) Le vent, par frottement en surface (*wind stress*), force l'eau à se déplacer sur les couches sous-jacentes. A une échelle de temps de 1 à 12 heures, le mouvement de frottement relatif (*shear stress*) génère des instabilités qui dégradent le flux



en mouvements turbulents. (ii) A l'échelle du jour, les ondes internes profondes peuvent devenir instables et s'éclater en turbulence assurant ainsi la propagation sur et au travers des gradients de densité. (iii) A l'échelle de la semaine et du mois, les courants frontaux horizontaux développent des méandres qui créent des grands tourbillons de turbulence à grande échelle, qui se dégradent éventuellement en plus petits morceaux et qui sont responsables de remontée et de plongée d'eau.

A très petite échelle, quand l'eau est en mouvement relativement à un organisme planctonique, le mouvement est freiné par la viscosité moléculaire au niveau de la couche limite à la surface de l'organisme, dans laquelle la vitesse s'annule. Le principal effet de cette annulation est de réduire le taux d'échange des constituant (*e.g.* O<sub>2</sub>, -CO<sub>2</sub>, NH<sub>4</sub>, nutriments) entre l'organisme et le milieu ambiant (Mann et Lazier, 1991). Dans cette couche limite, d'environ 100 µm, la turbulence est nulle. Les tourbillons turbulents redistribuent de manière efficace les nutriments en pleine eau, mais ils sont inefficaces pour le transport vers et au travers des cette couche limite. Le transport des métabolites à l'interface sera donc généralement réduit à la diffusion moléculaire.

L'épaisseur de la couche limite est inversement proportionnelle à la vitesse relative de l'eau qui passe autour de la particule. Pour les microorganismes benthiques, cette couche est très mince par-ce qu'ils sont fixes et que la vitesse relative de l'eau est élevée. Pour les organismes planctoniques au contraire, les cellules se déplacent avec la masse d'eau et la couche limite est d'autant plus épaisse que leur vitesse relative est faible. Les échanges seraient théoriquement réduits si des adaptations n'existaient: (i) Les Diatomées dont la densité est suffisante, sédimentent dans la couche de mélange et augmentent leur vitesse relative, ce qui diminue l'épaisseur de la couche limite. Cette sédimentation est compensée par le flux turbulent qui ramène les cellules en surface. (ii) Le nano et le microplancton possèdent des systèmes locomoteurs, des cils et des flagelles dont les mouvements (10<sup>-3</sup> sec 10<sup>-9</sup> m) de très petite dimension créent des accélérations adaptées à ces échelles. (iii) Les Crustacés planctoniques génèrent un courant relatif grâce à leurs appendices thoraciques. (iv) Les Salpes utilisent leur ceinture musculaire pour créer un flux d'eau, entrant par le siphon inhalant et baignant la corbeille branchiale. (v) En milieu fortement visqueux, les systèmes de symbiose ou de microcosme peuvent être adoptés, comme chez de nombreux protistes.

La viscosité affecte différemment les organismes, selon leur taille et leur vitesse. Considérant les organismes planctoniques d'une taille voisine à celle des tourbillons de petite taille, Rothschild et Osborn (1988), ainsi que Mann et Lazier (1991), utilisent la notion de nombre de Reynold pour déterminer si ces organismes se trouvent dans un courant laminaire ou turbulent. Le nombre de Reynold (Re; sans dimension) est le rapport des forces d'inertie sur les forces visqueuses agissant sur le corps intéressé (animal, élément fluide, etc.).

$$Re = \frac{ud}{\nu}$$

4.2

*u* est la vitesse [m s<sup>-1</sup>], *d* la dimension de la particule [m] et *ν* le coefficient de viscosité cinématique du fluide [~10<sup>-6</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>].

On peut appliquer cette notion de nombre de Reynold aux organismes vivants:

- (i) Un poisson de 10 cm qui nage à  $1 \text{ m s}^{-1}$  a un Re de  $10^5$ : Les forces d'inertie dominent, la viscosité peut être ignorée.
- (ii) Un animal de  $50 \mu\text{m}$  nageant à une vitesse de  $10 \mu\text{m s}^{-1}$  présente un Re de  $5 \cdot 10^{-4}$  ce qui indique que les forces d'inertie peuvent être ignorées et les forces visqueuses dominent (Mann et Lazier, 1991).

Tab 4.2. Valeurs calculée du nombre de Reynold pour divers organismes de grandeur et de vitesse décroissante.

Organisme	vitesse $\text{m s}^{-1}$	Re
Baleine	10	$3 \cdot 10^8$
Thon	10	$3 \cdot 10^7$
Poisson volant	20	$3 \cdot 10^5$
Petit poisson	7	$3 \cdot 10^4$
Copépode (pulsation)	$2 \cdot 10^{-2}$	$3 \cdot 10^2$
Krill	$10^{-2}$	4
Copépode $300 \mu\text{m}$ (lente)	$10^{-3}$	3
Nauplius	$5 \cdot 10^{-4}$	$3 \cdot 10^{-1}$
Cilié	$2 \cdot 10^{-4}$	$3 \cdot 10^{-2}$
Bactérioplancton	$10^{-5}$	$1.0 \cdot 10^{-5}$

Au sein du pélagos, le niveau relatif des forces d'inertie ( $\text{Re} > 1$ ) et des forces visqueuses ( $\text{Re} < 1$ ) est responsable d'une discontinuité dans les possibilités de relation entre les organismes de tailles différentes ou animés de vitesses différentes (Longhurst, 1989):

- (i) Le picoplancton et le bactérioplancton, de petite taille et de vitesse réduite, ont de faibles valeurs de Re. Pour eux, l'eau est hautement visqueuse et le flux est laminaire. Ils vivent dès lors dans un milieu dominé par la diffusion, dans lequel ils sont incapables de recueillir des particules (molécules) (Longhurst, 1989).
- (ii) Au delà de cette limite de la diffusion, imposée par la vitesse critique et la taille des organismes, les Protistes, Ciliés et Flagellés ainsi que les grandes Diatomées, non mobiles, utilisent la sédimentation et la turbulence pour rester en suspension ou utilisent des mécanismes locomoteurs (Koel et Strickler, 1981).
- (iii) Enfin, une autre barrière de viscosité sépare les Protistes des plus grands organismes pour lesquels la mobilité propre est significative. Cette barrière n'est pas qu'une simple distinction théorique; les larves de poisson la traversent cette barrière au cours de leur développement larvaire. Durant cette transition, les Re prennent des valeur de 10 à 200 (Longhurst, 1985).

Les Copépodes traversent cette barrière au cours de leur vie quotidienne; ils sont morphologiquement adaptés à le faire grâce à leurs deux modes de nage. Ils utilisent une nage continue (grâce aux appendices thoraciques) pour la capture de nourriture (en régime visqueux) et une nage saccadée (grâce aux antennes A1) pour leur comportement sexuel et pour échapper aux prédateurs (en régime inerte).

Il y a donc chez les organismes planctoniques une distinction reposant sur leur réaction à la turbulence. Pour chaque taille, les organismes adaptent leur écophysiologie aux processus physiques d'échelle correspondante. La diversité des tailles est une des possibilités de s'adapter à la diversité des contraintes physiques.

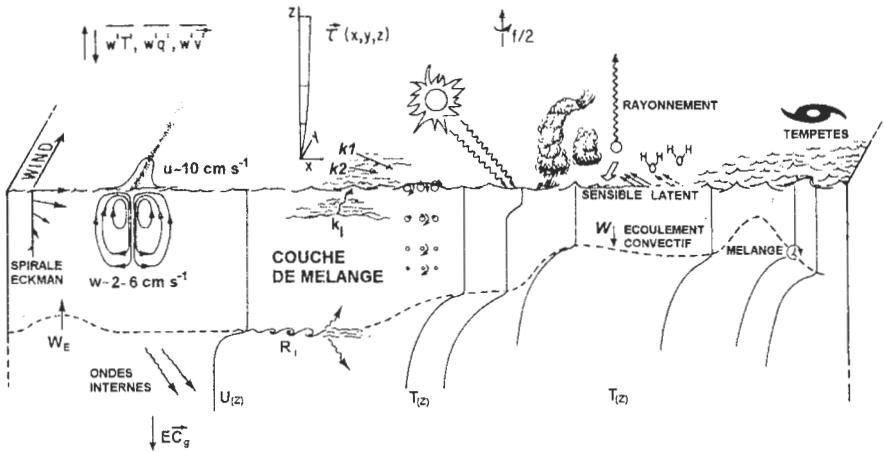


Fig. 4.15. Mécanismes physiques associés à l'écosystème planctonique. D'après GLOBEC (1988).

### 4.2.3. La turbulence à petite échelle: la structure verticale du plancton

De l'échelle du jour à celle de la semaine, des variations d'intensité du vent agissent sur l'épaisseur de la couche de mélange et la productivité des organismes.

#### 4.2.3.1 Les cellules de Langmuir

Les cellules de Langmuir sont une des formes de dissipation de l'énergie lors du frottement du vent sur l'interface air-mer. Elles sont d'un diamètre de quelques mètres et elles peuvent s'étendre sur 400 m de long (fig. 4.16).

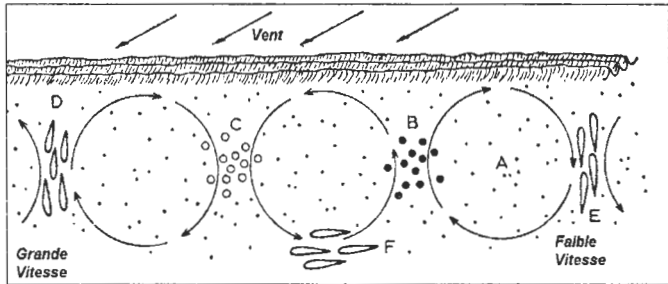


Fig. 4.16. Cellules de Langmuir et distribution du plancton: (A) particules de densité neutre flottant librement; (B) particules tendant à sédimenter et s'accumulant dans les divergences; (C) particules tendant à flotter et s'accumulant dans les convergences; (D) zooplancton accumulé dans les zones de divergence à grande vitesse et nageant vers le bas; (E) organismes accumulés dans les convergences de faible vitesse et nageant vers le haut; (F) organismes accumulés dans les zones de calmes relatifs entre divergence et convergence. D'après Stavn (1971).

Elles se déplacent en files hélicoïdales horizontales dans la direction du vent. Un vent de 3 m s<sup>-1</sup> semble nécessaire pour les produire mais des vitesses plus élevées peuvent les interrompre (Pollard, 1977). Plusieurs spirales parallèles sont juxtaposées et tournent de manière synchrone en générant de mini convergences et divergences responsables d'accumulation de particules flottantes (Stavn, 1971; Evans et Taylor, 1980). Ces structures semblent renforcées par le cycle diurne de réchauffement des couches de surface et semblent jouer un rôle de support pour les cycles migratoires de certaines espèces planctoniques (Weller *et al.*, 1985). En Baie de Calvi, ces zones d'accumulation de phytoplancton et de particules sont visibles par leur effet attractif sur le zooplancton.

Quand elles sont présentes, les cellules de Langmuir dominent les processus de mélange vertical dans la couche de surface et elles assurent la distribution verticale des particules.

#### **4.2.3.2. La structuration verticale de la colonne d'eau et l'impact sur les communautés planctoniques**

Après le mélange hivernal, une structuration thermique et haline des couches superficielles de la colonne d'eau s'installe. Cette structure dépend des flux énergétiques et mécaniques à l'interface air-mer. Les flux de chaleur, les vents, les apports atmosphériques, le système des glaces et l'advection participent à cette séquence. Ces processus physiques sont à la fois responsables de la formation de la pycnocline (ou gradient de densité), qui garantit la stabilisation des couches de surface, et de la diffusivité turbulente qui maintient de la couche de mélange et qui redistribue verticalement les nutriments et les organismes de petite taille.

Sous l'action du vent, la chaleur est emportée en profondeur et réchauffe les couches de surface jusqu'à une profondeur limite proportionnelle à l'énergie apportée à l'interface air-mer. En début d'été, le profil thermohalin de la colonne d'eau est remarquable: on observe une couche de densité homogène de surface, la couche de mélange ( $z_m$ ), soumise à la turbulence de surface et dont la limite inférieure est la pycnocline saisonnière ainsi qu'une couche profonde dont la densité est beaucoup plus élevée. Entre ces deux couches existe une région de transition (la pycnocline) à fort gradient thermique (thermocline) et halin (halocline). Cette structure peut être transitoire ou permanente selon l'intensité du forçage. Son épaisseur est de 5 à 20 m et son immersion varie de 20 à 60 m selon la saison et l'intensité du mélange. La régularité de son profil dépend de l'intensité de l'action mécanique du vent et de l'existence d'ondes internes.

La pycnocline constitue un écran fonctionnant dans les deux sens: elle ralentit la sédimentation des particules biologiques et diminue considérablement la remontée vers la surface des nutriments à partir des eaux profondes, sans constituer cependant une barrière infranchissable. Le temps moyen de passage d'une substance dissoute à travers la pycnocline est estimé à 10 jours (Jacques et Tréguer, 1986). Un calcul équivalent donne un temps de transit proche du mois, pour la thermocline permanente des régions tropicales (Saint-Guilly, 1968).

A la fin de l'automne, l'eau de surface se refroidit, devient plus dense et coule. Elle est alors remplacée par de l'eau d'origine plus profonde, moins dense et qui, à son tour, se refroidit. Un mélange vertical important s'installe et la pycnocline s'érode et disparaît.

En pratique, la profondeur de la couche de mélange est déterminée à partir des mesures de température et de salinité. Une méthode objective est de déterminer, sur la profondeur de la colonne d'eau, une fenêtre de 5 m d'épaisseur à partir de laquelle on observe un changement  $\Delta\sigma_t = 0.01 \text{ m}^{-1}$ . La couche d'eau supérieure à cette fenêtre est égale à  $z_m$  (Mitchell et Holm-Hansen, 1991a).

En profondeur, la structuration thermohaline est principalement déterminée par la circulation des masses d'eau (Flos, 1985).

En Méditerranée, la pycnocline est essentiellement tributaire du gradient de température qui dépasse 20°C dans la couche de mélange et reste proche de la température hivernale de 13°C jusqu'au fond sous la thermocline (fig. 2.5). Ce n'est que lors de rares pluies estivales ou en régions côtières qu'un gradient halin est observé. Dans l'Océan Austral, en Zone Marginale des glaces, la formation de la pycnocline se passe en deux phases: lors de la fonte des glaces, il s'établit une halocline due à la libération de faible salinité ( $S=7$ ), et ce n'est que plus tard, en été et en eau libre, que l'échauffement accentue le gradient et qu'une thermocline se superpose à l'halocline. En Mer du Nord, en certaines régions, le gradient ne se forme pas à cause de la turbulence profonde liée au stress des marées. En d'autres endroits elle est transitoire. Au niveau de la Tranchée Norvégienne elle est permanente à cause des apports permanents d'eau douce venant de la Baltique.

**4.2.3.2.1. L'influence de la structure physique verticale de la colonne d'eau et de la couche de mélange sur la production phytoplanctonique**

Dans la couche de mélange, pour qu'une population phytoplanctonique puisse s'accroître, la photosynthèse ( $p$ ) d'une cellule végétale doit au moins compenser sa respiration ( $r$ ). Cette condition se réalise au-dessus de la profondeur de compensation ( $z_c$ ) à laquelle  $p_c = r_c$ . La lumière à cette profondeur est l'éclairement de compensation ( $E_c$ ) (fig. 4.17).

Cependant, dans certaines conditions d'extension de la couche de mélange, (turbulence, tempêtes, mélange de marée), les cellules phytoplanctoniques peuvent être emportées pendant une certaine période sous la zone euphotique, où l'obscurité est suffisante et où le bilan de production nette est négatif. La période passée dans la zone aphotique se traduit par des pertes, via la respiration, du carbone gagné par la photosynthèse dans la zone euphotique (Sverdrup, 1953).

Cependant, pendant leur "ronde" dans la colonne d'eau, les cellules vont profiter d'une intensité lumineuse moyenne ( $\bar{E}$ ).

La relation de la profondeur critique à l'intensité lumineuse de compensation peut s'obtenir en intégrant l'équation 6.08 sur la profondeur critique et en la divisant par celle-ci pour obtenir l'intensité lumineuse moyenne (de compensation) pour la colonne d'eau:

$$\bar{E} = E_c = 0.43 E_0 \int_0^{z_{cr}} \frac{e^{-kz}}{z_{cr}} dz \tag{4.3}$$

$$\bar{E} = E_c = \frac{0.43 E_0}{k z_{cr}} (1 - e^{-k z_{cr}}) \quad 4.4$$

Dès lors, il est possible de déterminer la profondeur critique de chaque colonne d'eau, connaissant le coefficient d'atténuation ( $k$ ), la radiation solaire  $E_0$  et supposant une valeur déterminée pour l'intensité de compensation  $E_c$ .

$$z_{cr} = \frac{0.43 \cdot E_0}{E_c \cdot k} \quad 4.5$$

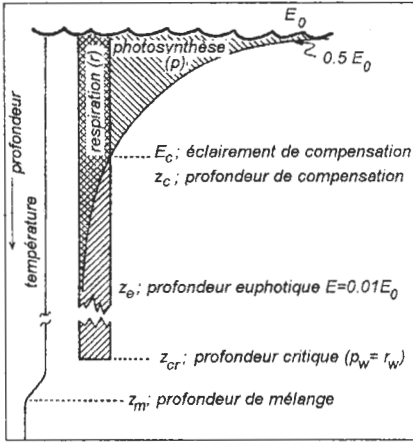


Fig. 4.17. La profondeur critique ( $z_{cr}$ ) est définie comme la profondeur de la couche d'eau dans laquelle l'intensité lumineuse moyenne  $\bar{E} = E_c$ . Dans cette couche d'eau, la photosynthèse totale compensera la respiration algale totale. Autrement dit au-dessus de cette profondeur critique, la photosynthèse de la colonne d'eau  $p_w$  sera égale à la respiration algale de la colonne d'eau  $r_w$ . D'après Sverdrup (1953).

La relation entre la profondeur critique et la profondeur de la couche de mélange est essentielle pour la production phytoplanctonique: si la profondeur de la couche supérieure mélangée ( $z_m$ ) est plus grande que profondeur critique, il n'y a pas de production nette car  $p_w < r_w$ ; par contre si la couche de mélange est moins épaisse, les algues sont en permanence dans la zone euphotique et une production nette apparaît dans la colonne d'eau car  $p_w > r_w$ .

#### 4.2.3.2.2. Evolution de la structure verticale d'une poussée phytoplanctonique

Les concepts de Sverdrup (1953) permettent de comprendre le démarrage d'une poussée phytoplanctonique en mer stratifiée. A la fin de l'hiver, au moment de la stabilisation, le rapport de production (*production ratio*) ou rapport de la profondeur critique ( $z_{cr}$ ) sur la profondeur de mélange ( $z_m$ ), atteint une certaine valeur et va gouverner le démarrage du processus de production (Cushing 1975).

La figure 4.19 montre l'exemple d'une poussée phytoplanctonique dans une colonne d'eau stratifiée. Juste après une période active de mélange vertical de la colonne d'eau ( $t_0$ ), le phytoplancton est distribué uniformément dans la colonne d'eau, mais le taux de production primaire par unité de biomasse et par unité de temps [ $j^{-1}$ ] varie avec la profondeur: elle est photo-inhibée en surface, elle est maximale en sub-surface sous des conditions de lumière optimale, et puis elle décroît en profondeur avec l'atténuation de l'éclairement. En supposant que les pertes (par sédimentation, broutage zooplanctonique) à une profondeur données soient semblables, on peut estimer la production nette [ $mg\ chl\ a\ m^{-3}\ j^{-1}$ ] et la

biomasse après une certaine période. Le profil de biomasse résultant au temps  $t_1$  reflète le profil de production nette entre  $t_0$  et  $t_1$ . A mesure que la biomasse augmente, l'atténuation augmente et un auto-ombrage apparaît. La profondeur de compensation et le maximum de taux de production nette remontent vers la surface. Si les nutriments sont suffisants, la distribution verticale du taux de production nette et de la biomasse du phytoplancton atteignent un maximum en surface au temps  $t_2$  et une poussée phytoplanctonique apparaît (Ichimura, 1956; Parsons et Takahashi, 1973). Si les nutriments sont maintenus en abondance, on aboutit au phénomène d'eutrophisation, comme en Baie Sud de la Mer du Nord. Par contre, si les nutriments ne sont pas renouvelés, le maximum de biomasse phytoplanctonique s'enfonce jusqu'à la profondeur limite, correspondant à la profondeur de compensation et à l'épuisement du stock de nutriment ( $t_3$ ). Cette situation apparaît en conditions stratifiées en été (Mer du Nord et Méditerranée) et est permanente en milieu océanique tropical et subtropical.

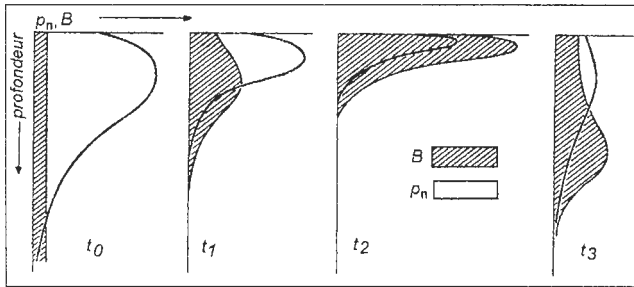


Fig. 4.18. Evolution de la biomasse ( $\text{mg chl } a \text{ m}^{-3}$ ; hachuré) et du taux de production nette ( $\text{j}^{-1}$ ; trait plein) du phytoplancton lors d'une poussée en eau non stratifiée sur une colonne d'eau d'environ 200m. D'après Parsons et Takahashi (1973).

En réalité, dans les mers stratifiées discutées longuement dans les chapitres 2 à 4, diverses contraintes dues à la structure physique verticale de la colonne d'eau, ainsi qu'à la formation de la pycnocline modifient la séquence précédente. Ainsi, juste avant la stratification et la constitution d'une couche de mélange, les couches de surface mélangées pendant l'hiver commencent à se stabiliser par arrêt du vent, et créent des conditions favorables au démarrage d'une poussée planctonique. D'autre part, en pleine période de stratification, la distribution du phytoplancton peut être uniforme dans la couche de mélange si la turbulence y est importante. Les cellules de Langmuir peuvent également intervenir et accentuer le mélange

Cependant, comme cette turbulence est générée par le vent de surface, elle décroît avec la profondeur et le mélange n'est pas uniforme.. Dans certains cas, par temps calme et forte luminosité, la production biologique s'intensifie et son temps significatif devient plus petit que celui du mélange et on observe ainsi une stratification des composés biologiques. Citons par ailleurs le cas de la Mer de Ross où, lorsque le gradient de densité est élevé, par vent faible et par intense fonte des glaces, la biomasse phytoplanctonique est constante sur toute la couche de mélange, mais la teneur relative des pigments photoprotectants marque un gradient à mi-profondeur de la couche de mélange.

Enfin, d'autres processus peuvent aussi modifier le schéma 4.18: (i) une limitation par les nutriments peut avoir lieu à cause de la présence de la pycnocline; (ii) le coefficient d'atténuation n'est pas constant dans la couche de surface; la production des algues n'est pas proportionnelle à la quantité de lumière et s'y adapte; (iii) la respiration n'est constante sur la verticale ; (iv) le mélange n'est pas homogène dans toute la couche de mélange.

#### 4.2.3.3. La distribution du zooplancton.

Pour s'adapter au milieu pélagique, les organismes zooplanctoniques doivent se maintenir à une profondeur déterminée et lutter contre la sédimentation. Le zooplancton peut passer une partie de l'année à grande profondeur, en léthargie, et une autre partie dans la couche de mélange, comme c'est le cas, pour les Copépodes et le Krill, en mer de glaces.

La distribution verticale du zooplancton est souvent associée à la structure verticale de la colonne d'eau (Longhurst, 1981). Que ce soit en Méditerranée, en Mer du Nord ou en Mer de Ross, nous avons constaté que le zooplancton herbivore est surtout localisé dans la couche de mélange, et plus particulièrement juste au-dessus de la thermocline, où les conditions alimentaires sont optimales. Cette situation semble perdurer nuit et jour, même si une part du zooplancton effectue des migrations verticales diurnes sous la pycnocline. Réciproquement, le broutage zooplanctonique détermine la forme des profils de chlorophylle. La distribution verticale des Copépodes est liée plus au maximum de production qu'au maximum de biomasse du phytoplancton (Mann et Lazier, 1991).

Les Mysidacés et les Euphausiacés, d'une taille supérieure au cm, ont une distribution agrégative. Ils forment des essaims de dimension variable, mais où la distance entre les individus est constante et de l'ordre de 1 à 4  $10^{-2}$  m (Clutter, 1969; Marr, 1962). Chez *Leptomysis lingvura*, ces essaims résultent de mécanismes sociaux, se forment le jour et se dispersent la nuit. Des critères de reconnaissance intraspécifique, ou de la nature du substrat entrent en jeu et donnent naissance à des essaims de petite taille (0.5 à 1 m) (Hecq, Sainvitu et Dauby, 1984). Chez *Euphausia superba*, les essaims (10 à 10<sup>2</sup> m) se forment sur base alimentaire (Marr, 1962) et sont indirectement liés aux mécanismes physiques de fonte des glaces et de structure verticale de la colonne d'eau.

Chez les Copépodes, ce sont les mécanismes synchronisés de la ponte et de l'éclosion, liés à des mécanismes de turbulence, comme les circulations verticales liées aux fronts ou les cellules de Langmuir, qui génèrent des agrégations sur de plus grandes échelles (10<sup>3</sup> à 10<sup>4</sup> m) (Haury *et al.*, 1978). *Calanus finmarchicus* au stade copépodite V présente cette distribution au niveau du Front de Norvège (Hecq et Goffart, 1996). En Baie de Calvi, en période calme, nous observons des essaims monospécifiques (2 à 4 m) constitués d'individus d'*Acartia clausi* au même stade de développement. Ces essaims se dispersent en fin de développement et en cas de mer agitée. Les cellules phytoplanctoniques montrent également une distribution hétérogène à petite échelle probablement en relation avec les mécanismes tourbillonnaires liés à la turbulence (Davis *et al.*, 1991, 1992).



## 4.2.4. Les mécanismes physiques à mésoéchelle

### 4.2.4.1. Les fronts

L'importance des fronts a été illustrée et discutée aux chapitres 2 à 4. Les fronts apparaissent dans une vaste gamme d'échelles de temps, depuis la période de marée, pour le front transitoire au niveau de la plume d'estuaire et du gyre de l'Escaut, jusqu'à des échelles quasi-permanentes pour les fronts océaniques polaires. Ils agissent comme des barrières physiques séparant les communautés, mais ils sont aussi le siège actif de convergence et de divergence et d'une biomasse planctonique élevée. Cette dernière peut résulter de la production importante, due aux remontées de sels nutritifs dans les divergences (Divergence Antarctique, Front de Norvège), et de l'accumulation de matériel planctonique qui s'étend en profondeur au niveau des convergences (Front Liguro-Provençal). Les remontées d'eau, en zone frontale, permettent à des espèces bathyplanctoniques de remonter en surface et de s'y accumuler (Front Liguro-Provençal). Indirectement, les fronts déterminent ainsi des pôles d'attraction pour les vertébrés (poissons, oiseaux et mammifères) et sont utilisés comme repères pour leurs déplacements à macroéchelle.

Le système frontal océanique est très efficace au point de vue biologique et agit comme un chémostat où la matière organique produite est exportée en permanence. Ainsi, au niveau de la Zone Frontale Liguro-Provençale, les divergences agissent comme des sources de sels nutritifs, ce qui permet le développement de biomasses phyto et zooplanctoniques élevées. Les courants perpendiculaires aux fronts exportent ensuite le plancton vers les zones sub-frontales où il est consommé et puis vers les régions extra-frontales, où ne subsistent que les individus riches en réserves lipidiques (Hecq et Goffart, 1990a,b).

La structure horizontale engendrée par les fronts est responsable de la variabilité spatiale superficielle de l'écosystème planctonique. Celle-ci est accentuée par les différences des vitesses de réaction de l'écosystème planctonique en fonction de sa localisation par rapport au front. Ainsi, au niveau des divergences, où l'eau fraîchement arrivée en surface présente des concentrations élevées en azote et où les biomasses phytoplanctoniques sont faibles, les taux d'absorption de nitrates ( $V_{\max}^{NO_3}$ ) sont paradoxalement réduits. Par contre, si on s'éloigne de la divergence, on passe progressivement à un système présentant des  $V_{\max}^{NO_3}$  élevés, des biomasses élevées et une tendance à la déplétion en nitrates (Dugdale et Wilkerson 1991).

On doit donc remarquer que, si la turbulence à microéchelle a tendance à homogénéiser la masse d'eau et à disperser le plancton, la turbulence à plus grande échelle confère à la communauté planctonique une structure spatiale élaborée.

### 4.2.4.2. La zone marginale des glaces

Dans la zone marginale des glaces, les variables de l'écosystème planctonique sont particulièrement synchronisées et ajustées à la séquence des processus physiques, liés à la formation et à la fonte des glaces (fig. 4.19). L'absorption des algues phytoplanctoniques dans les cristaux de glace constitue une alternative aux modes classiques d'hibernation observés dans d'autres océans. L'existence des polynies et la libération précoce des glaces

qui en résultent, permettent un démarrage très précoce de la poussée phytoplanctonique et assurent une potentialité accrue de la production.

A la progression cyclique saisonnière du front de glace, se superpose la variation de la structure verticale de la colonne d'eau et des communautés planctoniques. Au début de l'hiver, lors de la congélation, l'eau de mer se refroidit et libère du sel. La densité de l'eau sous-jacente s'élève, créant des instabilités. Des cellules de convection apparaissent et la couche de mélange s'enfonce jusqu'à une centaine de mètres de profondeur. Pendant l'hiver, cette couche de glace saisonnière se couvre de neige, ce qui limite encore les échanges entre l'océan et l'atmosphère (turbulence, transferts énergétiques, flux de gaz). Lors de la fonte, la neige ( $S=0$ ) et la glace ( $S=7$ ) libèrent de l'eau douce, la pycnocline remonte à proximité de la surface et la stabilité de la couche de surface est renforcée. En été, la couche de surface se réchauffe et le vent la mélange avec les eaux sous-jacentes, sa salinité s'en trouve augmentée et la pycnocline s'enfonce pour atteindre une profondeur de 80 m à la fin de l'été. La stabilisation et la stratification verticale des masses d'eau de surface est conditionnée par l'apport d'eau douce provenant de la fonte des glaces de mer (Sullivan *et al.*, 1988).

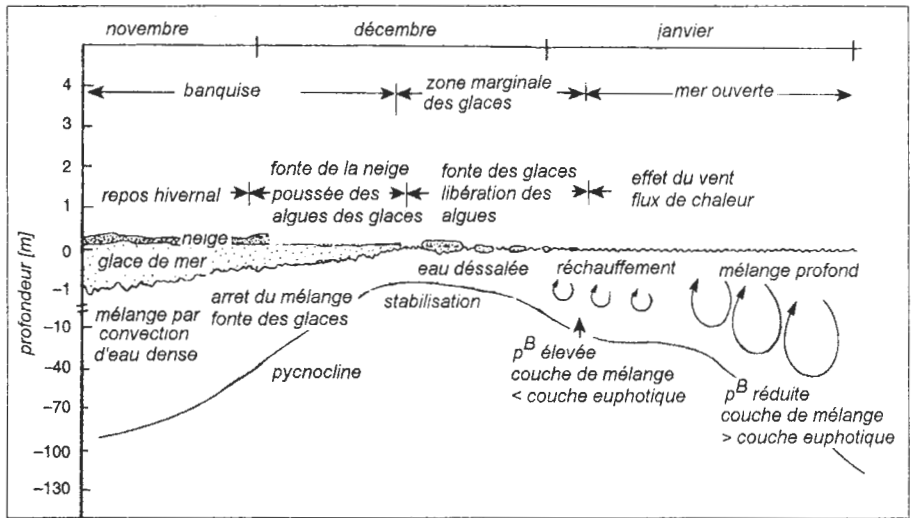


Fig. 4.19. Schéma synthétique illustrant la séquence des événements qui interviennent dans la structure verticale de la colonne d'eau en relation avec la fonte des glaces dans l'Océan Austral et des principaux événements planctoniques successifs à cette structuration. Adapté et modifié d'après Sullivan *et al.* (1989), Ackley et Sullivan (1994) et Hecq *et al.* (1999).

La séquence d'événements de l'écosystème planctonique est fortement influencée par celle des processus physiques, à petite échelle, de la dynamique des glaces, et les variations de la biomasse et de la production planctoniques se superposent à celles de la colonne d'eau (fig. 4.20). A la fin de l'été, les algues phytoplanctoniques, contenues dans la couche de surface, sont adsorbées sur les cristaux de glace qui remontent à la surface et sont intégrées à la banquise en formation. Des conditions d'éclairement favorables permettent une poussée phytoplanctonique non négligeable dans la glace. Pendant l'hiver, les cellules se

maintiennent en état végétatif dans la glace qui se recouvre de neige et augmente de volume par sa surface inférieure. A cette époque, les organismes zooplanctoniques se dispersent en profondeur. Au début du printemps lors de la fonte de la neige, la lumière pénètre dans la glace et une croissance printanière du phytoplancton a lieu dans la glace. Lorsque celle-ci commence à fondre et à se fragmenter, des canaux se forment dans la masse de glace et les algues sont libérées dans la colonne d'eau. Une partie est consommée sous la glace par les organismes zooplanctoniques attirés en surface par la lumière. Le reste sédimente et se développe dans la colonne d'eau. A cette époque, la glace libère une part importante d'organismes morts qui se répartissent, selon leur densité, vers les couches profondes. En été, la production planctonique diminue ou s'arrête, selon les conditions climatiques et la profondeur de la couche de mélange. La modélisation des processus de glaces et de sa biote est donc indispensable à la compréhension de l'écosystème planctonique dans les mers de glace.

#### **4.2.4.3. Les coup de vents transitoires et les divergences côtières**

Le long de la Côte Occidentale Corse, en fin de printemps, des upwellings côtiers sont générés par le vent du nord-est, soufflant parallèlement à la côte qui entraînent les masses d'eau vers le large. Ce transport est compensé par des remontées d'eau. Ces upwellings ramènent en surface les nutriments qui permettent de stimuler la production phytoplanctonique nouvelle et de maintenir l'écosystème planctonique superficiel en état juvénile (Hecq *et al.*, 1986; Brohée *et al.*, 1989). Les coups de vent de sud-ouest, fréquents en été, ont un effet opposé sur la circulation verticale et la production. Par contre, ils ramènent à la côte des organismes provenant du large tels que les Salpes, les Véléelles, etc.

#### **4.2.5. Les tourbillons et les variations à macro et mégaéchelle**

L'écosystème planctonique trouve les limites spatiales de sa variabilité à l'échelle de la planète. Les tourbillons synoptiques océaniques sont responsable de la répartition de la production primaire et de la distribution du zooplancton à l'échelle océanique (fig. 4.20).

La grande circulation océanique (fig. 4.21) assure les échanges entre tous les bassins et la répartition potentielle de la diversité planctonique à l'échelle de la planète. Ce sont les contraintes physiques à l'échelle locale qui sont responsables de la sélection d'assemblages biotiques locaux.

La variabilité temporelle de l'écosystème planctonique est par contre illimitée aux grandes échelles. Les variations climatiques modifient les assemblages biotiques et la diversité planctonique, plus par le biais des contraintes physiques que par la physiologie des organismes eux-mêmes. L'effet des variations climatiques sur la circulation, la position des fronts océaniques et l'état de l'écosystème planctonique, est visible par exemple, par la nature des dépôts sédimentaires biogènes (Diatomées ou Flagellés) dans l'Océan Austral.

Le réchauffement atmosphérique a pour effet de réduire les mécanismes de mélange, les stimulations de la production nouvelle et l'exportation du carbone vers le fond des océans. Nous avons pu apprécier ce type de phénomène, sur une période de 25 ans, au large de Calvi en Corse (voir § 2.4.4). Depuis 1978, la biomasse phytoplanctonique totale s'est

réduite d'un ordre de grandeur. On peut attribuer ces modifications à la diminution de l'apport de sels nutritifs amenés par le mélange vertical hivernal, résultant de l'action simultanée d'une diminution de l'intensité du vent, d'une augmentation de l'insolation et du réchauffement des eaux de surface (Goffart, Hecq et Legendre, soumis pour publication).

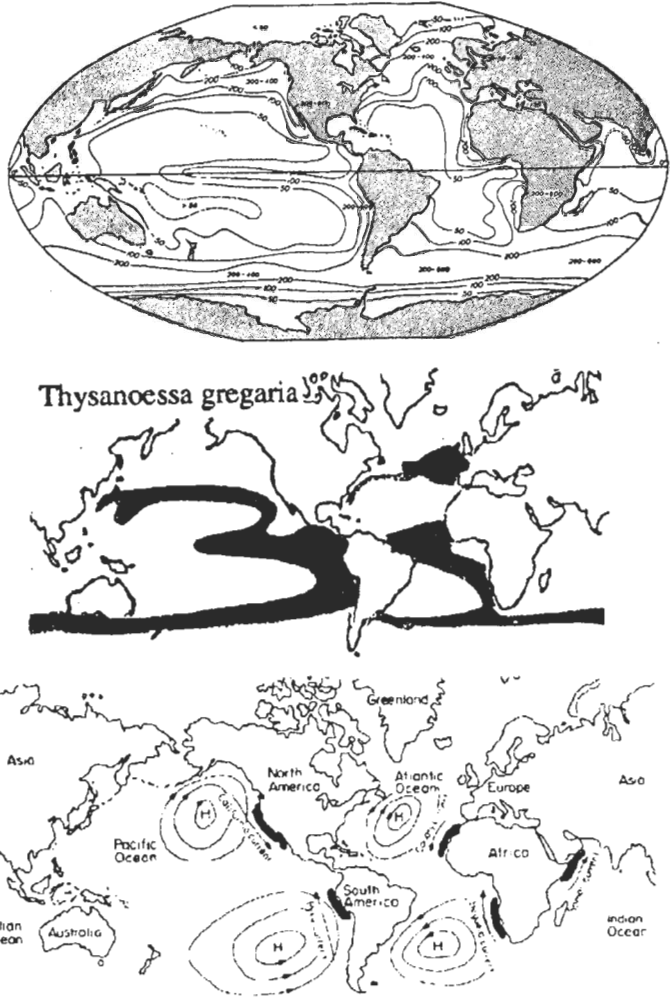


Fig. 4.20. Distribution de la production primaire, du zooplancton et des grands upwellings dans le monde. D'après diverses sources.

Cette modification affecte essentiellement la production nouvelle. Elle se traduit par une diminution relative de la phase juvénile de l'écosystème planctonique et par une réduction des poussées printanières de Diatomées. L'exportation du carbone vers le fond et le rôle de puits de CO<sub>2</sub> joué par l'écosystème planctonique s'en trouvent diminués.

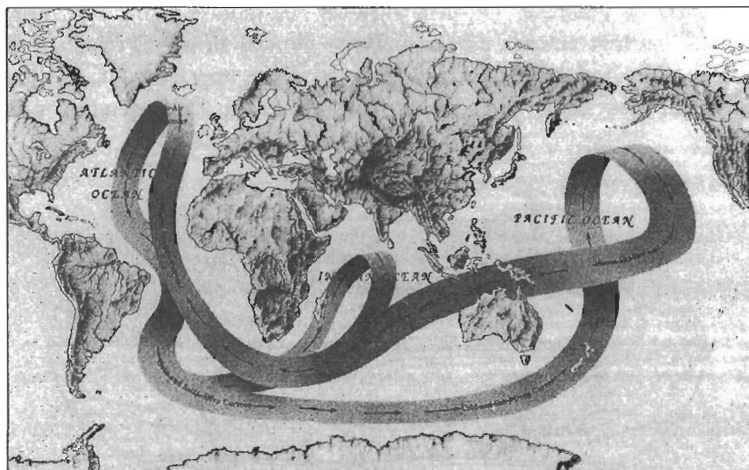


Fig. 4.22. Le schéma du "grand convoyeur océanique" a été adopté comme logo du programme Global Change Research Initiative. Ce système, de circulation thermohaline, qui est responsable aussi de la modulation du climat de la planète est le garant de la continuité de l'écosystème planctonique global. D'après Broecker (1987).

Des fluctuations à long terme de l'écosystème planctonique sont observées en Mer du Nord (fig. 4.23) où un déclin du mésozooplancton et du phytoplancton ( $>280 \mu\text{m}$ ), entre 1950 et 1976, est suivi d'une augmentation dans les années 1980. Ces fluctuations apparaissent également dans tout le Nord Atlantique, comme le résultat d'effets à macroéchelle (*e.g.* climatiques) plutôt que celui d'effets locaux (*e.g.* eutrophisation) (North Sea Task Force, 1993)

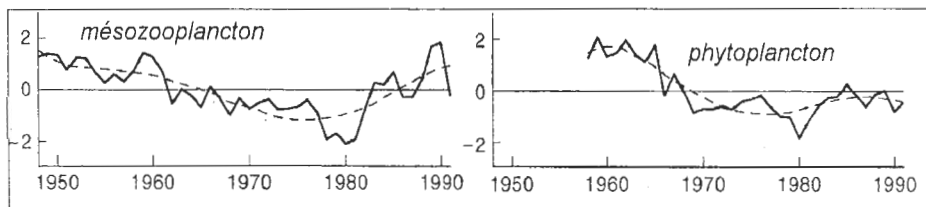


Fig. 4.23. L'abondance du mésozooplancton et phytoplancton ( $>280 \mu\text{m}$ ) en mer du Nord échantillonné par le CPR Survey, 1948-1991. D'après les données du Continuous Plankton Recorder Survey Team (1991). Les données sont standardisées à la valeur moyenne zéro et exprimées en unités de variance.

### 4.3. L'ajustement écohydrodynamique ou le comportement du plancton face à la turbulence, aux tourbillons et aux contraintes physiques en général

La dynamique de l'écosystème planctonique est contrôlée par l'écophysiologie des organismes et par la physique de l'océan. Pour assurer au mieux leur croissance et leur métabolisme, les variables biologiques de l'écosystème planctonique doivent disposer d'un niveau optimal de conditions écophysiologiques. Cette exigence s'accompagne d'une

certaine marge de tolérance: une cellule phytoplanctonique effectue une photosynthèse maximale à une lumière optimale, mais la production peut être assurée à une lumière réduite. Dans le milieu planctonique, les variables biologiques utilisent divers mécanismes physiques, plus particulièrement la turbulence aux différentes échelles, pour réduire cette marge et assurer au mieux leurs besoins métaboliques. A chaque échelle, il y a une adaptation à la turbulence, depuis l'agitation qui accentue les échanges entre variables planctoniques, jusqu'au grand convoyeur océanique qui assure la continuité de l'écosystème à l'échelle planétaire et la distribution de la diversité planctonique au niveau mondial. En absence de turbulence, la vie planctonique serait réduite au processus des microsphères ou limitée par la diffusion moléculaire.

Ces adaptations vont dans le sens d'une mise en phase, c'est-à-dire une superposition spatiale et une synchronisation des processus biologiques avec les processus physiques. Cette adaptation fait appel à un "ajustement écohydrodynamique": Quand les processus biologiques ont les mêmes échelles de temps et de longueurs caractéristiques que les processus physiques, ils interagissent avec ceux-ci et s'imprègnent de leur propre structure spatiale. Chaque processus biologique ira se placer en face d'une "fenêtre spectrale", où il entre en résonance avec les processus physiques, et il y aura ajustement écohydrodynamique (Nihoul, 1989).

Cette possibilité d'ajustement génère la variabilité spatiale de l'écosystème planctonique. Pour faire face à la multiplicité des échelles des processus physiques, les organismes planctoniques vont adopter des stratégies écohydrodynamiques. L'exemple le plus marquant de ce type de stratégie concerne l'augmentation de la production et le déroulement de la séquence des événements planctoniques, qui résultent de la succession d'un mélange vertical et d'une stratification de la colonne d'eau (Legendre, 1981). Cette situation apparaît dans une large variété de situations physiques, en phases avec les cycles diurnes et saisonniers de lumière et de température, les coups de vent et la formation des glaces. Nous avons retrouvé cette séquence: (i) en Méditerranée où la formation estivale et la destruction hivernale de la couche de mélange se succèdent; (ii) en Mer du Nord où des périodes de stabilité et de mélange se succèdent à la fréquence des marées; (iii) dans les fjords où le mélange vertical est lié au frottement des masses d'eau, et où la stabilité est due au fort apport d'eau douce (Déroit de Magellan, Tranchée Norvégienne); (iv) en milieu polaire où la séquence est contrôlée par la dynamique de la zone marginale des glaces.

A cette succession dans le temps peut se superposer une succession dans l'espace, en relation avec les mécanismes de transport horizontaux (Hecq, 1982). Cette étalement génère l'hétérogénéité spatiale de l'écosystème planctonique. Dans les zones frontales, en Mer du Nord, en Méditerranée et en Antarctique, le maximum de productivité a lieu dans les zones de stabilité proches des zones de mélange. Dans les trois mers étudiées (gyres océaniques, plume de l'Escaut, Front Liguro-Provençal), nous avons observé la succession spatiale des événements planctoniques, à partir de source allochtones de nutriments, le long d'écoulements en surface: les nutriments sont abondants dans l'eau récemment remontée ou mélangée et, au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la source, la stratification s'installe, la biomasse phytoplanctonique augmente et les nutriments sont consommés. En raison des temps caractéristiques spécifiques des niveaux trophiques successifs, on a une juxtaposition spatiale de ces niveaux trophiques le long de l'écoulement.

### 4.3.1. Les conditions d'ajustement écohydrodynamique

Le principe d'ajustement écohydrodynamique implique que chaque processus planctonique se place devant une fenêtre spectrale de processus physiques. Ce sont les temps caractéristiques des processus biologiques qui déterminent la fenêtre spectrale. Les processus hydrodynamiques impliqués dans la distribution spatiale des variables écologiques sont ceux qui ont le même temps caractéristique.

(i) Quand le processus biologique a la même fréquence, la même fenêtre spectrale que le processus physique, une interaction maximum a lieu avec celui-ci. Il y a ajustement écohydrodynamique et la contrainte physique impose une dynamique maximale. Par exemple, les Mysidacés présentent généralement des biorythmes jours-nuits, essaim-dispersion; diète-nutrition, liés avec le cycle diurne et favorables à la nutrition. A la sortie de l'Escaut, une espèce de Mysidacé (*Meganyctiphanes Norvegica*) modifie ce rythme et l'adapte à celui des marées, profitant des conditions trophiques plus favorables apportées par ces courants. Ces rythmes sont détruits par les périodes de tempête (tendance à la dispersion) (Hecq, 1982).

(ii) Quand les processus biologiques ont une fréquence plus élevée (échelle plus petite) que celle des phénomènes physiques, ils n'ont pas le temps de subir les fluctuations de ces derniers. La biologie impose sa propre structure spatiale et temporelle par la formation d'essaims ou de taches, et par les migrations. Ainsi dans la couche de surface, mélangée après un coup de vent, puis stabilisée mais de densité homogène, une structuration verticale du phytoplancton apparaît, avec un maximum sub-superficiel. Cette structuration est à mettre en relation avec le processus de la photosynthèse, lié au phénomène de pénétration de la lumière, dont la fréquence est plus élevée (échelle plus petite) que celle du mélange. La turbulence à une échelle plus petite que celle des organismes planctoniques, a tendance à intensifier les relations proies-prédateurs, alors que les tourbillons à plus grande échelle ont tendance à structurer les masses d'eau et à aboutir à une séparation spatiale des niveaux trophiques et à une diminution de ces relations.

(iii) Si le processus biologique a une fréquence plus petite (une échelle plus grande) que celles du processus physique, la variabilité physique n'influence pas directement le processus biologique, puisque ce dernier intègre toutes les petites fluctuations. Ainsi les Copépodes de grande taille, sténothermes ou sténohalins, ne sont pas affectés par la microdistribution de température et de salinités puisqu'ils peuvent se permettre des migrations verticales au travers des diverses couches et intégrer l'influence de cette distribution.

(iv) Un même processus biologique peut avoir plusieurs fenêtres spectrales. Ainsi les organismes phytoplanctoniques s'adaptent à la profondeur en adoptant toute une panoplie de pigments, absorbant chacun à une longueur d'onde spécifique.

v) Ces remarques justifient à elles seules l'intérêt de la notion d'échelle affectée à la formulation de tous les processus biologiques. Ainsi le taux de photosynthèse instantanée [ $s^{-1}$ ] va diminuer lors d'un passage nuageux au-dessus de l'océan. Par contre le taux de production phytoplanctonique horaire [ $h^{-1}$ ] va lisser tous les passages nuageux et ne tiendra compte que de la valeur moyenne. Le même raisonnement se fera à l'échelle journalière,

mensuelle, annuelle ou climatique. La stratégie de modélisation, d'échantillonnage et de mesures que nous avons adoptée (dimension des mailles du réseau et fréquence) tient compte de l'échelle de ces phénomènes.

vi) Les processus biologiques sont "enfouis" dans l'univers lentement variable des plus grandes échelles, et ils sont "effacés" par les effets non linéaires des fluctuations turbulentes des petites échelles (Nihoul, 1989). Comme la physique change d'échelle en permanence, la biologie doit s'adapter à ces changements par des stratégies écohydrodynamiques. Ainsi, c'est l'alternance de périodes de mélange et de stratification qui est favorable à la production phytoplanctonique.

vii) Les processus biologiques, peuvent théoriquement être soumis à des phénomènes physiques à toutes les échelles. Cependant certaines échelles préférentielles dominent et sont situées dans une fenêtre spectrale de temps et de longueur caractéristiques  $t_c$  et  $l_c$  du processus. Remarquons que dans l'écosystème planctonique, la longueur caractéristique verticale est nettement différenciée des longueurs horizontales ( $l_z \ll l_{x,y}$ ). Dans le cas des fronts, les échelles des deux directions horizontales sont également différentes ( $l_x \neq l_y$ ).

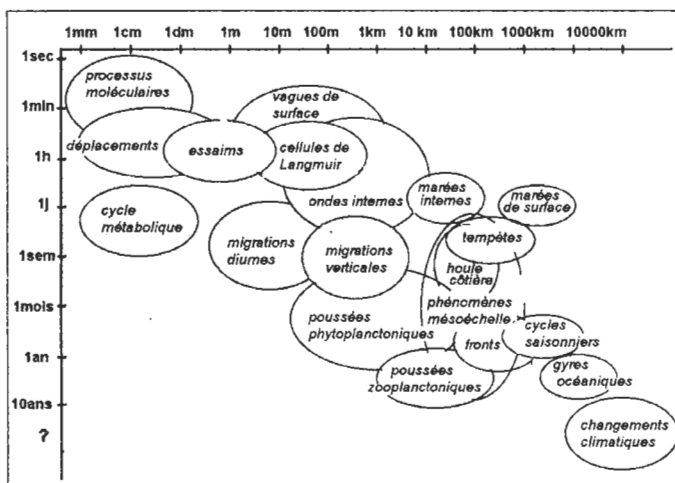


Fig. 4.24. Diagramme schématique illustrant les échelles d'espace et de temps des processus physiques et biologiques développés dans la modélisation de l'écosystème planctonique.

### 4.3.2. La réversibilité des interactions physique/plancton

Bien que les variables biologiques aient une influence négligeable sur la dynamique physique de l'océan, des exceptions à cette règle existent et concernent l'absorption de la radiation par le phytoplancton de la colonne d'eau ou inclus dans la glace. Ces organismes peuvent capter la radiation et entraîner des modifications de la profondeur de la couche de mélange (Lewis *et al.*, 1983) ou de la vitesse de fonte de la glace. A plus grande échelle, la biologie influence la composition de l'atmosphère et l'intensité des flux de chaleur. Les végétaux marins fixent le  $CO_2$  sous forme d'hydrates de carbonates et sous forme de  $CaCO_3$  dans leurs pièces squelettiques. Sans cette fixation, le  $CO_2$  contenu dans l'atmosphère serait



très élevé et la température au dessus de la surface atteindrait 400°C (Mann et Lazier, 1991). Nous l'avons vu, la composition spécifique du phytoplancton, et le mode d'arrangement des réseaux trophiques dans les couches de surface, peuvent modifier la vitesse de sédimentation du carbone et son incorporation aux roches calcaires ou aux hydrocarbures fossiles (océan puits de CO<sub>2</sub>). Selon le type de réseau trophique, le CO<sub>2</sub> peut aussi être métabolisé en surface et retourner à l'atmosphère. Il est apparu que la fin des glaciations, partiellement causée par les changements dans l'orbite terrestre, s'était accompagnée d'une augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique probablement en relation avec une diminution de l'assimilation phytoplanctonique. (Mann et Lazier, 1991).

#### **4.4. Le schéma de modélisation de l'écosystème planctonique**

Les chapitres précédents permettent de conclure que les populations ou variables qui constituent l'écosystème planctonique, varient, en abondance (biomasse), en composition (spécifique, physiologiques et structures d'âge) et en structure (réseau trophiques et répartition spatiale et temporelle), suite aux contraintes physiques des masses d'eau.

L'abondance des variables planctoniques dépend, avant tout, de l'intensité des processus biologiques qui gouvernent les variables et de la limitation quantitative par les niveaux trophiques amont et aval du réseau alimentaire. Par contre, la composition spécifique des populations dépend de la compatibilité mécanique (taille) et biochimique entre la proie et le prédateur. Cette compatibilité est variable et certaines tolérances physiologiques (jeûne, mise en sommeil de stades de développement, cannibalisme et symbiose) assurent le maintien de la composition spécifique, de la disponibilité alimentaire et de la continuité flux alimentaire.

A partir d'une certaine limite de tolérance, la composition spécifique, l'état et la structure trophique de l'écosystème planctonique changent, dans les limites de la biodiversité disponible. Des réseaux alimentaires différents sont mis en action et assurent la continuité du flux alimentaire.

Au-delà de certaines limites de contraintes, l'écosystème planctonique ne peut plus moduler sa composition spécifique. Il adopte des stratégies échohydrodynamiques pour modifier sa structure spatiale et temporelle.

Sur base de ces conclusions, et tenant compte des concepts développés dans les chapitres précédents, nous pouvons tracer le schéma conceptuel de la dynamique de l'écosystème planctonique océanique, couplée avec celle des processus physiques auxquels il s'ajuste (fig. 4.25). Ce schéma est celui d'un modèle 1D. La variabilité verticale des variables biologiques, à cause des forçages hydrodynamiques, est supérieure, de 2 à 3 ordres de grandeur, à la variabilité horizontale. A cela s'ajoute l'effet cumulé des gradients verticaux de lumière et de nutriments, ce qui explique des différences de 10 ordres de grandeur entre la variabilité verticale et la variabilité horizontale de l'écosystème planctonique. La dynamique de la séquence des événements planctoniques dépend essentiellement des processus biologiques entre variables et des mécanismes physiques verticaux de formation

et destruction de la couche de mélange. Ce modèle conceptuel écohydrodynamique 1D de l'écosystème planctonique est la base de la formulation du modèle numérique. Il a été développé sous sa forme la plus complexe tenant compte de la dynamique des glaces en référence à la mer de Ross. (Hecq *et al.*, 1993; Goosse et Hecq, 1994; Hecq *et al.*, 1999, 2001). Son application à d'autres mers se fera dans les chapitres suivants.

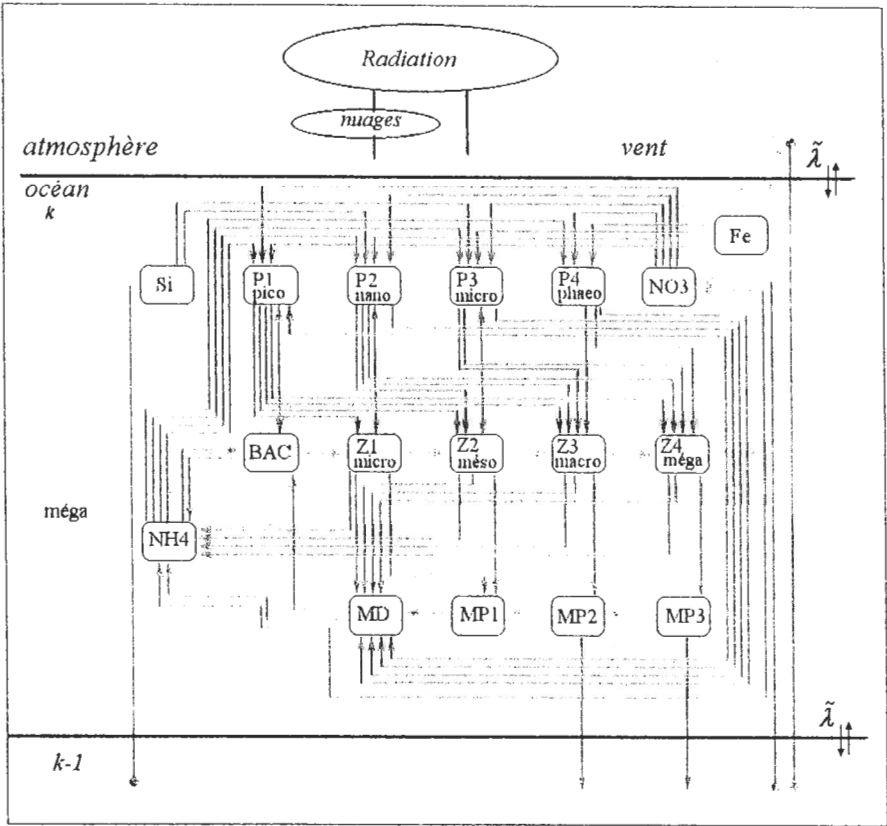


Fig. 4.25. Schéma conceptuel de la dynamique de l'écosystème planctonique océanique et du contrôle de sa variabilité par les contraintes physiques.

Il décrit la dynamique journalière et saisonnière de l'écosystème planctonique, sa répartition verticale dans les couches de surface des océans. Il décrit également la variabilité spatiale et temporelle de la distribution de l'écosystème, identifiée lors des campagnes océanographiques et par l'imagerie satellitaire.

Ses objectifs sont: (i) de simuler les cycles saisonniers du plancton et des nutriments dans l'océan global; (ii) de tester les différentes hypothèses concernant la structure de la chaîne alimentaire et la dynamique du plancton; (iii) de tester des hypothèses concernant l'impact des variations externes de type climatique sur la biocénose planctonique et sa biodiversité; (iv) de procurer un sous-modèle pour les modèles intégrés à l'échelle des bassins océaniques et décrivant les cycles à long terme du carbone et de l'azote organique

particulaire et dissous (Changements globaux), ainsi que le rôle de la biologie océanique dans la régulation du contenu atmosphérique en CO<sub>2</sub>.

Ce modèle conceptuel tient compte de: (i) la variabilité de 1 variables bactérienne, 4 variables phytoplanctoniques et 4 variables zooplanctoniques sélectionnées sur bases de critères taxinomiques, dimensionnels et fonctionnels; (ii) l'étroite relation entre la variabilité biologique et celle des facteurs physiques de l'écosystème; (iii) les concepts récents de réseau omnivores, herbivores et microbiens; (iv) la partition entre production nouvelle et régénérée; (v) la sédimentation du phytoplancton et des pelotes fécales de copépodes; (vi) le contrôle par les nitrates, l'ammonium, les silicates et le fer. Idéalement il devrait contenir également de la structure des classes d'âge du zooplancton (effet Carloti) et de la mixotrophie. Ces derniers développements sont en cours.

Plusieurs processus biochimiques écophysologiques sont explicités: (i) la formation de la poussée printanière; (ii) le passage de l'état juvénile à l'état mature (oligotrophie); (iii) la migration vers les pôles de la poussée printanière à Diatomées; (iv) l'association des voies trophiques parallèles; (v) le contrôle du développement des herbivores par la qualité de la nourriture; (vi) et enfin, la biote des glaces et les flux de phytoplancton à l'interface sont également déterminés.

Les sources physiques de variabilité, dont le modèle tient compte, sont liées aux interaction air-mer qui contrôlent la structure physique et biologique verticale de la colonne d'eau (fig. 4.24): (i) le cycle de la lumière et sa variabilité selon la latitude et la profondeur contrôlent les flux de chaleur sensible et la radiation photosynthétiquement active; (ii) la chaleur latente dépend de l'absorption du rayonnement par l'atmosphère et les nuages. (iii) le vent contrôle les flux de chaleur et l'évaporation mais aussi les accélérations responsables du cycle saisonnier de la profondeur de la couche de mélange et de son rôle sur la production et l'absorption de nutriments; (iv) le modèle inclut le calcul de la formation et la fonte de la glace ainsi que celui des flux de chaleur au travers des interfaces air-glace et eau-glace pour pouvoir s'appliquer aux mers polaires. Le bilan de ces flux de chaleur permet de calculer le réchauffement ou le refroidissement de la mer et la formation et la fonte de la glace; (v) les flux de sel à l'interface air-mer ou air-glace sont déterminés par la congélation, la fonte, l'évaporation et les précipitations; (vi) la diffusion verticale intervient dans les relations proies-prédateurs.