

Chapitre 8

Conclusions et Perspectives

L'objectif poursuivi au cours de ce travail, était d'aboutir à une vision conceptuelle originale de l'écosystème planctonique océanique, dans la perspective du développement d'un modèle numérique illustrant sa variabilité. La méthodologie utilisée a consisté en une série de démarches scientifiques successives et intégrées qui vont de l'acquisition de données sur le terrain à la simulation numérique de l'écosystème planctonique.

Notre première démarche a été de poser les bases générales de la modélisation de l'écosystème planctonique et de fixer une stratégie d'approche qui tient compte de l'étroite dépendance de cet écosystème vis à vis des contraintes hydrodynamiques. Cette stratégie se base sur l'expérience des concepts développés en modélisation des processus physiques. Elle a été adaptée à l'écosystème planctonique en tenant compte de la variabilité des processus biologiques et du caractère incomplet des données disponibles.

Notre deuxième démarche a été de rechercher sur le terrain les arguments nous autorisant à tracer un schéma conceptuel commun, généralisable à diverses régions océaniques. Pour ce faire, une synthèse des données acquises lors de nos campagnes en Méditerranée, dans l'Océan Austral et la Mer du Nord a été réalisée. Nous avons identifié et discuté, dans chacun de ces milieux, une large gamme de contraintes hydrologiques, hydrodynamiques et biogéochimiques susceptibles d'intervenir dans le contrôle de l'écosystème planctonique. Nos résultats ont montré que la dynamique des communautés planctoniques des trois milieux considérés était liée de manière similaire à la structure verticale des propriétés physiques des masses d'eau et à sa variabilité. Dans les trois milieux, nous avons décrit les zones de discontinuité (pycnocline, fronts, tourbillons, gyres, etc.) agissant sur l'écosystème planctonique de manière similaire: au niveau des divergences, les éléments nutritifs indispensables à la production phytoplanctonique sont ramenés en surface et, au niveau des zones de convergence, la matière organique produite en surface est exportée en profondeur. Les résultats des analyses taxinomiques indiquent que les premiers niveaux trophiques de l'écosystème planctonique de ces divers milieux sont constitués d'espèces particulières mais se présentent sous forme d'assemblages biotiques fonctionnels analogues. Les similitudes fonctionnelles mises en évidence nous autorisent donc à adopter un schéma conceptuel commun pour la modélisation de l'écosystème planctonique des divers milieux. Comme ce sont les contraintes atmosphériques qui sont le plus susceptibles d'imposer des variations à l'écosystème planctonique par le biais des échanges complexes océan-atmosphère et par la structuration verticale de la colonne d'eau qui en résulte, nous les avons incluses explicitement dans ce schéma.

Lors de la troisième démarche, nous avons identifié et sélectionné, dans les milieux étudiés, les espèces planctoniques clés, représentées par les variables du modèle, et les processus biologiques qui les contrôlent. Chaque processus a fait l'objet d'une discussion et d'une

paramétrisation en termes compatibles avec la stratégie de modélisation adoptée. Malgré la grande diversité taxinomique du plancton, nous avons tenté de regrouper des ensembles d'organismes sous forme de variables correspondant à des entités fonctionnelles homogènes hiérarchisées, dont la taille, la physiologie et la nature biochimique sont proches. Il est apparu que l'écosystème planctonique des trois sites étudiés était constitué d'assemblages biotiques représentés par des espèces différentes mais appartenant à des groupes fonctionnels identiques. Ces assemblages biotiques répondent aux variations des conditions environnementales par des processus biologiques similaires et ils se présentent sous diverses facettes selon la variabilité spatiale et temporelle des contraintes environnementales. Nous avons basé la sélection des variables sur trois critères: (i) chaque variable doit représenter une fonction déterminée et spécifique dans la dynamique des phases juvénile et mature de l'écosystème planctonique; (ii) ces variables doivent être en nombre suffisant pour décrire ces phases; (i) elles doivent présenter un niveau hiérarchique équivalent, (ii) elles doivent être représentées, du moins potentiellement, dans chacun des milieux étudiés.

Les variables phytoplanctoniques clés sélectionnées sont le picophytoplancton, le nanophytoplancton, les Diatomées (microphytoplancton), et les *Phaeocystis*. Les variables zooplanctoniques comprennent le microzooplancton (incorporant les nanoflagellés hétérotrophes), le mésozooplancton (essentiellement les petits Copépodes), le macrozooplancton (les grands Copépodes, les Mollusques *herbivores* et les Amphipodes détritivores) et le mégazooplancton. Ces variables sont explicitement incluses dans les équations du modèle mer-glace. La variable mégazooplanctonique inclut le Krill ou les Salpes, selon le site considéré, et est exprimée sous forme de variable forçante. Le modèle inclut également comme variable, les bactéries, trois tailles de matière organique particulière, la matière organique dissoute, les nitrates, l'ammonium, les silicates et le fer.

Dans une quatrième démarche, nous avons identifié, dans l'écosystème planctonique des trois milieux étudiés, les voies trophiques par où les variables se transmettaient les flux de matière et le contrôle qu'exerçait la physique sur la sélection de ces voies trophiques. Dans le souci de comprendre la dynamique de l'écosystème planctonique et d'identifier les causes de sa variabilité, nous avons analysé ces voies trophiques en relation avec les concepts récents développés dans la littérature. Nous constatons que, dans les écosystèmes planctoniques que nous avons étudiés, la variabilité temporelle des assemblages planctoniques et la sélection des voies trophiques sont liées à la séquence des événements planctoniques qui se reproduit d'année en année avec seulement de petits écarts par rapport au cycle saisonnier standard. La variabilité spatiale de l'écosystème planctonique 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 et est illustrée par deux états extrêmes, deux phases de l'écosystème planctonique que nous avons qualifié de phase juvénile et de phase mature. Les divers exemples que nous avons traité en Méditerranée, dans l'Océan Austral et en Mer du Nord, montrent la succession de ces phases juvénile et mature.

La phase juvénile se manifeste dans les eaux de surface récemment stabilisées, au printemps, après le mélange hivernal des masses d'eau. Cette phase se caractérise par la

dominance du réseau herbivore classique où la production de microphytoplancton à partir de nitrates mène aux poissons. Elle se caractérise également par la production de grandes quantités de pelotes fécales macrozooplanctoniques, riches en matière organique, et par leur exportation active vers le benthos. Pendant cette phase, le broutage par les Copépodes enrichit la colonne d'eau en ammonium. La production nouvelle l'emporte sur la production régénérée. L'écosystème est peu diversifié et un petit nombre d'espèces peut donner lieu une poussée microphytoplanctonique explosive, c'est à dire une brusque augmentation de biomasse algale, laquelle peut être suivie ou non de celle des niveaux trophiques supérieurs. Dans l'océan ouvert, cette phase juvénile est typique du printemps sous les moyennes et hautes latitudes mais, en situation côtière ou à proximité de récentes remontées d'eau, elle apparaît aussi à d'autres périodes et sous d'autres latitudes. Nous l'observons à la fin de l'hiver et au printemps en Baie de Calvi et en Baie Sud de la Mer du Nord, lors de la fonte des glaces dans l'Océan Austral et à diverses périodes de l'année en régions de divergence, au voisinage du Front Liguro-Provençal et celui de Norvège.

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 apport de ces éléments dans les couches de surface. La production de petites cellules phytoplanctoniques est de type régénéré et utilise l'ammonium excrété par les hétérotrophes pendant dans la phase juvénile. Le réseau microbien est dominant. Nous avons identifié cette phase dans les trois milieux après l'établissement de la pycnocline. Cette phase mature se caractérise par la production de pico et de nanoplancton et conduit au réseau microbien qui inclut des Cyanobactéries et de petits Eucariotes, des bactéries hétérotrophes et des Zooflagellés, consommés par des Ciliés. En phase mature, l'écosystème planctonique est moins productif en termes de biomasse, moins profitable aux poissons mais plus diversifié qu'en phase juvénile. 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 comme nous l'avons observé au large de Calvi en Corse. 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.

Dans les exemples étudiés, nous avons constaté que le déterminisme de ces phases juvénile et mature était lié au contrôle des échanges atmosphère-océan, de la stabilisation de l'eau de surface, de la formation de la pycnocline, de la turbulence, de la formation de la glace et de l'advection verticale des eaux profondes. Les exemples cités nous ont montré combien la variabilité spatiale et temporelle de l'écosystème planctonique est conditionnée par ces phénomènes physiques. A toutes les échelles, nous avons relevé des adaptations des organismes planctoniques à ces contraintes physiques. Ces adaptations vont dans le sens d'une mise en phase (synchronisation et superposition spatiale) des processus biologiques avec les processus physiques aboutissant à un ajustement écohydrodynamique.

Vu l'impact du CO₂ atmosphérique sur l'effet de serre et le changement climatique global, il nous a paru nécessaire d'introduire, dans notre modèle de l'écosystème planctonique, la distinction entre phase juvénile et phase mature, de manière à distinguer les différentes destinées du carbone d'origine atmosphérique et le rôle de puits ou de source de carbone que jouent les couches superficielles des océans. Le phytoplancton fixe le carbone atmosphérique 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 et leur vitesse de sédimentation seront variables. Le carbone fixé peut être métabolisé en surface (océan source de CO₂), ou alors il sédimente au fond des océans et est incorporé aux roches calcaires et aux hydrocarbures fossiles (océan puits de CO₂). Nous avons donc distingué dans notre modèle, la proportion de carbone métabolisé et celle de carbone exporté. La prise en considération de ces concepts biologiques réalistes de type GLOBEC nous a évité les écueils rencontrés dans la plupart des modèles géochimiques antérieurs, de type JGOFS, qui dissimulaient les véritables voies trophiques alors que les variables avaient été correctement identifiées. Les modèles simples de chaîne alimentaire classique ignoraient l'exportation et la sédimentation du matériel biogène vers le fond des océans et ne faisaient allusion ni aux ramifications ni aux boucles du système. Ils négligeaient 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. Dans ces modèles biogéochimiques, les voies trophiques sélectionnées allaient directement des sources inorganiques aux puits atmosphériques et sédimentaires de carbonates, carbone organique et CO₂ et l'écosystème n'était traité qu'en simple étape entre la source inorganique et le puits. Ces modèles accentuaient l'importance de processus spécialisés, comme par exemple la fixation des carbonates dans les squelettes du plancton, mais ne tiennent pas compte d'un minimum de diversité et de régulations des processus biologiques. Les modèles biogéochimiques négligeaient également le fait que la silice assimilée par le phytoplancton est peu métabolisée en surface et est presque entièrement exportée vers le fond; or, 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), dont nous tenons compte dans notre modèle, 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.

Au cours de la cinquième démarche, sur base des concepts précédents, nous avons élaboré un modèle numérique de l'écosystème planctonique océanique couplé avec les processus physiques auxquels il s'ajuste. Nous avons justifié l'emploi d'un modèle physique unidimensionnel (1D-vertical) sur base du fait que la variabilité verticale des composants biologiques est de 10 ordres de grandeur supérieure à la variabilité horizontale. L'originalité de notre schéma de modélisation consiste à traiter les variables biologiques

sous une forme analogue à celle des variables physiques, en introduisant explicitement les termes de diffusion dans l'équation biologique 1D. Cette méthode se base sur la stratégie de modélisation couplée physique-biologie, développée au GHER. Notre modèle décrit l'évolution temporelle de la structure verticale de la température, la salinité, l'énergie cinétique turbulente et le coefficient de diffusion turbulente dans les deux cent premiers mètres de la colonne d'eau, en fonction du vent, des flux de chaleur et de la profondeur. Il décrit la dynamique journalière et saisonnière de l'écosystème planctonique, sa répartition verticale dans les couches de surface des océans et sa variabilité spatiale et temporelle. Pour son application à l'Océan Austral, nous avons incorporé explicitement la dynamique de formation et de fonte de la glace ainsi que la production phytoplanctonique dans la glace, ce qui permet de modéliser l'écosystème bien avant la fonte. La modélisation explicite des processus planctoniques, liés à la dynamique des glaces, directement couplée à celle de la colonne d'eau, est une innovation. Dans notre modèle, la structure physique verticale de la colonne d'eau est contrôlée par les flux de chaleur au travers de l'interface air-mer-glace. Ces flux font intervenir divers processus dont l'absorption du rayonnement solaire, le réchauffement et le refroidissement de la mer, la formation et la fonte de glaces. La modélisation de ces flux est réalisée à partir de formulations multiples impliquant des contraintes telles que le vent, la température de l'air, épaisseur de glace, etc.

Le modèle biologique met l'accent sur: (i) la dynamique de 9 variables planctoniques identifiées par des critères taxinomiques, des critères de taille et des critères fonctionnels; (ii) l'étroite relation entre la variabilité biologique et celle des facteurs physiques de l'écosystème; (iii) la distinction entre la phase juvénile et la phase mature de l'écosystème planctonique et les concepts récents de réseaux omnivore, herbivore et microbien; (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.

Le schéma de modélisation et la procédure que nous avons développés permettent de résoudre des approximations liées aux modèles antérieurs qui décrivaient la progression de la production printanière comme une fonction du changement saisonnier de lumière, du mélange vertical, du stock initial de phytoplancton et des taux de perte, en supposant un terme de diffusivité verticale, infini dans la couche de mélange et nul ailleurs. Dans ces modèles, la profondeur de la couche de mélange était considérée comme constante ou calculée à partir d'un modèle 1D physique séparé. Divers modèles récents de l'écosystème planctonique de la couche de mélange océanique, incluaient, dans une complexité adéquate, les processus bactériens et le flux des formes majeures d'azote mais ne tenaient pas compte de l'influence de la dynamique de la couche de mélange. D'autres introduisaient cette dynamique par l'utilisation d'un terme constant de mélange diffusif vertical entre la couche de mélange et l'océan profond. Ce dernier terme supposait que la concentration en chlorophylle était nulle en dessous de la couche de mélange. Ceci est raisonnable en hiver, printemps et automne, mais pas en été, où un maximum profond de chlorophylle se développe. Enfin, aucun de ces modèles n'incluait explicitement la glace dans leur formulation.

Enfin, lors d'une sixième démarche, le modèle a été appliqué à l'Océan Austral et en particulier à la zone marginale des glaces ainsi qu'en Méditerranée, à la Zone Occidentale

Corse. Il nous a permis de simuler les cycles saisonniers du plancton et des nutriments, et de tester différentes hypothèses concernant la structure de la chaîne alimentaire et la dynamique du plancton. Il permis également de simuler l'impact potentiel de variations externes telles que l'éclairement, le vent et la couverture de glace. Des exercices de validation du modèle par comparaison avec les résultats des campagnes océanographiques montrent une bonne concordance entre les résultats simulés et expérimentaux, du moins pour les variables phytoplanctoniques. Pour le zooplancton, et *a fortiori* pour les niveaux trophiques secondaires en général, l'allure générale des variations est reproduite mais la variabilité à petite échelle manque de réalisme. Cette carence provient du fait que divers processus, intervenant dans le contrôle de la variabilité du zooplancton, ne sont pas inclus dans cette version du modèle. Ces processus ont une composante comportementale des animaux planctoniques (e.g. migration, formation d'essaims) et une composante physique à mésoéchelle (advection). Cette dernière devra dans le futur faire appel à une modélisation tenant compte des trois dimensions de l'espace (modèles 3D). Une première approche a été entreprise lors de la modélisation tridimensionnelle de l'écosystème de la Mer de Ross.

Enfin, il s'avère que notre modélisation reste incomplète. Pour représenter de manière optimale les vues actuelles sur l'écosystème océanique global (GLOBEC), le modèle que nous avons développé devrait inclure les concepts écologiques récemment identifiés. Ainsi, le rôle de la photo-adaptation du phytoplancton et l'influence du rayonnement UV ont été négligés. D'autre part, la diversité planctonique est beaucoup plus grande qu'initialement estimée et il s'avère que des espèces clés sont probablement ignorées. De leur côté, la dynamique des populations du zooplancton, les migrations verticales et leurs contrôle écophysiologique ne sont pas prises en compte. Enfin, pour terminer cette liste non-exhaustive, les multiples voies trophiques secondaire où interviennent les virus, le picoplancton procaryote, le microzooplancton mixotrophe, les gélatineux et les détritivores, ne sont pas incluses dans le modèle.

Avant de prétendre à un modèle optimal, capable de prédire l'avenir de l'écosystème planctonique global, faces aux contraintes physiques, climatiques, biogéochimiques et anthropiques, nous devons d'abord répondre à des questions essentielles à sa compréhension. Quelle est l'importance réelle de la biodiversité et quelles sont les espèces planctoniques clés significatives dans les cycles biogéochimiques? Comment les facteurs environnementaux et les facteurs biotiques déterminent-ils la distribution et l'activité des ces espèces? Quelles sont les interactions réelles entre la biote planctonique, le climat global et la biogéochimie de l'Océan? Comment le zooplancton joue-t-il son rôle de "pivot" dans la sélection des classes de taille phytoplanctoniques, dans l'exportation de la matière organique produite et dans la régulation des cycles biogéochimiques? Quel est le rôle de la prédation par les niveaux trophiques supérieurs, y compris les mammifères et les oiseaux, dans le contrôle de l'écosystème planctonique? Comment les réseaux alimentaires océaniques et l'alternance des phases juvéniles et mature répondent-ils aux perturbations environnementales?

Enfin, de manière générale, une compréhension meilleure de l'écosystème devra passer par son intégration dans une vue tridimensionnelle et par une étude spécifique des processus biologiques sensibles à l'hydrodynamique. Une approche interdisciplinaire où le formalisme numérique suivra toujours le réalisme expérimental, devrait permettre de tendre à une

modélisation optimale. Une approche de terrain sera nécessaire pour compléter l'information scientifique mais de nombreuses données inexploitées existent dans les banques de données.

Arriverons-nous, dans le futur, à une modélisation optimale? Une infinité de processus biologiques et surtout les processus de régulation et d'adaptation écohydrodynamiques restent à identifier et à étudier avant d'être paramétrisés. Restons modestes face à cette question surtout si on se réfère à la définition du modèle idéal formulée par J.C.J Nihoul en 1989: "Le modèle idéal serait nécessairement quadridimensionnel et comporterait une infinité de variables d'état. Ce modèle ne serait rien d'autre que la nature elle-même. En supposant, qu'un jour, nous ayons acquis toutes les connaissances, que nous possédions tous les moyens informatiques nécessaires et que le déterminisme soit prouvé, ce modèle aurait une valeur prédictive si et seulement s'il fonctionnait plus rapidement que la nature elle-même".