



HAL
open science

**Étude par la modélisation de la production primaire
planctonique, processus majeur de la variabilité
saisonnnière de la pression partielle de CO₂ dans l’océan
Austral**

Renaud Person

► **To cite this version:**

Renaud Person. Étude par la modélisation de la production primaire planctonique, processus majeur de la variabilité saisonnière de la pression partielle de CO₂ dans l’océan Austral. Océanographie. 2016. hal-01470779

HAL Id: hal-01470779

<https://ephe.hal.science/hal-01470779>

Submitted on 17 Feb 2017

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

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

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA
RECHERCHE
ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

Mémoire présenté par

Renaud Person

pour l'obtention du Diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

Titre :

**Étude par la modélisation de la production primaire planctonique,
processus majeur de la variabilité saisonnière de la pression partielle de
CO₂ dans l'océan Austral**

Soutenu le 14/12/2016

devant le jury suivant :

Mme.	Hélène Blanchoud	(MC EPHE, METIS)	<i>Président du jury</i>
Mme.	Marina Lévy	(DR CNRS, LOCEAN)	<i>Tuteur scientifique</i>
Mr.	Bruno Delesalle	(MC EPHE, CRIOBE)	<i>Tuteur pédagogique</i>
Mr.	Julien Le Sommer	(CR CNRS, LGGE)	<i>Rapporteur</i>
Mr.	Olivier Aumont	(CR IRD, LOCEAN)	<i>Examineur</i>

Mémoire préparé sous la direction de :

Mme Marina LÉVY, Tuteur scientifique
Sorbonne Universités, UPMC, CNRS, IRD, MNHN, UMR 7159 LOCEAN-IPSL
Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentations et Applications Numériques (LOCEAN)
Directeur : Mme Anne-Marie LEZINE

et de

M. Bruno DELESALLE, Tuteur pédagogique
EPHE, PSL Research University, UPVD-CNRS, USR3278 CRIOBE
Directeur : M. Serge PLANES

École Pratique des Hautes Études
Sciences de la Vie et de la Terre

Renaud Person

14/12/2016

Titre : Étude par la modélisation de la production primaire planctonique, processus majeur de la variabilité saisonnière de la pression partielle de CO₂ dans l'océan Austral

Résumé : Le cycle saisonnier est le principal mode de variabilité de la pression partielle océanique de surface du dioxyde de carbone ($p\text{CO}_2$) dans l'océan Austral. Les processus physiques et biologiques qui sous-tendent les variations saisonnières de la $p\text{CO}_2$ sont bien connus mais encore mal représentés dans les modèles de biogéochimie et de circulation océanique. Comprendre sa variabilité et la résoudre avec une bonne concordance est un pré-requis pour effectuer des bilans de carbone et réaliser des projections climatiques pertinentes. A ce titre, l'océan Austral est une région cruciale qui absorbe entre 10% et 15% des émissions anthropique de CO₂. Toutefois sa compréhension est entourée de nombreuses zones d'ombres et inconnues de par sa situation géographique polaire hostile et de sa dynamique biogéochimique singulière. Ici, je présente une étude des processus qui contribuent au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ réalisée au moyen d'une configuration 1D du modèle NEMO-PISCES. Les résultats obtenus ont permis de révéler le rôle majeur de la production primaire et celui déterminant de la limitation par le fer, caractéristique de l'océan Austral, au sein du cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$. J'ai montré que, des deux groupes du phytoplancton représentés dans le modèle, celui des diatomées se distinguait significativement dans sa contribution à l'intensité de la production primaire et de la pompe biologique. Ce groupe est largement présent dans les eaux australes et présente une singularité physiologique qui lui permet de s'affranchir partiellement de la limitation par le fer pour conserver des taux de croissance élevés. Cette faculté d'adaptation aux conditions environnementales spécifiques de l'océan Austral a été, dans un premier temps, testée dans la configuration 1D montrant d'encourageants résultats sur la variabilité des échanges air-mer de CO₂. Dans un deuxième temps, j'ai implémenté cette adaptation physiologique dans la configuration globale 3D du modèle NEMO-PISCES. Aux échelles du bassin et de la saison, les résultats obtenus permettent de corriger significativement les biais jusqu'à présent simulés par le modèle pour le cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ mais aussi de réévaluer, dans l'océan Austral, le rôle de la production primaire dans le cycle du carbone. Cette faculté d'adaptation aux facteurs environnementaux des espèces de diatomées de l'océan Austral n'avait jamais été prise en compte dans les modèles globaux de biogéochimie et de circulation océanique et permet d'intégrer plus justement le rôle de mitigation de l'effet de serre de l'océan Austral dans le système climatique. Plus largement, ceci conduit à s'interroger sur la faculté d'adaptation des écosystèmes de cette région-clé face au changement climatique.

Mots clés : océan Austral, dioxyde de carbone, pression partielle, production primaire, cycle saisonnier, pompe biologique, diatomées, modélisation.

Remerciements

Aaaaaaarrrrrrggggghhhhh! Ooooooooooh peeeeeuuuuuuuchèèèère!!!! Popopopopopopooooo!!!!!! Oh Mazetteeeuuuu!!!! Aie Aie!!!! Pfioooooooouuuuuu!!!! Des heures que je me triture le cortex et le neurone pour savoir comment débiter cette page « Remerciements ». Quels bons mots, quelles touches d'humour subtil et autres clin d'oeil élégants me faudra t-il écrire pour faire sourire celles et ceux qui liront ces quelques mots. Je n'en sais fichtre rien... Le doute m'étreint dans cette dernière ligne droite.

Bon ! Allez !... Il faut se lancer, sans filet, dans ce vide sidéral, ce gouffre béant... Mais qui, en définitive, me donne l'occasion de remercier toutes celles et ceux qui ont cru en moi. Et de me rappeler que cette aventure fût loin d'être une traversée solitaire. Sans compagnon, cette aventure eut été vaine et infructueuse.

En premier lieu, de façon solennelle mais aussi chaleureuse (l'hiver pointe son nez de ce côté de l'hémisphère), et empreint d'une reconnaissance non feinte, j'adresse une première salve de remerciements à Marina Lévy et Bruno Delesalle.

Marina! Merci, de m'avoir reçu et écouté avec bienveillance et intérêt lorsque je recherchais un laboratoire pour entreprendre ce projet, de m'avoir proposé ce sujet qui m'a permis d'inverser le cours des saisons et de réaliser ce projet au sein du LOCEAN. Merci pour ton enthousiasme indéfectible, ton rire inimitable, ton acuité admirable (et qui m'impressionne). Merci de m'avoir offert l'opportunité de participer à une école d'hiver au NIO. Qu'il est doux l'hiver goanais, plus doux, paraît-il, que l'été à Kerguelen. J'espère que le tourbillon de la vie, quel que soit son échelle, nous permettra de travailler à nouveau ensemble.

Bruno! Merci de m'avoir, toi aussi, écouté, accompagné, encouragé tout au long de ce projet. Ton insatiable intérêt pour la science est magnifique, merci pour l'aide rigoureuse apportée à l'écriture de ce mémoire (les virgules, vindieu, ne pas oublier les virgules...), pour la visite guidée du jardin des plantes (il m'a semblé voir 2 ou 3 arbres te saluer, la feuille goguenarde...). Une belle coopération et relation « plantonique » (oui! sans c!!!).

Merci à vous deux!!!

Mais, tout ceci n'aurait peut-être pas vu le jour sans un Mare a Mare mémorable avec l'indispensable pause « chaussons au pomme de terre » de Levie (je vous les recommande) avec l'ami Christophe Messenger et sans, le trop rare, Benjamin Leblanc qui m'a orienté vers le diplôme de l'EPHE.

Je remercie, aussi, celles et ceux qui, avec une patience admirable, m'ont mis le pied à l'étrier (scripts, outils, modèle etc...) Aurélie Albert, Françoise Pinsard et bien sûr, Joan Llorc dont j'ai suivi la trace australe selon la verticale. J'espère que nous nous reverrons bientôt.

Je remercie l'indispensable Christian Ethé (l'homme aux os de plomb) pour le support modèle et pour les moments passés entre les pinas coladas et le soleil couchant de Goa. Bien heureux, je suis, de continuer à travailler sous ta bienveillance!!!!

Je ne peux oublier Laurent Bopp et son éblouissant sens pédagogique pour la chose carbonée. Son goût pour le carbone se loge jusque dans son vélo. Je suis heureux de poursuivre l'aventure avec toi, et de gravir, crescendo, les sommets du « Cémipe ».

Il y a aussi... évidemment... impossible de l'oublier... l'inénarrable Olivier Aumont (l'homme de l'ombre mais assurément pas du silence). Point de « merci » à ton encounter comme tu me l'as expressément demandé, toutefois tu auras un accès privilégié à ma collection « Johnny B. ».

Je remercie Julien Le Sommer avec qui l'aventure a débuté et avec qui elle se termine, ayant accepté d'endosser le rôle de rapporteur de ce mémoire. Le cycle est bouclé et je suis heureux d'entamer un deuxième tour de roue austral sous ton haut patronage.

J'adresse de vifs remerciements à Claire Lo Monaco pour le partage de son expérience de terrain sur la dynamique kerguelienne et de non moins reconnaissants remerciements à Michèle Fieux pour ses cours passionnants à haute teneur pédagogique sur l'océan planétaire.

Je remercie Hélène Blanchoud, rencontrée au tout début de l'élaboration de ce projet, dont j'ai suivi les enseignements et qui me fait l'honneur de présider le jury.

Je tiens à remercier l'infatigable guide goanais et excellent « coturne » Jérôme Vialard (pas mal non plus en professeur) ainsi que l'accueil chaleureux du transgoanais Mathieu Lengaigne.

Je remercie Anne-Marie Lézine de m'avoir accueilli au LOCEAN.

Évidemment, je remercie celles et celui qui, sous les incessants paquets de mer administratifs, maintiennent le navire à flots : Dany, Virginie, Éric,... et Noémie Camredon à l'EPHE.

J'adresse de chaleureux remerciements à celles et ceux qui m'ont, tout aussi chaleureusement, accueilli au LOCEAN : Simona, Christophe, Claire, Sébastien, Stéphane, Julie, Vincent, Simon, Matthieu, Damien, Kenshi, Xavier, Éric, Nicolas, François...

Un non moins vif remerciement à Martin Puy pour sa réjouissante bonne humeur et le coup de main Latexien final.

Je remercie ma bande de copains-z-et-pines (une expression que je dérobe à mon plus vieil et toujours aussi fringant ami, Manu) qui par leurs attentions répétées m'ont finalement apporté soutiens et enthousiasme. Sachez que vos mots et encouragements m'ont accompagné tout au long de cette aventure. Je vous cite pêle-mêle, dans un méli-mélo d'amitié et de camaraderie, n'y voyez aucun classement, mes sentiments pour vous sont égaux, ami(e)s et compagnons de route et de fortunes : Manu, Virginie, Xavier, Anne, Pierre, Solène, Lionel, Lucile, Nouf, Diane, Raphaël, Mi, Dany, Julien, Carlos, Rabi, Miss Chacha, Choa, Amélie, Dadou, Julia, Djoule, Alexandra, Toto, Laetitia, Marie, Chech, Margot, Cyril, mon magnifique beauf Alexis et sa sauterelle alsacienne Ondine (et leur gnocchi cyclopéen), Victor, Xavier (de Néness), Rodolphe (le Pat Cash de Vincennes), et du côté de la familia, Christophe, Maïté, Géraldine, Jean-Blaise, François, Anne-Marie, Jean-Luc, Hervé et Christiane ainsi

Table des matières

Table des figures

Liste des tableaux

Liste des abréviations

Introduction	1
I Contexte général : état de l'art	5
I.1 L'océan Austral	5
I.1.1 Introduction	5
I.1.2 Description générale	6
I.2 Production primaire, pompe biologique et rôle du fer	9
I.2.1 La production primaire	9
I.2.2 Le fonctionnement de la pompe biologique	9
I.2.3 La limitation par le fer	12
I.3 Dynamique de la couche de mélange de surface	15
I.4 La pression partielle de surface de CO ₂ océanique (<i>p</i> CO ₂)	16
I.5 La chimie des carbonates	17
I.6 Description succincte de la variabilité de la <i>p</i> CO ₂ dans l'océan Austral	19
I.7 L'océan Austral dans le système climatique	20
I.8 Les modèles du système Terre	21
I.9 Le plateau de Kerguelen : une dynamique singulière	24
II Méthode et observations	27
II.1 Introduction	27
II.2 Modèles	27
II.2.1 Introduction à la modélisation	27
II.2.2 Le modèle NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean)	28
II.2.3 Le modèle PISCES (Pelagic Interaction Scheme for Carbon and Ecosystem Studies)	30
II.2.4 Formulation du taux de croissance du phytoplancton	32
II.3 La configuration 1D : modélisation de la colonne d'eau	34

II.3.1	Mise en place de la configuration 1D	35
II.3.2	Point d'étude de la configuration 1D	35
II.3.3	Fichiers de forçage dynamique	36
II.3.4	Initialisation et rappel aux états initiaux en nutriments	38
II.4	La configuration 3D : circulation océanique du système Terre	39
II.4.1	Mise en place de la configuration	39
II.4.2	Fichiers de forçages dynamique et d'initialisation biogéochimique	40
II.4.3	Paramétrisations caractéristiques de la physiologie algale dans l'océan Austral	40
II.5	Les observations	41
II.5.1	Les données d'observations de $p\text{CO}_2$	42
II.5.2	Les données satellitaires de chlorophylle de surface	44
III	Modèle 1D : Résultats	47
III.1	Description de l'état moyen des termes de limitation à la station de la version standard de NEMO-PISCES	47
III.2	Étude de processus	49
III.2.1	Test de sensibilité à la formulation du taux de croissance du phytoplancton	49
III.2.2	Tests de sensibilité à la disponibilité en fer	50
III.2.3	Test de sensibilité à la limitation de l'export de carbone organique particulaire	52
III.2.4	Test de sensibilité à la pression de broutage du zooplancton	54
III.2.5	Test de sensibilité à la paramétrisation du taux de croissance maximum du phytoplancton	54
III.2.6	Conclusions	56
III.3	Paramétrisation de la physiologie des diatomées dans l'océan Austral	57
III.3.1	Nouvelle paramétrisation du taux de croissance des diatomées	57
III.3.2	Contrôle de la biomasse des diatomées	60
III.3.3	Limitation hivernale de la production primaire	61
III.3.4	Résultats de la nouvelle paramétrisation	61
III.4	Conclusions	66
IV	Variabilité saisonnière de la pression partielle de CO_2 dans l'océan Austral : le rôle-clé de l'adaptation des diatomées à la faible disponibilité en fer	69
IV.1	Introduction	69
IV.2	Méthode	70
IV.3	Résultats	72
IV.4	Discussion	77
IV.5	Conclusion	79
V	Synthèse, conclusion et perspectives	81
V.1	Production primaire dans l'océan Austral : les rôles essentiels du fer et des diatomées	81
V.2	La zone Antarctique : une dynamique opaque à résoudre	83
V.3	Les modèles d'étude du climat : une réponse potentielle aux désaccords	85
V.4	Perspectives	85
V.4.1	Les facteurs physiologiques à l'échelle globale	85
V.4.2	Adaptation physiologique et changement climatique	86
V.5	Pour conclure	88
	Bibliographie	89
	Annexe	107

Seasonal variability of $p\text{CO}_2$ in the Southern Ocean : the key role of diatoms adaptation to low iron 107

Table des figures

I.1	carte schématique des principaux courants de l’océan Austral, au sud de 20°S. Les profondeurs inférieures à 3500 m sont ombrées. Les positions moyennes des deux fronts principaux de l’ACC, le PF et le SAF, sont indiquées. C, courant; G, gyre; F, front; ACC, courant circumpolaire antarctique, Rintoul (2009)	7
I.2	vue schématique de la circulation méridienne de retournement dans l’océan Austral. NADW : eau profonde de l’Atlantique nord. UCDW : eau profonde circumpolaire supérieure. LCDW : eau profonde circumpolaire inférieure. AABW : eau antarctique de fond. AAIW : eau intermédiaire antarctique. SAMW : eau de mode subantarctique (S.Rintoul à partir de Speer et al. (2000)).	8
I.3	taux de croissance optimal de cinq algues unicellulaires en fonction de la température, Eppley (1972)	10
I.4	description schématique de la pompe biologique (partie gauche) et de la pompe de solubilité (partie droite). L’énergie solaire et les nutriments inorganiques dissous disponibles dans la zone euphotique (surface ocean) permettent au phytoplancton de transformer le CO ₂ en carbone organique constituant la base de la chaîne alimentaire marine. Le carbone organique formé est transféré vers les niveaux trophiques supérieurs (zooplancton, poissons). Il est aussi majoritairement reminéralisé par les bactéries dans la zone euphotique. Une partie est exportée vers l’océan profond (Deep ocean) ou transformée en carbone inorganique dissous par les bactéries, il rejoint la circulation thermohaline. Une petite fraction est séquestrée dans la couche sédimentaire (Sea floor), Chisholm (2000)	11
I.5	distribution spatiale de la concentration de surface de chlorophylle dans l’océan Austral (30°S-90°S) au mois de décembre issue d’une climatologie mensuelle des données d’observations satellites MODIS-Aqua (2002-2011).	12

I.6	représentation schématique de la variabilité saisonnière du cycle du fer dissous (dFe) dans l’océan Austral. Schéma du haut : processus contrôlant la variabilité du contenu en fer dissous (dFe stock) dans la couche de surface. Schéma du bas : à gauche, profil schématique de la concentration de fer dissous dans la couche de surface et en dessous de la ferricline (profondeur du gradient vertical maximum de concentration de fer, tirés noir). Schéma principal : changement saisonnier de l’apport de fer piloté par la dynamique physique (flèches bleues) associée à la variabilité de la profondeur de la couche de mélange (Mixed-layer depth, noir), intensité du recyclage du fer biogénique du printemps au début de l’automne (intensité croissante : flèches jaunes, oranges, rouges) et composition communautaire pélagique représentée par deux classes de taille de phytoplancton (petit et grand), le zooplancton et les bactéries, Tagliabue et al. (2014)	14
I.7	distribution mensuelle de la profondeur de la couche de mélange de surface (MLD) dans l’océan Austral à partir d’une climatologie mensuelle des données d’observations issues des profileurs Argo.	15
I.8	section transversale à 2 dimensions des différents processus impliqués dans le transfert physique du carbone au travers de la couche de mélange. La ligne noire continue est la profondeur saisonnière de la couche de mélange, la ligne en pointillée représente la profondeur hivernale de la couche de mélange, Levy et al. (2013)	16
I.9	flux air-mer de CO ₂ annuels moyens à partir des observations, et de la moyenne de différents modèles de biogéochimie océanique, d’inversions atmosphériques et océaniques (PgC/an). Les barres d’erreur pour chaque méthode d’évaluation représentent la déviation moyenne absolue. Les valeurs négatives représentent des flux vers l’océan, Lenton et al. (2013)	21
I.10	cycles saisonniers de la différence de pCO ₂ de surface entre l’océan et l’atmosphère (DpCO ₂) dans l’océan Austral moyennés par zones à partir des climatologies centrées autour de l’année 2000 issues des sorties mensuelles de 12 modèles Earth System Models (ESM, couleur) et de la climatologie mensuelle de ΔpCO ₂ fournie par le Lamont Doherty Earth Observatory (tiré noir) au sud de 30°S, (a) zone subtropicale (30°S-35°S), (b) zone subantarctique (35°S-48°S), (c) zone de front polaire (48°S-55°S), (d) zone antarctique (55°S-75°S).	24
I.11	vue schématique de la circulation régionale et des masses d’eau autour et au dessus du plateau de Kerguelen. AASW : eau de surface antarctique. PFSW : eau de surface du front polaire. SASW : eau de surface subantarctique. STSW : eau de surface subtropicale. PF : front polaire. SAF : front subantarctique, Park et al. (2008b)	25
I.12	contraste régional de la distribution de la concentration de surface de chlorophylle dans le secteur indien de l’océan Austral comprenant la région du plateau de Kerguelen, de septembre à décembre, estimée à partir d’une climatologie mensuelle issue des données satellite MODIS-Aqua de 2002-2011.	26
II.1	architecture du modèle de biogéochimie marine PISCES décrivant schématiquement le cycle des 24 variables pronostiques et les différents processus de transfert entre chaque compartiment, Dufour (2011)	31
II.2	plateau de Kerguelen, ses îles (Grande Terre au nord, Heard au sud) et son profil bathymétrique. Le rectangle rouge correspond à la localisation du domaine de l’étude de la configuration 1D (48-50°S, 71°-73°E).	36

II.3	profils saisonniers des fichiers de forçage 1D des versions 3.4 et 3.6 du code. (a) et (b), variabilité à 5 jours du flux solaire incident à la surface de l'océan (courbe noire continue) et de la température de surface de l'eau de mer (courbe noire en pointillé). (c) et (d), variabilité à 5 jours du coefficient de diffusion verticale (K_z) associé à la variabilité à 5 jours de la profondeur de la couche de mélange de surface (courbe noire en sur-impression). Au delà de la profondeur maximum la couche de mélange de surface, la valeur de K_z est fixée à une valeur <i>background</i> de 10^{-5} m ² /s.	37
II.4	projection Mercator de la grille tripolaire et de structure curviligne orthogonale ORCA-R2 du modèle NEMO (http://www.nemo-ocean.eu/).	39
II.5	localisation des observations de $p\text{CO}_2$ océaniques basées sur 5.2 millions d'observations collectées depuis 1970 (Takahashi <i>et al.</i> , 2009). Les lignes noires indiquent les parcours des mesures utilisées dans Takahashi <i>et al.</i> (2002), les lignes rouges sont les données rajoutées dans Takahashi <i>et al.</i> (2009). (B) Nombre de mois de l'année pour lesquels les observations existent pour chaque maille de 4°x5°, Takahashi <i>et al.</i> (2009).	43
II.6	distribution climatologique mensuelle centrée sur l'année 2007 de la différence de pression partielle de CO_2 entre l'océan et l'atmosphère ($\Delta p\text{CO}_2$) dans l'océan Austral au sud de 30°S calculée à partir de la climatologie mensuelle de la $p\text{CO}_2$ de Landschützer <i>et al.</i> (2014) pour la période 1998-2011.	44
II.7	distribution climatologique mensuelle de la concentration de chlorophylle de surface dans l'océan Austral au sud de 30°S calculée à partir des données satellites MODIS-Aqua couvrant la période 2002-2011.	45
III.1	profils saisonniers des termes de limitation de surface pour les deux groupes fonctionnels de phytoplancton dans le cas de la version standard du code PISCES. (a) LNLIGHT limitation par la lumière pour le nanophytoplancton, (b) LDLIGHT limitation par la lumière pour les diatomées, (c) LNNUT limitation par l'ensemble des nutriments pour le nanophytoplancton, (d) LDNUT limitation par l'ensemble des nutriments pour les diatomées, (e) LNFER limitation par le fer pour le nanophytoplancton, (f) LDFER limitation par le fer pour les diatomées.	48
III.2	(a) concentration de chlorophylle totale de surface, (b) différence de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 (DpCO_2), (c, d, e, f) termes de limitation de la lumière et des nutriments pour les nano-phytoplanctons et les diatomées calculées à partir des deux formulations du taux de croissance du phytoplancton, OLDPROD (vert), et NEWPROD (bleu), nano-phytoplancton colonne de gauche, diatomées colonne de droite. En pointillé, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des images MODIS-Aqua (noir) et Seawifs (rouge), et (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 des données d'observations LDEO2000 (noir) et SOCAT (rouge) centrées sur l'année 2000.	50
III.3	(a) cycles saisonniers de la chlorophylle de surface et, (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 (DpCO_2), simulés à partir de trois concentrations de surface initiales en fer (0.033 nmol/l (jaune), 0.1 nmol/l (orange), 0.2 nmol/l (rouge)) dans le cadre de tests de sensibilité à la limitation par le fer.	51

III.4	(a) cycles saisonniers de la chlorophylle totale de surface et, (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ (Dpco2) simulés à partir d'une limitation de l'export du carbone organique particulaire (POC) à différentes profondeurs (80 m, 100 m, 120 m, 140 m) et comparés à un test de référence sans limitation de cet export (nolim). En surimpression, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données MODIS-Aqua (croix noire) et Seawifs (croix rose), et (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ des données d'observations LDEO2000 (triangle noir) et SOCAT (triangle rose) centrées sur l'année 2000.	53
III.5	(a) cycles saisonniers de la chlorophylle totale de surface, et (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ (Dpco2) simulés dans le cas d'une limitation par le fer partiellement levée, avec des valeurs augmentées des taux de broutage du mésozooplancton (0.75 → 0.9), du microzooplancton (2.6 → 3) et de la préférence alimentaire du microzooplancton pour les diatomées (0.4 → 0.6) par rapport à la paramétrisation standard du modèle PISCES. En surimpression, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données MODIS-Aqua (croix noire) et Seawifs (croix rose), et (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ des données LDEO2000 (triangle noir) et SOCAT (triangle rose) centrées sur l'année 2000.	55
III.6	(a) cycles saisonniers de la chlorophylle totale de surface, et (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ (Dpco2) simulés avec trois valeurs différentes du taux de croissance maximum du phytoplancton, μ_{\max}^0 , 0.6/jour (courbe bleue foncée), 0.5/jour (courbe bleue) et 0.4/jour (courbe verte). En surimpression, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données MODIS-Aqua (croix noire) et Seawifs (croix rose), (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ des données d'observations LDEO2000 (triangle noir) et SOCAT (triangle rose) centrées sur l'année 2000.	56
III.7	cycles saisonniers des concentrations de chlorophylle de surface totale (vert clair), du nanophytoplancton (bleu-vert) et des diatomées (bleu) simulés dans l'expérience OLDPROD avec une concentration initiale en fer à la surface de 0.5 nmol/l.	58
III.8	(a) évolution saisonnière des quotas Fe/C des diatomées (bleu-vert) et du nanophytoplancton (vert). (b) Évolution saisonnière des termes de limitation par le fer des diatomées (bleu-vert) et du nanophytoplancton (vert).	59
III.9	profil saisonnier de la radiation photosynthétique disponible (PAR) calculée à partir du flux solaire incident à la station. Profondeur de la couche de mélange associée (MLD, noire).	62
III.10	comparaison entre la nouvelle paramétrisation de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation dans l'océan Austral, NEWPARAM (bleu) et la paramétrisation standard du modèle PISCES, OLDPARAM (vert). (a) concentration de chlorophylle totale de surface, (b) différence de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ (DpCO2), (c, e, g) termes de limitation par la lumière (LNLIGHT), par les nutriments (LN-NUT) et par le fer (LNFER) pour le nanophytoplancton, respectivement, (d, f, h) termes de limitation par la lumière (LDLIGHT), par les nutriments (LDNUT) et par le fer (LDFER) pour les diatomées, respectivement. En pointillé : (a), les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données satellites MODIS-Aqua (noir) et Seawifs (rouge), (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO ₂ des données d'observations LDEO2000 (noir) et SOCAT (rouge) centrées sur l'année 2000.	64

III.11	comparaison entre la nouvelle paramétrisation de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation de l'océan Austral, NEWPARAM (bleu) et la paramétrisation standard du modèle PISCES, OLDPARAM (vert). (a) concentration de chlorophylle à la surface du nanophytoplancton, (b) concentration de chlorophylle à la surface des diatomées, (c) taux de croissance réalisé du nanophytoplancton, (d) taux de croissance réalisé des diatomées, (e) concentration à la surface du microzooplancton, (f) concentration à la surface du mésozooplancton. (a) et (b), en gris clair, profondeur de la couche de mélange (MLD).	65
III.12	comparaison des concentrations en nutriments à la surface entre la nouvelle paramétrisation de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation du plateau de Kerguelen, NEWPARAM (bleu) et la paramétrisation standard du modèle PISCES, OLDPARAM (vert). (a) concentration de surface en Si, (b) concentration de surface en fer, (c) concentration de surface en NO_3 , (d) concentration de surface en PO_4	66
IV.1	cycles saisonniers de juin à mai dans l'océan Austral (au sud du front subtropical) de (a) la différence de pression partielle de CO_2 entre l'océan et l'atmosphère $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{océan}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$) à partir des observations (lignes pointillées grises), de l'expérience CTL (bleu clair) et de l'expérience PHYSIO (bleu foncé), (b) la concentration de surface de chlorophylle (mg/m^3) à partir des observations satellites (ligne pointillée grise), de l'expérience CTL (vert clair) et de l'expérience PHYSIO (vert foncé), (c) des contributions relatives thermodynamique (sst) et biologique et dynamique (dyn+bio) au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$; le facteur thermodynamique est représenté en rouge clair pour l'expérience CTL et en rouge foncé pour l'expérience PHYSIO et les facteurs biologique et physique en bleu clair pour l'expérience CTL et en bleu foncé pour l'expérience PHYSIO, et (d) les profils verticaux de DIC en été (rouge) et en hiver (bleu) pour l'expérience CTL (couleurs claires) et pour l'expérience PHYSIO (couleurs foncées). Les données mensuelles dans les zones de couverture de glace ne sont pas prises en compte.	73
IV.2	cycles saisonniers de juin à mai des moyennes zonales de (a, b, c) la différence de pression partielle de CO_2 entre l'océan et l'atmosphère $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{océan}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$), (d, e, f) des contributions relatives thermodynamique (sst) et biologique et dynamique (dyn+bio) au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ et (g, h, i) de la concentration de surface de chlorophylle (mg/m^3) à partir des observations satellites (ligne pointillée grise), de l'expérience CTL (vert clair) et de l'expérience PHYSIO (vert foncé). Dans les panneaux (a, b, c), les lignes pointillées grises montrent les observations, les lignes bleu clair l'expérience CTL, les lignes bleu foncé l'expérience PHYSIO. Dans les panneaux (d, e, f), le facteur thermodynamique est représenté en rouge clair pour l'expérience CTL et en rouge foncé pour l'expérience PHYSIO, les facteurs biologique et physique sont en bleu clair pour l'expérience CTL et en bleu foncé pour l'expérience PHYSIO. Les panneaux du côté gauche (a, d, g) correspondent à la zone subantarctique (SAZ), les panneaux du milieu (b, e, h) à la zone polaire (PZ) et les panneaux du côté droit (c, f, i) à la zone antarctique (AZ). Les données mensuelles dans les zones de couverture de glace ne sont pas prises en compte.	75
IV.3	comparaison par zones des moyennes annuelles des flux air-mer de CO_2 en PgC/an entre l'expérience CTL (orange clair), l'expérience PHYSIO (orange foncé) et les observations (gris clair) pour l'année 2010. En gris foncé, en surimpression, les barres d'erreurs des observations.	77

V.1	comparaison des cycles des anomalies saisonnières de $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{océan}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$) dans l'océan Austral entre la version 3.2 de NEMO-PISCES (bleu clair) utilisée au début de cette étude et la version 3.6 (bleu foncé) prenant en compte l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation de l'océan Austral. En pointillé, les observations issues des climatologies de Takahashi (gris clair) et de Landschützer (gris foncé). On constate une meilleure adéquation du modèle aux observations.	83
-----	--	----



Liste des tableaux

III.1	comparaison des valeurs des quotas en fer optimum, maximum, minimum, de la valeur maximale du rapport Chl/C des diatomées et de la préférence alimentaire du microzooplancton pour les diatomées entre la paramétrisation par défaut du modèle PISCES et la nouvelle paramétrisation rendant compte de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation par le fer dans l'océan Austral	60
-------	--	----

Liste des abréviations

- ACC** : courant circumpolaire antarctique (Antarctic Circumpolar Current)
- AABW** : eau antarctique de fond (Antarctic Bottom Water)
- AAIW** : eau intermédiaire antarctique (Antarctic Intermediate Water)
- AASW** : eau de surface antarctique (Antarctic Surface Water)
- AZ** : zone antarctique (Antarctic Zone)
- bPM** : grosse matière particulaire (big Particle Matter)
- CARIOCA** : CARbone Interface OCéan Atmosphère
- CMIP** : Coupled Model Intercomparison Project
- DIC** : carbone inorganique dissous (Dissolved Inorganic Carbon)
- DOM** : matière organique dissoute (Dissolved Organic Matter)
- ESM** : modèles du système Terre (Earth System Models)
- FAO** : Food and Agriculture Organization (Nations Unies)
- FORTTRAN** : FORmula TRANslator
- GIEC** : Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat
- GLODAP** : GLobal Ocean Data Analysis Project
- HNLC** : High Nutrient Low Chlorophyll
- IPCC** : Intergovernmental Panel on Climate Change
- IPSL** : Institut Pierre-Simon Laplace
- KEOPS** : KErguelen Ocean and Plateau compared Study
- LCDW** : eau profonde circumpolaire inférieure (Lower Circumpolar Deep Water)
- LDEO** : Lamont-Doherty Earth Observatory
- LIM** : Louvain-la-Neuve Ice Model
- LOCEAN** : Laboratoire d'Océanographie et du Climat Expérimentations et Approches Numériques
- MLD** : profondeur de couche de mélange (Mixed Layer Depth)
- MODIS-Aqua** : Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer Aqua
- NADW** : eau profonde de l'Atlantique nord (North Atlantic Deep Water)
- NEMO** : Nucleus for European Modelling of the Ocean
- NOAA** : National Oceanic and Atmospheric Administration
- PAR** : radiation photosynthétique disponible (Photosynthetic Available Radiation)

OISO : Océan Indien Système d'Observations
OPA : Océan PARallélisé
 $p\text{CO}_2$: pression partielle de dioxyde de carbone
PISCES : Pelagic Interaction Scheme for Carbon and Ecosystem Studies
POC : carbone organique particulaire (Particle Organic Carbon)
PF : front polaire (Polar Front)
PFSW : eau de surface du front polaire (Polar Front Surface Water)
PFZ : zone de front polaire (Polar Front Zone)
sPM : matière particulaire de petite taille (small Particle Matter)
SAF : front subantarctique (SubAntarctic Front)
SAMW : eau de mode subantarctique (SubAntarctic Mode Water)
SASW : eau de surface subantarctique (SubAntarctic Surface Water)
SAZ : zone subantarctique (SubAntarctic Zone)
SeaWIFS : Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor
SOCAT : Surface Ocean CO₂ Atlas
SOCOM : Southern Ocean Carbon and Climate Observations and Modeling
STF : front subtropicale (SubTropical Front)
STSW : eau de surface subtropicale (SubTropical Surface Water)
STZ : zone subtropicale (SubTropical Zone)
SSS : salinité de surface de l'eau de mer (Sea Surface Salinity)
SST : température de surface de l'eau de mer (Sea Surface Temperature)
TALK : alcalinité totale (Total Alkalinity)
TKE : énergie cinétique turbulente (Turbulent Kinetic Energy)
UCDW : eau profonde circumpolaire supérieure (Upper Circumpolar Deep Water)
WCRP : programme de recherche sur le climat mondial (Working Climate Research Programme)
WGCM : groupe de travail sur la modélisation couplée (Working Group on Coupled Modelling)
WOA : World Ocean Atlas

Introduction

L'océan mondial est une réserve importante de carbone estimée à 38000 GtC. Il contient 60 fois plus de carbone que l'atmosphère (Sarmiento et Gruber, 2006) et exerce, par des processus naturels, un rôle majeur sur la régulation des concentrations en dioxyde de carbone atmosphérique (CO_2^{atm}) absorbant de 25% à 30% des émissions anthropiques de CO_2 (Sabine *et al.*, 2004; Le Quéré *et al.*, 2009). Ces émissions, essentiellement issues de la combustion des énergies fossiles (charbon, pétrole, gaz naturel) et du changement d'utilisation des sols (déforestation) (Ciais *et al.*, 2014) s'accumulent pour 43% en moyenne dans l'atmosphère (Le Quéré *et al.*, 2009), le reste des émissions étant absorbé par la biosphère terrestre et les océans. Ainsi, depuis le début de l'ère pré-industrielle, la concentration de CO_2^{atm} a augmenté de plus de 40% (IPCC, Groupe 1, 2014) passant de 280 ppm à des valeurs supérieures à 400 ppm comme à la station d'observation de Mauna Loa (Hawaï) en avril 2014 ou à celle de l'île d'Amsterdam (océan Indien sud) en mai 2016. Cette augmentation de la concentration de CO_2^{atm} effective sur une échelle de temps très courte et à une vitesse jamais observée par le passé souligne la contribution majeure des activités humaines dans le réchauffement climatique actuel (degré de confiance élevé, rapport IPCC, Groupe 1, 2014).

Dans ce contexte, l'océan Austral est une région-clé qui joue un rôle déterminant dans la régulation des concentrations contemporaines de CO_2^{atm} (Sarmiento *et al.*, 1998; Friedlingstein *et al.*, 2003). Par ailleurs, et face au bouleversement climatique observé, il est désigné comme un bassin très sensible dont la température sera la plus modifiée dans sa profondeur (degré de confiance élevé, rapport IPCC Groupe 1, 2014). En raison de l'augmentation des concentrations de CO_2^{atm} , son comportement par rapport aux échanges air-mer de CO_2 a été modifié. Au cours de la période pré-industrielle, l'océan Austral était une source modeste de carbone naturel pour l'atmosphère avec des échanges atmosphère-océan de CO_2 estimés à 0,4 PgC/an (Mikaloff Fletcher *et al.*, 2007; Gruber *et al.*, 2009). Aujourd'hui, il absorbe environ 0,7 PgC/an (Mikaloff Fletcher *et al.*, 2006; Gruber *et al.*, 2009; Khattiwala *et al.*, 2009) soit près de 40% de l'estimation du budget total absorbé par les océans.

L'estimation et l'évolution dans l'océan Austral de ce puits de carbone est un thème de recherche actif au sein de la communauté scientifique. Plusieurs études ont montré une saturation de ce dernier amorcée au milieu des années 1990 (Metzl, 2009; Takahashi *et al.*, 2009). Une raison majeure avancée de cette saturation est l'intensification des tensions de vent en période hivernale durant les

phases positives du mode annulaire austral (Le Quéré *et al.*, 2007; Lovenduski *et al.*, 2008), mode de variabilité climatique caractéristique comme l'oscillation de l'Atlantique nord ou l'oscillation Pacifique décennale. Une étude plus récente suggère qu'une reprise de l'intensité de ce puits est en cours depuis le début des années 2010 (Landschützer *et al.*, 2015).

Comprendre comment interagissent l'océan et le climat passe, entre autres, par l'estimation de la variabilité des échanges de CO₂ à l'interface océan-atmosphère. Or, l'étude du cycle saisonnier du CO₂ dans l'océan Austral est une vraie gageure tant les observations sont encore peu nombreuses pour le quantifier clairement (Monteiro *et al.*, 2009; Majkut *et al.*, 2014; Monteiro *et al.*, 2015). Les données d'observations de cette région océanique sont très éparses dans le temps et dans l'espace et présentent de forts biais saisonniers, du fait de sa situation géographique et de sa nature météorologique difficile. Toutefois, les observations disponibles désignent le cycle saisonnier comme le principal mode de variabilité de la pression partielle de surface du dioxyde de carbone océanique ($p\text{CO}_2$) et des échanges air-mer de CO₂ au sein de l'océan Austral (Lenton *et al.*, 2006).

L'un des processus qui contribue à la réduction de l'augmentation du CO₂^{atm} est la pompe océanique. Cette pompe est active au travers des processus de pompe physique, de pompe de solubilité et de pompe biologique. La première décrit la séquestration du carbone par la formation des masses d'eau océanique telle la formation des eaux de fond dans les zones de convection polaires. La seconde traduit la dépendance thermique du coefficient de solubilité du CO₂ dans l'océan. La troisième représente l'assimilation photosynthétique du dioxyde de carbone dissous en composé organique par le phytoplancton. L'étude menée porte sur les processus biogéochimiques qui pilotent la pompe biologique dans l'océan Austral et l'estimation de sa contribution au cycle du carbone. Cette composante est un élément d'incertitude dans l'évaluation de la quote-part de cette région dans le système climatique et dans les bilans globaux de carbone (Le Quéré *et al.*, 2015).

Pour comprendre les processus associés aux variations de la production primaire et leur impact sur la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$, l'axe de recherche adopté est celui de la modélisation comme outil d'étude de prospection spécifique et d'intégration synoptique. Une mise en perspective des résultats par confrontation aux différents produits d'observations satellitaires et *in situ* disponibles et représentatifs de l'état actuel des connaissances océanographiques a servi, logiquement, de validation aux différentes étapes de cette étude. Le cheminement méthodologique a conduit vers la prise en compte de caractéristiques physiologiques des espèces de phytoplancton de l'océan Austral ainsi qu'au rôle angulaire du fer au sein de ces processus comme rapporté par plusieurs études (de Baar, 2005; Blain *et al.*, 2007; Boyd et Ellwood, 2010; Tagliabue *et al.*, 2014).

Ce mémoire est organisé en quatre parties. La première décrit le contexte général de cette étude et l'état de l'art des connaissances sur la dynamique des processus biogéochimiques qui contrôlent la variabilité de la $p\text{CO}_2$ au sein de l'océan Austral (I). Dans la deuxième partie, je présenterai l'outil de modélisation et la mise en place des configurations utilisées pour mener cette étude (II). Je poursuivrai, dans un troisième temps, par la présentation des résultats des différentes expériences de sensibilité et de validation réalisées dans le cas d'une étude unidimensionnelle (III). Enfin, je terminerai par les résultats d'une étude tridimensionnelle (IV). Je démontrerai la nécessité de prendre en compte les singularités physiologiques des espèces de phytoplancton, plus particulièrement, des diatomées au travers de l'acclimatation de leur métabolisme aux conditions limitantes des écosystèmes qui conditionnent la production primaire dans l'océan Austral. Ces résultats viennent confirmer le rôle non dissocié du fer et de son cycle océanique dans l'activation de la pompe biolo-

gique. Ils éclairent le lien sensible, subtil et essentiel qui l'unit au cycle du carbone et à son export dans cette région océanique. Les résultats obtenus permettent de réconcilier les cycles saisonniers de la chlorophylle de surface et de la $p\text{CO}_2$ issus des observations et celui simulé par le modèle de circulation et de biogéochimie de l'Institut Pierre Simon Laplace (IPSL). Cette étude pointe, si besoin était, la nécessité d'accroître l'acquisition de données biogéochimiques et biologiques au sein d'un réseau d'observations coordonné dans ce secteur océanique. Entre autres perspectives, ces données permettraient une intégration plus juste du compartiment biogéochimique austral et de ces disparités régionales au sein des modèles globaux de simulation du climat passé, présent et futur.

-§-

Contexte général : état de l'art

Dans ce chapitre, je présenterai brièvement les caractéristiques hydrologiques et biogéochimiques de l'océan Austral, ainsi que les différents paramètres qui contribuent à la variabilité du cycle saisonnier de la pression partielle de surface du CO₂ océanique. Je décrirai la dynamique de la pompe biologique et ses particularités dans ce secteur océanique hostile et singulier. J'exposerai les résultats issus des observations et des projections climatiques sur la variabilité saisonnière de la pression partielle de CO₂. Enfin je décrirai la région du plateau de Kerguelen et sa dynamique singulière pour laquelle une attention particulière a été portée dans le cadre des simulations réalisées pour cette étude.

I.1 L'océan Austral

I.1.1 Introduction

Antarktos, pendant austral d'Arktos, est le nom inventé par les savants grecs pour désigner le continent Antarctique. Ceux-ci imaginèrent l'existence, au sud, d'une masse d'équilibrage des masses continentales de l'hémisphère nord, déduction découlant de la sphéricité de la Terre. Lorsque Magellan franchit en l'an 1520 le détroit qui porte désormais son nom, il s'engagea dans l'océan qui ceinture « la Terre inconnue selon Ptolémée » sans savoir si la Terre de Feu était une île ou l'extrémité d'un continent austral. L'expédition put ainsi boucler le premier tour du monde par voie maritime. En 1578, Francis Drake leva ce doute en passant au sud de la Terre de Feu et en déduisit l'existence, plus au sud, de la Terra Australis Incognita (Fieux, 2010). Cette découverte marqua le début des grandes explorations de l'océan Austral auxquelles sont associées les noms de marins et explorateurs illustres tels Cook, Kerguelen, Weddell, Dumont d'Urville, Amundsen, Charcot, Shackelton... La conquête impériale vers le continent Antarctique que se disputaient les différentes nations européennes permit de conduire plusieurs expéditions océanographiques dont celle du navire anglais Challenger de 1872 à 1876 qui marqua le début de l'observation de l'océan dans sa profondeur. Toutefois, la présence des vents violents et de la glace de mer n'octroyèrent une connaissance hydrologique de l'océan Austral que tardivement au regard des autres océans. Des accords internationaux furent adoptés pour mettre en place un réseau de collectes scientifiques de données hydrologiques et biologiques telles celles ré-

coltées par les océanographes anglais entre 1925 et 1939 dans le cadre du Discovery Committee (1923) ou celles conduites par les américains entre 1962 et 1972 dans la continuité de l'Année Géophysique Internationale (1957). Plus récemment, la mise en place en 1999 du programme international Argo a permis le déploiement de 3000 flotteurs dont une partie dans l'océan Austral offrant une couverture spatio-temporelle à plus haute-fréquence que ne peuvent fournir les navires océanographiques.

I.1.2 Description générale

Contrairement aux autres océans, l'océan Austral se distingue par une relative uniformité de son climat, de sa circulation et de son hydrologie. Sa superficie représente environ 20% de la surface océanique totale. Sa situation polaire, isolée des autres continents, conditionne la circulation annulaire qui le caractérise, faisant de lui un océan circumpolaire. Il interconnecte, singulièrement, les trois grands bassins océaniques l'océan Atlantique, l'océan Indien et l'océan Pacifique. Les vents violents d'ouest, 40^{èmes} rugissants et 50^{èmes} hurlants, qui soufflent dans cette région pilotent le plus puissant des courants océaniques, le courant circumpolaire antarctique (ACC, dans ce document, tous les acronymes sont cités en anglais pour rester consistant avec la littérature de référence). Circulant d'ouest en est, ce fort courant ceinture le continent Antarctique sur plus de 21000 km. Il transporte en moyenne près de 130 millions de mètre cube d'eau chaque seconde (Sv). Son débit est estimé à 134 Sv au passage de Drake, au sud du cap Horn (Whitworth III, 1983; Whitworth III et Peterson, 1985; Cunningham, 2003) et atteint 147 Sv au sud de la Tasmanie (Rintoul et Sokolov, 2001). Au nord, sa limite hydrologique est le front subtropical (STF) situé vers 40°S. Au sud, le continent Antarctique est la frontière physique, la variabilité saisonnière de la couverture de glace de mer marque la limite de surface des échanges air-mer. Entre ces deux limites, l'océan Austral présente différentes provinces hydrologiques et biogéochimiques. Trois fronts hydrologiques caractérisés par de forts gradients latitudinaux de température et de salinité, marquant une discontinuité entre les masses d'eau, séparent cette région en quatre zones clés. Du nord au sud :

- **la zone subtropicale (STZ)** entre 30°S et 40°S, avec des eaux chaudes et salées, issues de la partie sud des gyres anticycloniques des bassins Atlantique, Indien et Pacifique. Des vents de faible intensité y soufflent, la colonne d'eau est particulièrement stratifiée isolant les eaux de surface des eaux sous-jacentes. Il est à noter que les caractéristiques hydrologiques des eaux de surface sont, au premier ordre, dépendantes des conditions météorologiques. Ces conditions déterminent les variations des gradients verticaux en température et en salinité des eaux de surface par rapport aux eaux de subsurface qui, isolées des variations atmosphériques, conservent leurs propriétés hydrologiques. Vents et températures contribuent à l'évaporation de l'eau de mer augmentant la salinité et la température des eaux de surface. Les pluies et la fonte de la glace de mer diminuent la salinité de ces eaux. La formation de glace de mer rejette le sel contenu dans l'eau de mer accroissant la salinité de la couche de surface sous la banquise formée. Ces processus modifient les propriétés hydrologiques des eaux de surface et intensifient ou diluent le contraste entre les eaux de surface et les eaux de subsurface définissant le degré de stratification c'est-à-dire d'isolement entre ces deux couches.

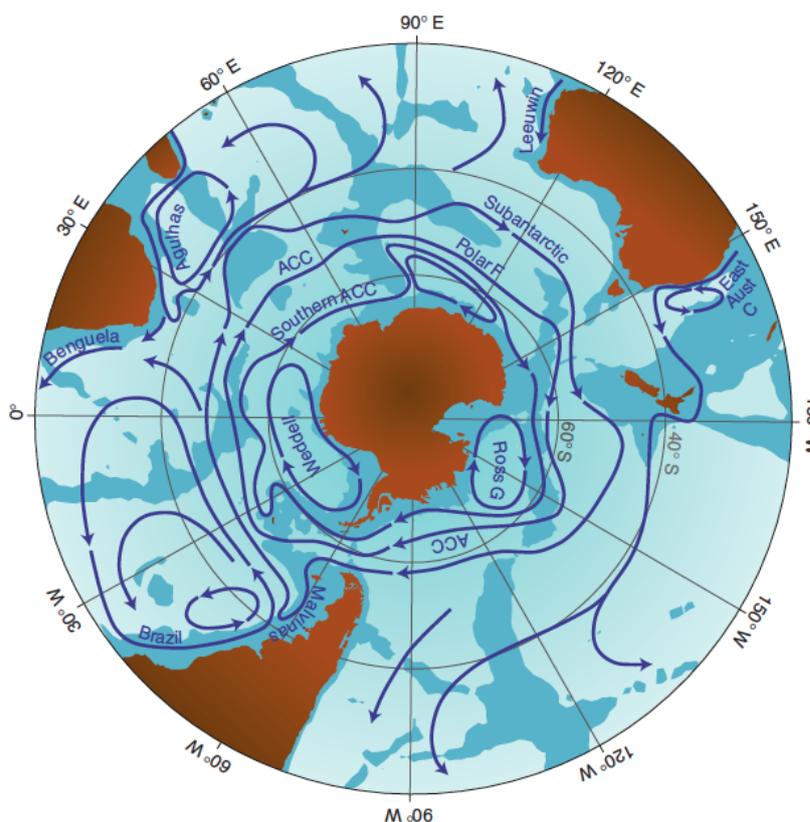


Fig. I.1: carte schématique des principaux courants de l'océan Austral, au sud de 20°S. Les profondeurs inférieures à 3500 m sont ombrées. Les positions moyennes des deux fronts principaux de l'ACC, le PF et le SAF, sont indiquées. C, courant; G, gyre; F, front; ACC, courant circumpolaire antarctique, [Rintoul \(2009\)](#).

- **la zone subantarctique (SAZ)**, entre le front subtropical (STF, 40°S) et le front subantarctique (SAF, 50°S) est située dans la zone de convergence antarctique. Ils y règnent des vents violents qui augmentent l'épaisseur de la couche de mélange de surface en approfondissant la profondeur de sa base. Les gradients verticaux de température sont plus faibles que dans la STZ induisant une diminution de la stratification entre les eaux de surface et les eaux sous-jacentes.
- **la zone de front polaire (PFZ)** est comprise entre le SAF et le front polaire (PF, 55°S). La colonne d'eau est encore moins stratifiée, la topographie influençant d'autant plus la circulation du courant de surface. Les variations saisonnières de la température des eaux de surface sont faibles et induisent de faibles gradients verticaux de température. Les précipitations plus intenses dans cette zone et la fonte estivale de la banquise font diminuer la salinité des eaux de surface intensifiant le gradient vertical de salinité. Température et salinité contribuent à parts égales à la stratification. Le SAF est associé à une veine de courant fort de l'ACC (0.5 à 1 m.s⁻¹).

- enfin, **la zone antarctique (AZ)** entre le PF et la ligne de côte du continent Antarctique. Cette zone est caractérisée par une couverture de glace de mer saisonnière. La température de l'eau est inférieure à 2°C et la salinité au travers de la formation et de la fonte de la glace de mer domine la stratification au sein de la colonne d'eau. Le PF est la veine sud associée à l'ACC (Figure I.1).

La position latitudinale indiquée des fronts est une position moyenne, elle fluctue en temps et en espace selon la variabilité de l'action du vent et suit les nombreux méandres et tourbillons présents dans ce bassin océanique. Une description précise des paramètres hydrologiques qui définissent ces fronts est fournie par Orsi *et al.* (1995).

L'océan Austral contribue, à l'instar de l'océan Atlantique, à la circulation méridienne de retournement par la formation d'eaux denses de fond en mer de Weddell sous l'action conjuguée des flux de perte de chaleur et de formation de la banquise (Foster et Middleton, 1980; Fahrbach *et al.*, 1995). Ce couplage dynamique déstabilise l'équilibre de flottabilité de la colonne d'eau entraînant les eaux de surface plus lourdes vers le fond, le long de la pente du talus continental (Figure I.2).

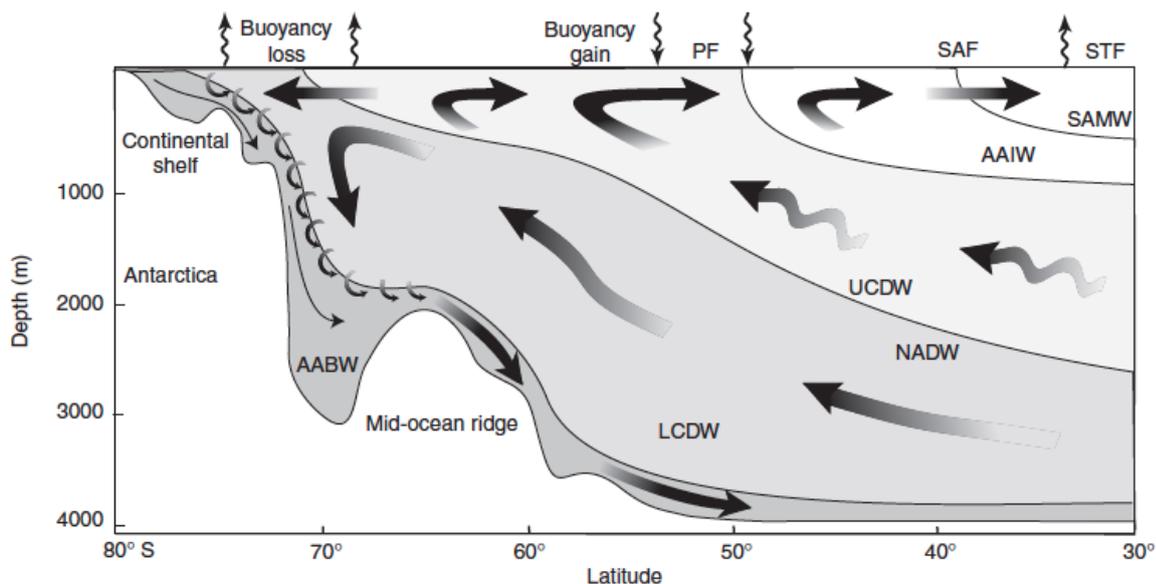


Fig. I.2: vue schématique de la circulation méridienne de retournement dans l'océan Austral. NADW : eau profonde de l'Atlantique nord. UCDW : eau profonde circumpolaire supérieure. LCDW : eau profonde circumpolaire inférieure. AABW : eau antarctique de fond. AAIW : eau intermédiaire antarctique. SAMW : eau de mode subantarctique (S.Rintoul à partir de Speer *et al.* (2000)).

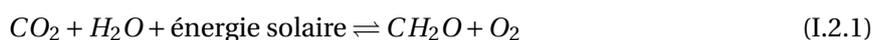
L'intensification latitudinale des vents zonaux de la divergence antarctique (60°S) pilote la remontée vers la surface des eaux de fond atlantiques riches en nutriments et en carbone inorganique dissous (DIC) définissant la région comme le lieu de fermeture de la circulation méridienne de retournement (Marshall et Speer, 2012). Les grandes concentrations de surface en nutriments observées alimentent, par l'intermédiaire de la formation des eaux modales (eaux de subsurface aux propriétés hydrologiques homogènes qui se forment en hiver au nord du SAF (Sallée *et al.*, 2006)) et des eaux intermédiaires, la thermocline (Sarmiento *et al.*, 2004) et font de l'océan Austral une source importante

de nitrate (N) et de silice (Si, acide silicique) pour les régions des basses latitudes. Paradoxalement, la disponibilité en nutriments ne permet pas d'observer tout au long de la ceinture océanique australe, des concentrations en chlorophylle que cette disponibilité suggère, faisant de l'océan Austral la plus grande région océanique où de fortes concentrations en nutriments sont associées à de faibles concentrations en chlorophylle de surface (Comiso *et al.*, 1993; Moore et Abbott, 2000). Cette particularité biogéochimique qualifie l'océan Austral comme une région High Nutrient Low Chlorophyll (HNLC), plus particulièrement au sud de 50°S (Tagliabue *et al.*, 2012). Néanmoins, d'intenses efflorescences algales sont observées au printemps et en été au voisinage des îles du Crozet (Pollard *et al.*, 2009), de la Géorgie du Sud (Korb *et al.*, 2008; Borrione et Schlitzer, 2013), du plateau de Kerguelen (Blain *et al.*, 2008) et du continent Antarctique lors du retrait estival de la banquise ou dans les zones de polynies côtières (Arrigo *et al.*, 1999; Arrigo et van Dijken, 2003; Smith *et al.*, 2008; Arrigo *et al.*, 2015).

I.2 Production primaire, pompe biologique et rôle du fer

I.2.1 La production primaire

La production primaire est l'assimilation par les organismes autotrophes de la matière minérale présente dans l'eau de mer, c'est-à-dire la synthèse de carbone organique par le phytoplancton. Cette synthèse est fonction de la disponibilité en lumière et en nutriments et sa variabilité décrit une saisonnalité représentative du couplage des dynamiques océanique et atmosphérique de la région considérée. Ces conditions initient le début des efflorescences alors que les facteurs environnementaux et écologiques déterminent l'amplitude, l'intensité et la durée de celles-ci (Boyd *et al.*, 2012a). L'apport d'énergie, sous forme de lumière, permet à ces organismes de photosynthétiser leur propre matière organique selon la formule suivante :



La dynamique physique océanique entraîne, vers la surface, les sels minéraux (N, P, Si, Fe) nécessaires à la production primaire. Cette disponibilité définit le premier des trois termes de limitation de cette production, la limitation en nutriments. Le déplacement des cellules de phytoplancton dans la zone euphotique permet à celles-ci la récolte de la lumière nécessaire à leur activité photosynthétique. La limitation par la lumière est le couplage entre cette dynamique et la variabilité saisonnière de la durée du jour. Le troisième terme de limitation est celui de la température. Le taux de croissance du phytoplancton évolue en fonction de la température de l'eau de mer, chaque espèce de phytoplancton ayant une plage de croissance optimale correspondant à une gamme de température (Figure I.3, Eppley (1972)).

I.2.2 Le fonctionnement de la pompe biologique

Le phytoplancton océanique participe à près de 50 % de la totalité de la production primaire nette globale (Field *et al.*, 1998) et constitue le premier maillon de la chaîne trophique des écosystèmes marins. La biomasse de phytoplancton synthétisée dans la zone euphotique représente une étape déterminante de l'un des compartiments de la pompe de carbone océanique, la pompe biologique

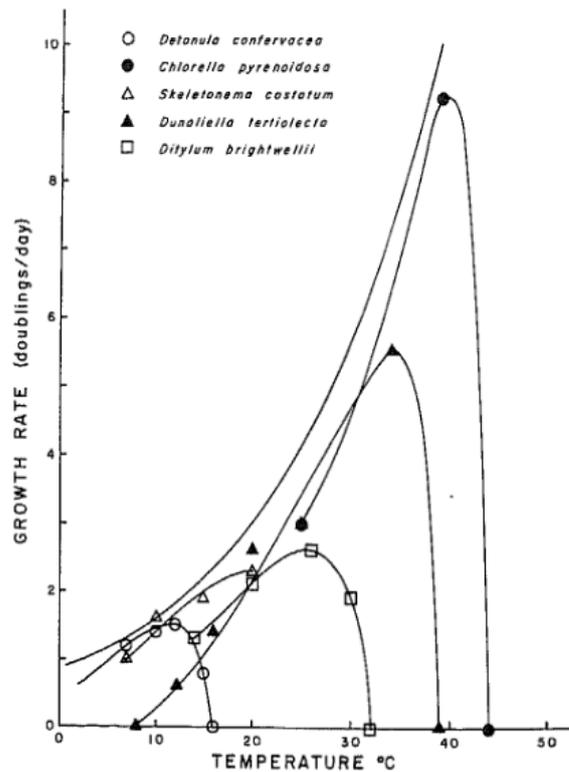


Fig. I.3: taux de croissance optimal de cinq algues unicellulaires en fonction de la température, [Eppley \(1972\)](#).

([Longhurst et Harrison, 1989](#)). Cette pompe décrit le transfert vertical de CO_2 de la surface vers les couches profondes des océans (Figure I.4). Les nutriments et le CO_2 fixés par le phytoplancton lors de la photosynthèse sont alors transformés en matière organique dissoute consommée par le zooplancton herbivore (broutage). Les pelotes fécales du zooplancton, le phytoplancton sénescant ou mort et les débris peuvent être soit ingérés à nouveau soit chuter le long de la colonne d'eau en s'agréant à d'autres débris organiques favorisant ainsi leur chute. Dans la couche de mélange, la matière organique dissoute est partiellement recyclée par la respiration et l'activité bactérienne. Une fraction de cette matière organique, des agrégats et des débris est exportée hors de la couche de mélange vers les couches profondes de l'océan. Au cours de sa chute, cette partie du carbone organique particulaire formé est alors isolée de l'atmosphère puis progressivement reminéralisé par la respiration et les bactéries rejoignant l'important réservoir de DIC océanique où il sera séquestré durablement. Toutefois, cette production exportée représente une faible proportion de la matière organique formée dans la couche de surface. En effet, moins de 10% de la production primaire quitte les eaux de surface et 1% seulement atteint le fond des océans et est séquestrée dans la couche sédimentaire. En surface, l'absorption du carbone inorganique dissous dans l'eau de mer lors de la photosynthèse algale diminue les concentrations de CO_2 dissous des eaux de surface ([Volk et Hoffert, 1985](#)). Cette diminution de la concentration de CO_2 dissous octroie à l'eau de mer la possibilité de soustraire, plus encore, de CO_2 à l'atmosphère au travers du déséquilibre de pression partielle de CO_2 entre l'océan et ce dernier.

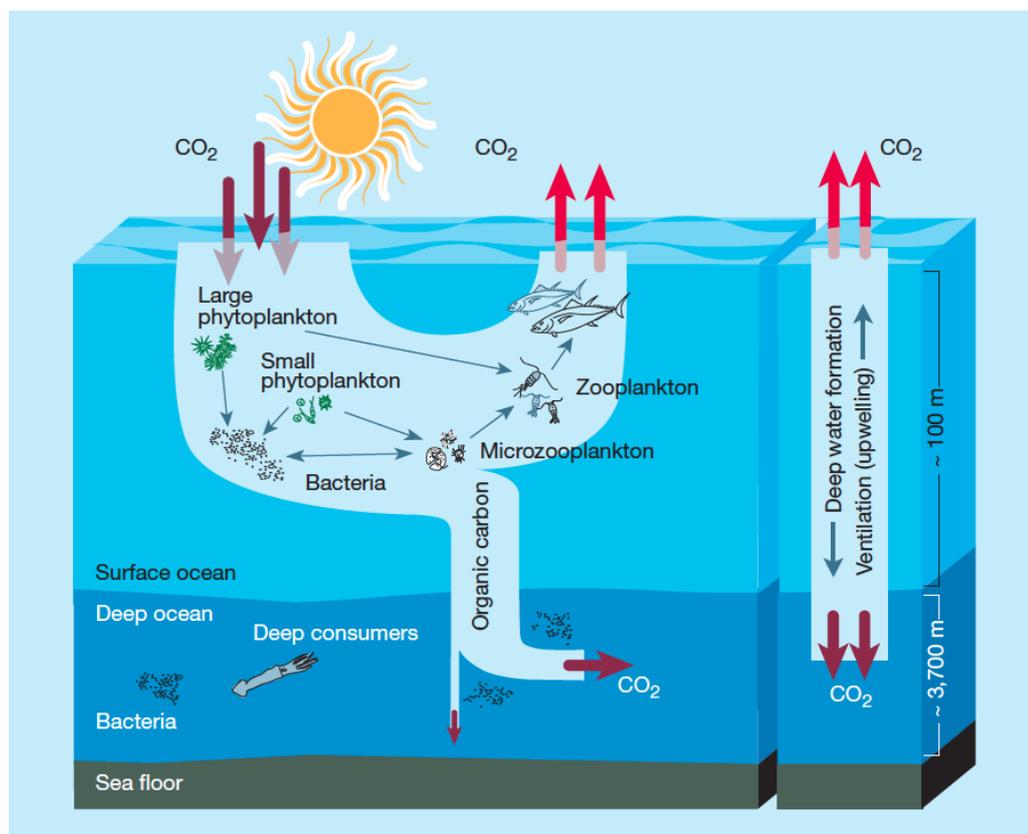


Fig. I.4: description schématique de la pompe biologique (partie gauche) et de la pompe de solubilité (partie droite). L'énergie solaire et les nutriments inorganiques dissous disponibles dans la zone euphotique (surface ocean) permettent au phytoplancton de transformer le CO₂ en carbone organique constituant la base de la chaîne alimentaire marine. Le carbone organique formé est transféré vers les niveaux trophiques supérieurs (zooplancton, poissons). Il est aussi majoritairement reminéralisé par les bactéries dans la zone euphotique. Une partie est exportée vers l'océan profond (Deep ocean) ou transformée en carbone inorganique dissous par les bactéries, il rejoint la circulation thermohaline. Une petite fraction est séquestrée dans la couche sédimentaire (Sea floor), [Chisholm \(2000\)](#).

Les observations satellitaires de surface de la couleur de l'eau proposent des visions quasi-synoptiques de l'évolution des efflorescences de phytoplancton et servent, au premier ordre, de proxy pour l'évaluation de la production primaire. Ces données permettent d'estimer l'activité biologique de surface et sa distribution spatiale (Figure I.5). Dans l'océan Austral, le cycle saisonnier de la chlorophylle de surface décrit une amplitude très contrastée en temps et en espace avec des régions de fortes productions, principalement au voisinage des îles, et des régions de très faibles productions ([Thomalla *et al.*, 2011](#)). Les régions où sont observées d'importantes efflorescences de phytoplancton contribuent fortement à diminuer la concentration de DIC en surface comme dans la région du plateau de Kerguelen ([Blain *et al.*, 2007, 2008](#); [Lo Monaco *et al.*, 2014](#)), des îles du Crozet ([Pollard *et al.*, 2009](#); [Planquette *et al.*, 2011](#)) et des îles de la Géorgie du sud ([Korb *et al.*, 2008](#); [Borrione et Schlitzer, 2013](#)). Ces efflorescences affectent significativement la variabilité des flux air-mer de CO₂ ([Lo Monaco *et al.*, 2014](#); [Shadwick *et al.*, 2015](#)) et la disparité régionale de l'export de carbone atmosphérique ([Blain *et al.*, 2007](#); [Jouandet *et al.*, 2008](#)). Ainsi, la contribution à l'export de carbone de la production

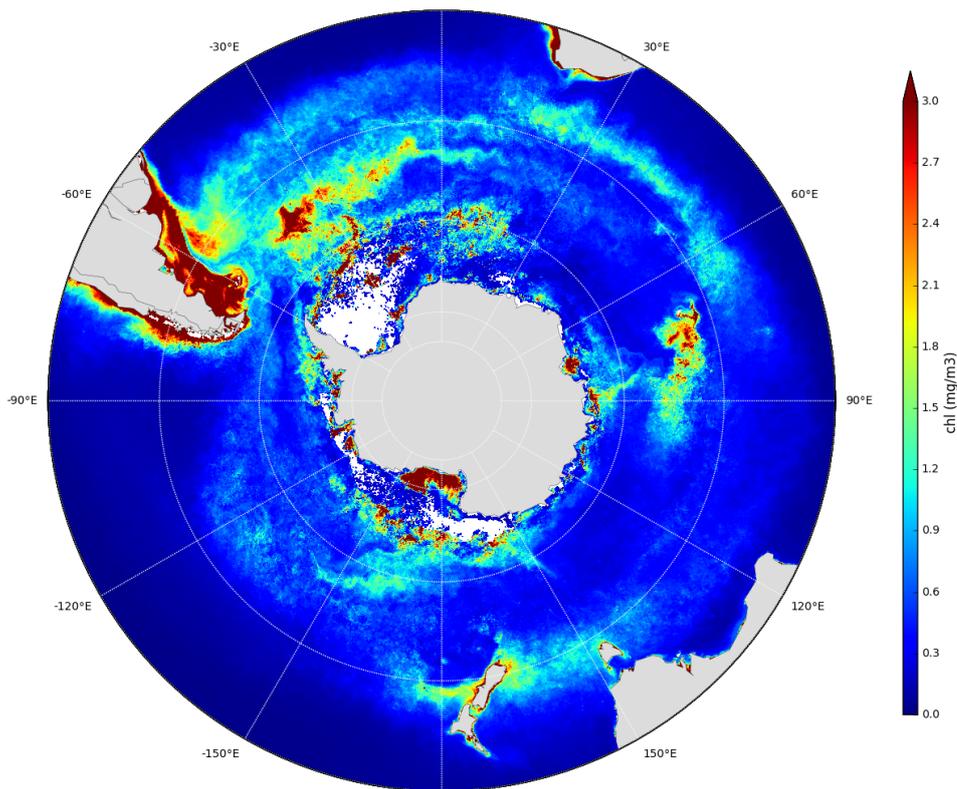


Fig. I.5: distribution spatiale de la concentration de surface de chlorophylle dans l'océan Austral (30°S-90°S) au mois de décembre issue d'une climatologie mensuelle des données d'observations satellites MODIS-Aqua (2002-2011).

primaire peut être deux fois plus importante au-dessus du plateau de Kerguelen que dans les eaux environnantes (Blain *et al.*, 2007; Jouandet *et al.*, 2008; Savoye *et al.*, 2008). L'efficacité de cette fertilisation est définie par le rapport entre l'export de carbone et la quantité de fer apportée (Pollard *et al.*, 2009; Smetacek *et al.*, 2012).

I.2.3 La limitation par le fer

Le fer, quatrième élément le plus abondant de la croûte terrestre (Wedepohl, 1995), est présent à des concentrations extrêmement faibles dans la plupart des océans. Sa distribution verticale décrit un profil typique des nutriments principaux (phosphate, nitrate et silicate) avec de faibles concentrations en surface et de plus fortes concentrations en profondeur illustrant son rôle biologique (Martin *et al.*, 1993; Johnson *et al.*, 1997). Son temps de résidence est de l'ordre de 100 à 200 ans (Bruland *et al.*, 1994), un ordre de grandeur inférieur à celui de la circulation océanique (~1000 ans). Ceci explique les faibles concentrations en fer dissous dans les eaux profondes, liées à l'âge de ces masses d'eau. Les eaux polaires et subpolaires, éloignées des régions arides sont caractérisées par un faible apport extérieur en fer issu des dépôts de poussières (Wagener *et al.*, 2008). Dans l'océan Austral, les concentrations en fer dissous dans la couche de surface varient de 0.07 à 0.34 nmol/l (Measures et Vink, 2001).

La question de la faible production primaire observée dans l'océan Austral a été élucidée par [Martin *et al.* \(1990\)](#) qui avança le rôle limitant du fer au sein de ces eaux riches en nutriments levant le voile sur ce paradoxe. Ainsi, [Martin \(1990\)](#) avança l'hypothèse du rôle de la disponibilité plus élevée en fer dans l'océan Austral (iron hypothesis) et de la contribution significative de la pompe biologique dans la variation des concentrations de CO₂ atmosphérique entre le dernier maximum glaciaire (200 ppm) et la période interglaciaire (280 ppm). Dans la continuité de ces résultats, différentes expériences de fertilisation artificielle par le fer ont été réalisées dans plusieurs provinces de l'océan Austral révélant plus encore le rôle de limitation sur la production primaire de ce dernier telles que : SOFex (Southern Ocean Iron Enrichment Experiment) dans le secteur pacifique ([Coale *et al.*, 2004](#)), SOIREE (Southern Ocean Iron-Release Experiment) dans le secteur indien ([Boyd *et al.*, 2000](#)) et EisenEx dans le secteur atlantique ([Smetacek, 2001](#); [Bozec *et al.*, 2005](#)).

Toutefois, ce rôle de limitation n'est que partiellement levé. Les sources de fer y sont multiples avec différentes signatures temporelles (saisonniers, épisodiques) et différents gradients spatiaux ([Johnson *et al.*, 1997](#); [Measures *et al.*, 2008](#)). Les études menées depuis 30 ans sur son rôle ont mis en avant des liens intrinsèques entre les différents processus biologiques et sa chimie faisant de l'étude de la biogéochimie océanique du fer un domaine de recherche interdisciplinaire essentiel dans la compréhension du cycle du carbone océanique ([Aumont et Bopp, 2006](#); [Boyd et Ellwood, 2010](#)). Des thèmes émergents ont vu le jour comme la demande en fer ([Fung *et al.*, 2000](#)), la physiologie algale ([Boyd, 2002](#)), les sources de fer ([Martin et Gordon, 1988](#); [van der Merwe *et al.*, 2015](#)), le rôle de la circulation océanique ([Moore *et al.*, 2002](#); [Parekh *et al.*, 2004](#)), la complexation du fer avec les ligands organiques ([Rue et Bruland, 1995](#); [Barbeau *et al.*, 2001](#)), le destin du fer particulaire ([Frew *et al.*, 2006](#)), la contribution des cétacés ([Ratnarajah *et al.*, 2016](#)) ou des icebergs géants ([Duprat *et al.*, 2016](#)) à la disponibilité en fer dans les eaux de surface et la modélisation de la biogéochimie de son cycle océanique ([Aumont et Bopp, 2006](#)).

Dans l'océan Austral, lors de la période de forte de production, on estime de 50% à 80% le fer absorbé par le phytoplancton issu du fer régénéré dans la couche de mélange de surface ([Bowie *et al.*, 2001](#); [Sarhou *et al.*, 2008](#)). Cette disponibilité est entretenue par une reminéralisation du contenu biogénique du fer sur des durées de la journée à quelques jours contrôlée, entre autres, par la pression de broutage du zooplancton ([Sarhou *et al.*, 2008](#)) et l'activité microbienne ([Strzepek *et al.*, 2005](#); [Boyd *et al.*, 2012b](#)). Des ligands sont synthétisés par les bactéries autotrophes et hétérotrophes facilitant l'acquisition du fer par le phytoplancton avec, pour effet, le maintien du fer dans la couche de surface. En hiver, une restauration par entrainement du contenu en fer dissous de la couche de surface est réalisée lors de l'approfondissement de la base de cette couche permettant d'atteindre la ferricline (Figure I.6), profondeur du gradient vertical maximum de concentration de fer ([Tagliabue *et al.*, 2014](#)).

Nous le voyons, pour comprendre et quantifier les mécanismes qui contribuent à la variabilité de la pCO₂ dans l'océan Austral, il faut aussi s'intéresser au cycle océanique du fer. Toutefois, son rôle soulève encore de nombreuses questions non résolues sur son cycle, son implication dans le cycle du carbone, son couplage limitant avec d'autres nutriments et les formes de ce dernier pouvant être assimilées par les cellules des différentes espèces de phytoplancton de l'écosystème marin ([Bowie *et al.*, 2009](#); [Boyd et Ellwood, 2010](#); [Moore *et al.*, 2013](#); [Boyd *et al.*, 2015b](#)).

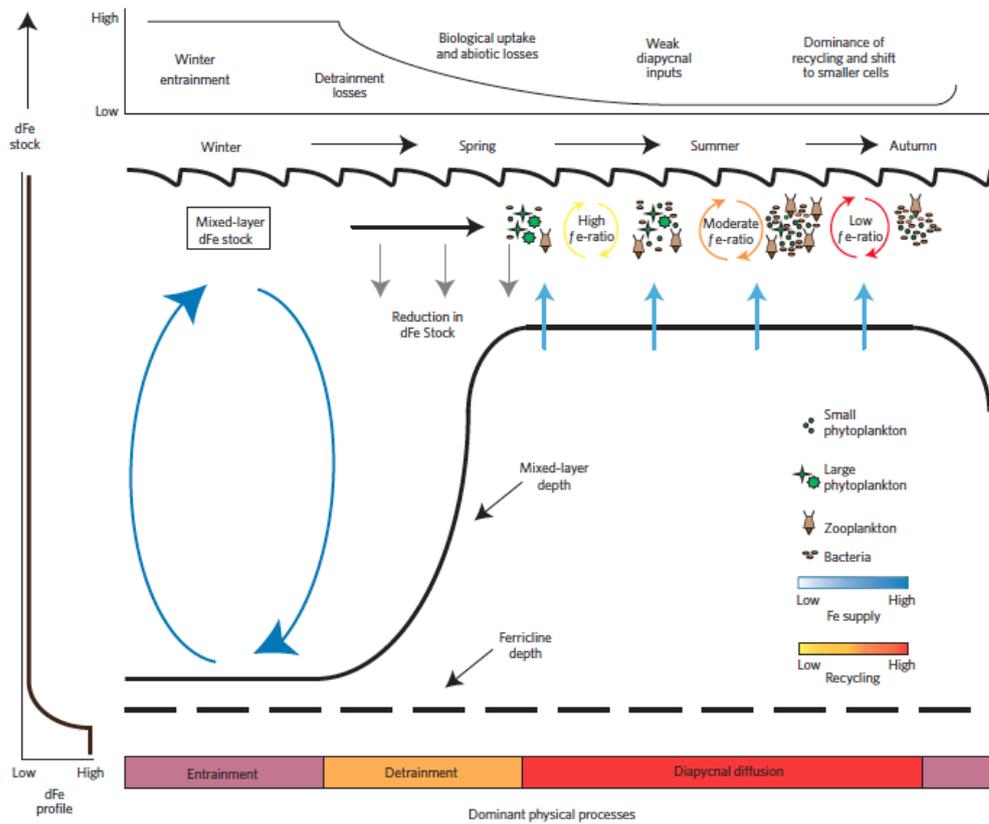


Fig. I.6: représentation schématique de la variabilité saisonnière du cycle du fer dissous (dFe) dans l’océan Austral. Schéma du haut : processus contrôlant la variabilité du contenu en fer dissous (dFe stock) dans la couche de surface. Schéma du bas : à gauche, profil schématique de la concentration de fer dissous dans la couche de surface et en dessous de la ferricline (profondeur du gradient vertical maximum de concentration de fer, tirés noir). Schéma principal : changement saisonnier de l’apport de fer piloté par la dynamique physique (flèches bleues) associée à la variabilité de la profondeur de la couche de mélange (Mixed-layer depth, noir), intensité du recyclage du fer biogénique du printemps au début de l’automne (intensité croissante : flèches jaunes, oranges, rouges) et composition communautaire pélagique représentée par deux classes de taille de phytoplancton (petit et grand), le zooplancton et les bactéries, [Tagliabue et al. \(2014\)](#).

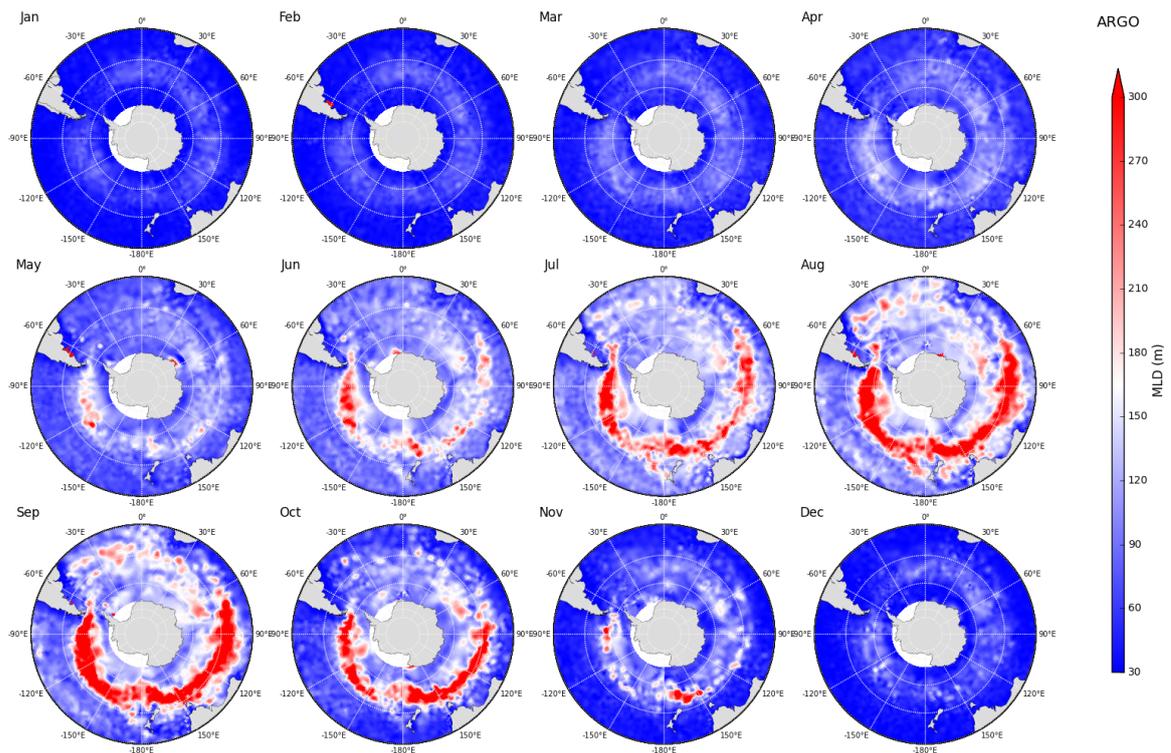


Fig. I.7: distribution mensuelle de la profondeur de la couche de mélange de surface (MLD) dans l'océan Austral à partir d'une climatologie mensuelle des données d'observations issues des profi-leurs Argo.

I.3 Dynamique de la couche de mélange de surface

La dynamique verticale de la couche de mélange de surface gouverne, en partie, la production primaire et la variabilité des échanges air-mer de CO_2 . L'océan peut être décomposé en deux couches distinctes. Une couche de surface où le mélange est important, fonction de l'intensité des vents, des radiations solaires, des échanges de flux de chaleur et de flux d'eau douce avec l'atmosphère, les continents, les glaciers polaires et une couche sous-jacente, plus stratifiée, moins turbulente. Au sein de la couche de mélange de surface, on observe une relative homogénéité des propriétés physiques et biogéochimiques induite par les forçages mécaniques et thermodynamiques. Dans l'océan Austral, la distribution de la profondeur de la couche de mélange (Mixed Layer Depth, MLD) est très variable spatialement. Certaines régions décrivent une amplitude saisonnière très marquée avec des profondeurs hivernales dépassant les 300 m et de l'ordre de 100 m en été, comme observées dans les bassins indien et pacifique au nord de l'ACC (Figure I.7).

Les régions où cette couche est la plus stratifiée en été sont les régions d'intense activité biologique et correspondent aux régions de plus faible bathymétrie tels le plateau de Kerguelen. A la fin de l'été, gouvernée par le refroidissement des eaux de surface, l'approfondissement de la MLD débute et atteint les eaux plus riches de la subsurface. Les processus physique d'entraînement, d'advection et de diffusion verticaux, d'advection horizontale et de mélange tourbillonnaire permettent la restauration du contenu en nutriments et en DIC des eaux de surface (Figure I.8). D'autre part, le mélange hivernal exerce une limitation importante pour le phytoplancton éloignant d'autant les espèces de la

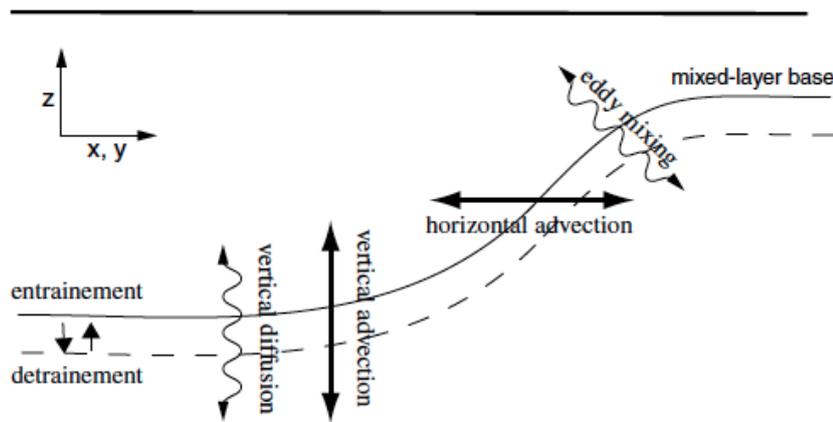


Fig. I.8: section transversale à 2 dimensions des différents processus impliqués dans le transfert physique du carbone au travers de la couche de mélange. La ligne noire continue est la profondeur saisonnière de la couche de mélange, la ligne en pointillée représente la profondeur hivernale de la couche de mélange, [Levy et al. \(2013\)](#).

zone euphotique, les diluant au sein de la colonne d'eau et favorisant la re-minéralisation des déchets par les bactéries. A la fin de l'hiver, la re-stratification de la couche de mélange de surface entraîne les cellules de phytoplancton dans la zone euphotique et initie la reprise de l'activité biologique. Le mélange vertical exerce aussi son influence sur la saisonnalité des flux air-mer de CO_2 . En automne et en hiver, un jeu d'équilibre se déroule entre l'entrainement de DIC vers les eaux de surface et leur refroidissement, l'un augmentant les valeurs de $p\text{CO}_2$, l'autre les diminuant au travers de la pompe de solubilité, respectivement.

I.4 La pression partielle de surface de CO_2 océanique ($p\text{CO}_2$)

Le dioxyde de carbone atmosphérique est soluble dans l'eau. L'équilibre entre sa phase aqueuse et sa phase gazeuse obéit à la loi de Henry :

$$[\text{CO}_2]_{\text{aq}} = K_0 \cdot p\text{CO}_2 \quad (\text{I.4.1})$$

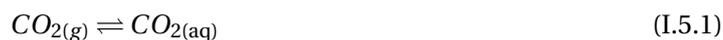
où K_0 est le coefficient de solubilité du CO_2 , fonction de la température et de la solubilité, et $p\text{CO}_2$, la pression partielle du CO_2 . Pour une concentration donnée en CO_2 dissous, la $p\text{CO}_2$ diminue plus la température diminue et ce d'un facteur 2 entre 0°C et 25°C , et estimée à $15 \mu\text{atm}/^\circ\text{C}$ selon [Takahashi et al. \(1993\)](#). La $p\text{CO}_2$ de l'eau de mer est une grandeur virtuelle, mesurable, définie comme la valeur qu'aurait la pression partielle d'une phase gazeuse en équilibre avec cette eau de mer. Sa mesure permet d'évaluer, entre autres, la variabilité des échanges des flux air-mer de CO_2 . En effet, l'océan et l'atmosphère échangent, continûment, du CO_2 au travers de leur interface. L'équilibre entre ces deux compartiments n'est jamais atteint du fait des processus qui pilotent leurs variabilités et qui diffèrent fortement en temps et en espace. Ce transfert de carbone entre ces deux réservoirs est évalué par le calcul des flux air-mer de CO_2 selon la formule suivante :

$$F = k \cdot K_0 \cdot \Delta p\text{CO}_2 \quad (\text{I.4.2})$$

où k est le coefficient de transfert des gaz, fonction de la vitesse des vents (Wanninkhof, 1992), K_0 , le coefficient de solubilité du CO_2 dans l'eau de mer et $\Delta p\text{CO}_2$, la différence de pression partielle entre l'océan et l'atmosphère ($\Delta p\text{CO}_2 = p\text{CO}_2^{\text{océan}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$). Le signe de $\Delta p\text{CO}_2$ indique le sens du transfert des flux de CO_2 . Des valeurs positives de $\Delta p\text{CO}_2$ indiquent un dégazage de CO_2 de l'océan vers l'atmosphère, désignant l'océan comme une source de carbone, des valeurs négatives, une absorption du CO_2 par l'océan, ce dernier agissant comme un puits au regard de l'atmosphère. La $p\text{CO}_2$ est fonction de la température de surface de l'eau de mer (SST), de la salinité de surface de l'eau de mer (SSS) et des concentrations de surface de DIC et de l'alcalinité.

I.5 La chimie des carbonates

Le CO_2 dissous, acide faible, ne représente que 0.5% du carbone inorganique dissous (DIC), les espèces majoritaires étant les ions bicarbonates (HCO_3^-) et les ions carbonates (CO_3^{2-}) qui représentent, respectivement, 88,6% et 10,9% du DIC total (Sarmiento et Gruber, 2006). L'équilibre des réactions entre ces trois espèces est quasi instantané et la dissolution du CO_2 atmosphérique se décompose comme suit :



$$K_0 = \frac{[\text{CO}_{2(aq)}]}{p\text{CO}_2} \quad (1.5.2)$$



$$\text{avec } K_1 = \frac{[\text{HCO}_3^-] \cdot [\text{H}^+]}{[\text{CO}_{2(aq)}]} \quad (1.5.4)$$



$$\text{avec } K_2 = \frac{[\text{CO}_3^{2-}] \cdot [\text{H}^+]}{[\text{HCO}_3^-]} \quad (1.5.6)$$

K_0 , K_1 et K_2 sont les constantes de dissociation de ces relations d'équilibre, elles varient en fonction de la température et de la salinité de l'eau de mer.

La concentration en carbone inorganique dissous est donnée par l'équation suivante :

$$\text{DIC} = [\text{CO}_{2(aq)}] + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}] \quad (1.5.7)$$

L'alcalinité (TALK) est la concentration des charges négatives susceptibles de neutraliser les protons (H^+) et peut être calculée selon la formule :

$$\text{TALK} = [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{B(OH)}_4^-] + [\text{OH}^-] - [\text{H}^+] \quad (1.5.8)$$

L'alcalinité est donc une mesure de la capacité de l'eau de mer à neutraliser les protons, sa capacité tampon. Une eau d'alcalinité élevée aura une capacité à dissoudre du CO₂ plus élevée qu'une eau d'alcalinité plus faible, car sa capacité à absorber les protons H⁺ sera d'autant plus grande.

L'équilibre de dissociation de l'eau réagit comme suit :



$$\text{avec } K_E = [OH^-] \cdot [H^+] \quad (I.5.10)$$

K_E est le constante dissociation de l'eau de mer, fonction de la température et de la salinité.

Le borate est formé par dissociation de l'acide borique selon la réaction :



avec pour constante de dissociation K_B :

$$K_B = \frac{[B(OH)_4^-] \cdot [H^+]}{[B(OH)_3]} \quad (I.5.12)$$

Contrairement au DIC, la concentration de borate totale est conservative dans un rapport presque constant avec la salinité.

$$BT = [B(OH)_4^-] + [B(OH)_3] = 11.88 \cdot 10^{-6} \times S \quad (I.5.13)$$

où BT est la concentration de borate totale et S la salinité de l'eau de mer.

Les différentes constantes d'équilibre de l'eau de mer peuvent être calculées en fonction de la température et de la salinité selon l'équation établie par Weiss (1974) pour K_0 , le coefficient de solubilité du CO₂, les équations de Mehrbach *et al.* (1973) réaménagées par Dickson et Millero (1987) pour K_1 et K_2 , les constantes de dissociation du CO₂, l'équation de Millero (1995) pour K_E , la constante de dissociation de l'eau et l'équation de Dickson (1990) pour K_B , la constante de dissociation du borate.

Parmi ces 10 variables, quatre sont des grandeurs mesurables : le pH ($[H^+]$), la pCO_2 , le DIC et TALK. En connaissant deux de ces variables, il est alors possible de calculer les autres variables en combinant les équations des 5 constantes d'équilibre (4, 6, 8, 12 et 14) et des 3 définitions de concentration (9, 10 et 15). Les deux variables calculées explicitement par les modèles de biogéochimie marine sont le DIC et l'alcalinité. Pour calculer les concentrations d'ions carbonates, bicarbonates et de dioxyde de carbone dissous, il faut, au premier ordre, réaliser les approximations suivantes :

$$[DIC] \approx [HCO_3^-] + [CO_3^{2-}] \quad (I.5.14)$$

$$Alk = [HCO_3^-] + 2[CO_3^{2-}] \approx TALK \quad (I.5.15)$$

où Alk est l'alcalinité des carbonates.

En effet, la concentration de CO_2 dissous ne représente qu'une petite fraction (0.5%) du carbone inorganique dissous. D'autre part, la contribution de la dissociation de l'eau à la variation de l'alcalinité totale (TALK) est très faible (0.2%) et celle du borate de l'ordre de 4.2%, les ions bicarbonates contribuent pour 76.8% et les ions carbonates pour 18.8% à celle-ci (Sarmiento et Gruber, 2006).

Il est alors possible d'exprimer les concentrations en ions bicarbonates, carbonates, en CO_2 dissous et la $p\text{CO}_2$ en fonction des concentrations de DIC et Alk :

$$[\text{HCO}_3^-] \approx 2[\text{DIC}] - [\text{Alk}] \quad (I.5.16)$$

$$[\text{CO}_3^{2-}] \approx [\text{Alk}] - [\text{DIC}] \quad (I.5.17)$$

$$[\text{CO}_{2(\text{aq})}] \approx \frac{K_2}{K_1} \frac{(2[\text{DIC}] - [\text{Alk}])^2}{[\text{Alk}] - [\text{DIC}]} \quad (I.5.18)$$

$$p\text{CO}_2 \approx \frac{K_2}{K_0 \cdot K_1} \frac{(2[\text{DIC}] - [\text{Alk}])^2}{[\text{Alk}] - [\text{DIC}]} \quad (I.5.19)$$

I.6 Description succincte de la variabilité de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral

Les variations de concentrations de CO_2 dans l'atmosphère s'homogénéisent bien plus rapidement que dans l'océan. La $p\text{CO}_2$ de surface de l'eau de mer varie fortement en temps et en espace, reflétant la variabilité des paramètres physiques et chimiques dont elle dépend. Étudier la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2^{\text{océan}}$ c'est étudier les différentes contributions relatives de chacun de ces processus tout au long de l'année. Les campagnes d'observations issues du programme Océan Indien Service d'Observation (OISO) effectuées chaque année depuis 1998, ont apporté un éclairage sur la variabilité de la $p\text{CO}_2$ et des facteurs qui la contrôlent dans ce secteur qui comprend le plateau de Kerguelen (Metzl, 2009; Lo Monaco *et al.*, 2014). Ainsi, dans le secteur indien de l'océan Austral sont observés des flux de CO_2 négatifs en été et des flux hivernaux positifs avec un bilan annuel globalement négatif (Metzl *et al.*, 2006; Takahashi *et al.*, 2009). Dans la STZ, le cycle saisonnier est piloté par la SST (Metzl *et al.*, 1995, 2006). Entre 35°S et 50°S, dans la zone SAZ, il est difficile d'observer une saisonnalité clairement définie, l'amplitude de sa variabilité étant bien plus faible que dans la STZ. De plus, dans cette région comprenant le SAF, la description de la variabilité saisonnière est plus complexe car marquée par l'antagonisme de la transition entre une saisonnalité contrôlée au premier ordre par la SST et celle gouvernée, en été, par l'activité biologique et la dynamique de la couche de mélange en hiver. Une grande variabilité spatiotemporelle de $p\text{CO}_2$ avec d'importants gradients méridiens caractérise cette zone et, ce, à chaque saison (Poisson *et al.*, 1993; Metzl *et al.*, 1995, 2006; Metzl, 2009). De plus, cette zone présente une importante variabilité à méso-échelle dans la zone frontale de l'ACC (Park *et al.*, 2008a; Gille *et al.*, 2014; Rosso *et al.*, 2014). La PFZ présente un cycle saisonnier de faible amplitude, mais clairement défini avec un maximum en hiver et des valeurs minimales à la fin du printemps et au début de l'été traduisant l'influence majeure de la production primaire. L'approfondissement de la MLD contribue à part égale avec la pompe de solubilité à cette variabilité en automne et en hiver. Au delà de 55°S, dans la zone antarctique, le cycle saisonnier des observations est très marqué avec un dégazage important de CO_2 océanique durant l'hiver austral et ce, jusqu'au

début du printemps. La dynamique de la couche de mélange océanique joue un rôle prépondérant en hiver entraînant vers la surface des concentrations élevées de DIC et d'alcalinité de subsurface. Dans la SAZ du secteur pacifique, entre 40°S et 55°S, le cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ calculé à partir des observations de DIC, SST et SSS issues des bouées dérivantes CARIOCA et de données de navires océanographiques décrit un cycle proche de l'équilibre en hiver avec l'atmosphère et un puits significatif lors de l'activité biologique de printemps (Barbero *et al.*, 2011). Une autre étude de données à haute résolution réalisée dans le secteur Pacifique de la SAZ, au sud de la Tasmanie, fait état d'une amplitude du cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ de l'ordre de 60 μatm avec une contribution biologique 4 fois plus importante ($\sim 100 \mu\text{atm}$) que la composante thermique en été. Un retour à l'équilibre avec la $p\text{CO}_2$ de l'atmosphère est atteint à la fin de l'hiver pilotée par la dynamique hivernale de la MLD (Shadwick *et al.*, 2015).

I.7 L'océan Austral dans le système climatique

Bien que le plus éloigné des activités humaines, l'océan Austral est le plus sensible au changement climatique (Sarmiento *et al.*, 1998, 2010). Sa capacité d'absorption du carbone anthropique et l'évolution de ce puits font l'objet d'estimations constantes depuis les deux dernières décennies. Sa contribution à la mitigation de l'augmentation du CO_2 anthropique dans l'atmosphère est évaluée de 30% à 40% du puits océanique total (Sabine *et al.*, 2004; Mikaloff Fletcher *et al.*, 2006; Gruber *et al.*, 2009; Frölicher *et al.*, 2015). Comme dans la partie nord de l'océan Atlantique où les observations entre 1990 et 2006 ont montré une diminution du puits océanique du CO_2 atmosphérique de l'ordre de 50% aux hautes latitudes (Schuster *et al.*, 2009), et ce, à différentes échelles, celui de l'océan Austral a décliné au cours des années 1980 jusqu'au début des années 2000, associé à une intensification du mode annulaire austral (Lenton et Matear, 2007; Le Quéré *et al.*, 2007), principal mode de variabilité climatique de l'hémisphère sud (Hall et Visbeck, 2002; Thompson et Solomon, 2002). Durant les phases positives de ce mode, on observe une intensification des vents zonaux d'ouest, un déplacement vers le sud, autour de 60°S, des tensions maximum de vent associées à des anomalies négatives de vents d'est, plus au nord, vers 35°S (Thompson et Solomon, 2002). Une des conséquences de ces phases positives est une remontée, vers la surface, des eaux de fond riches en DIC et induisant un dégazage excessivement anormal de CO_2 naturel (Lenton et Matear, 2007; Lovenduski *et al.*, 2007). Les estimations effectuées à partir des données d'observations et de différentes méthodes d'évaluations au moyen de modèles de simulations et de méthodes d'inversions atmosphériques et océaniques, synthétisées par (Lenton *et al.*, 2013) permettent d'appréhender l'éventail de la plage de fluctuations de l'évaluation de ce puits (Figure I.9). Celui-ci est estimé, entre 44°S et 75°S, à $0.42 \pm 0.07 \text{ PgC/an}$ pour les modèles et $0.27 \pm 0.13 \text{ PgC/an}$ pour les observations pour la période 1990-2009. Une évaluation issue des modèles du Coupled Model Intercomparison Project Phase 5 (CMIP5) l'estime, au sud de 30°S, à $0.82 \pm 0.08 \text{ PgC/an}$ (Frölicher *et al.*, 2015) pour la période 1986-2005. Tagliabue *et al.* (2009) quantifient ce puits autour de 0.05 PgC/an au sud de 50°S alors qu'une estimation plus récente (Landschützer *et al.*, 2015) de la capacité d'absorption du CO_2 atmosphérique réalisée à partir d'une nouvelle méthode d'interpolation des données d'observations (technique de réseau neuronal) évalue ce puits à $1,2 \text{ PgC/an}$ au sud de 35°S pour l'année 2011 et révèle ainsi une ré-intensification de ce dernier. Ce panel de variabilité reflète les incertitudes, liées aux lacunes spatio-temporelles des observations, des différentes dynamiques qui gouvernent la variabilité des flux air-mer de CO_2 et leurs

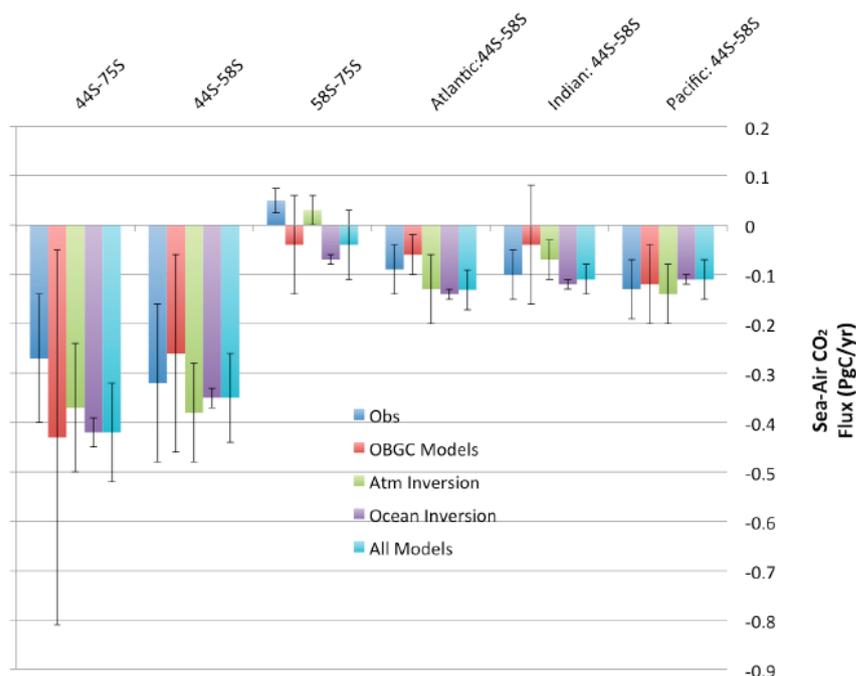


Fig. I.9: flux air-mer de CO₂ annuels moyens à partir des observations, et de la moyenne de différents modèles de biogéochimie océanique, d'inversions atmosphériques et océaniques (PgC/an). Les barres d'erreur pour chaque méthode d'évaluation représentent la déviation moyenne absolue. Les valeurs négatives représentent des flux vers l'océan, [Lenton *et al.* \(2013\)](#).

représentations au sein des modèles. Dans le contexte du changement climatique, la nécessité de comprendre le fonctionnement de l'océan Austral, son cycle du carbone, l'évolution de sa capacité à absorber les émissions anthropiques de CO₂ et l'impact de l'acidification de ses eaux sur les écosystèmes marins en font un sujet de premier plan ([Feely *et al.*, 2004](#); [Séférian *et al.*, 2012](#); [Boyd *et al.*, 2015a](#); [Ito *et al.*, 2015](#)).

I.8 Les modèles du système Terre

Le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) créé en 1988 a pour tâche d'informer sur le changement climatique et de présenter les données scientifiques sur les nombreux aspects environnementaux et sociétaux de ce phénomène. Ces rapports élaborés tous les 7 ans autour de trois volets décrivent l'état des connaissances scientifiques actuelles sur le changement climatique, une sorte d'instantané des savoirs. Ces rapports offrent un socle sur lequel peuvent s'appuyer les débats sur l'ampleur du changement climatique, sur les stratégies d'adaptation possibles et sur les manières de lutter contre le réchauffement. Le 5ème rapport du GIEC (2014-2015) a été établi d'après l'expertise de 830 scientifiques bénévoles issus de la communauté scientifique internationale. Ces auteurs sont répartis en trois groupes de travail : le groupe I sur la science du changement climatique, le groupe II sur les impacts et l'adaptation, le groupe III sur la lutte contre le réchauffement. Chaque chapitre est une analyse critique des connaissances issues des publications scientifiques sur un sujet donné. Chaque version est commentée par les scientifiques du GIEC dans un premier temps

puis par un plus large public scientifique. Des milliers de commentaires sont ainsi traités par les auteurs de chaque chapitre. A l'issue de ce processus de révision, deux résumés sont rédigés, le premier est une synthèse technique, le deuxième un résumé pour les décideurs. A la fin de la rédaction et avant la publication du rapport, les textes sont soumis à une approbation finale par les groupes de travail, le GIEC et les états lors de l'assemblée plénière du GIEC.

La publication du dernier rapport du groupe I (2013) met en avant que le réchauffement du système climatique est sans équivoque et attribué aux activités humaines. L'océan et l'atmosphère se sont réchauffés, le réchauffement océanique constituant plus de 90% de la quantité d'énergie accumulée entre 1971 et 2000 par le système climatique. La couverture de neige et de glace comprenant les calottes glaciaires du Groenland et de l'Antarctique, la banquise arctique ainsi que la plupart des glaciers du globe a diminué au cours des deux dernières décennies. Le réchauffement climatique a induit une élévation du niveau moyen des mers de près de 20 cm entre 1901 et 2000. Les concentrations de gaz à effet de serre (dioxyde de carbone, méthane et protoxyde d'azote) ont augmenté et atteint des niveaux sans précédent depuis au moins 800 000 ans, la concentration de CO₂ augmentant de plus de 40% par rapport à la période préindustrielle. L'océan a absorbé environ 30% des émissions anthropiques de CO₂ entraînant une acidification significative de ses eaux. Son pH a diminué d'une valeur de 0.1 soit une augmentation de près de 26% de sa concentration en ions hydrogène.

Les projections climatiques sont effectuées au moyen de modèles de simulation du système climatique de la Terre de complexité croissante. Ces projections sont réalisées à partir de 4 scénarios de forçages anthropiques correspondant à 4 profils représentatifs d'évolution de concentration des gaz à effet de serre différents. Dans tous les scénarios, les concentrations de CO₂ atmosphériques en 2100 sont supérieures aux concentrations contemporaines. Ces modèles suggèrent une augmentation des températures moyennes à la surface du globe pour la période 2081-2100 comparativement à la période 1986-2005 s'étalant de 0.3°C à 4.8°C sur l'ensemble des 4 scénarios. Dans la plupart des régions continentales, les épisodes extrêmes chauds seront plus nombreux et les extrêmes froids moins nombreux aux échelles quotidienne et saisonnière. L'élévation moyenne du niveau des mers pour la période 2081-2100 par rapport à 1986-2005 est estimée entre 26 cm et 82 cm selon le scénario considéré. L'océan continuera à absorber du CO₂ anthropique avec une atténuation partielle de l'augmentation du puits de carbone océanique. La poursuite de l'acidification des océans sera effective à différents degrés pour l'ensemble des scénarios avec une diminution du pH de surface comprise entre 0.06 et 0.32.

Dans ce contexte de publication septennale des rapports du GIEC, des programmes de comparaison et d'évaluation entre les différents modèles du système Terre ont été réalisés. Le projet d'intercomparaison de modèles couplés, le Coupled Model Intercomparison Project (CMIP) mis en place par le Working Group on Coupled Modelling (WGCM) dans le cadre du programme de recherche sur le climat mondial, le World Climate Research Programme (WCRP), fournit un cadre protocolaire standard et formel pour l'étude des données issues des modèles couplés de la circulation générale de l'océan et de l'atmosphère. Basé sur une infrastructure communautaire scientifique, ce projet offre un cadre de travail convergent pour l'analyse systématique des modèles de circulation générale afin de faciliter l'amélioration des différents compartiments qu'ils simulent (<http://cmip-pcmdi.llnl.gov/index.html>).

Entre les observations et les simulations des modèles de climat (Earth System Model, ESM) réalisés dans le cadre de la 5ème phase du projet CMIP (CMIP5), la question du cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ océanique de surface n'est pas encore élucidée aux hautes latitudes où des désaccords persistent dans l'océan Austral entre ces modèles (Anav *et al.*, 2013; Lenton *et al.*, 2013).

Ici, je présente les résultats de la variabilité du cycle saisonnier climatologique de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral au sud de 30°S issus de 12 modèles ESM en conditions de concentration de CO_2 atmosphérique dits historiques c'est-à-dire en prenant compte l'augmentation historique des émissions issues des activités humaines. Ces modèles sont issus de différents centres ou groupes de modélisation et sont les suivants : le CMCC-CESM du Centro Euro-Mediterraneo per I Cambiamenti Climatici, le CNRM-CM5 du Centre National de Recherches Météorologiques et du Centre Européen de Recherche et Formation Avancée en Calcul Scientifique, le CanESM2 du Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis, le GFDL-ESM2M du NOAA Geophysical Fluid Dynamics Laboratory, le HadGEM2-CC du Met Office Hadley Centre, le HadGEM2-ES du Met Office Hadley Centre et du Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, les IPSL-CM5A-LR, IPSL-CM5A-MR et IPSL-CM5B-LR de L'institut Pierre Simon Laplace, les MPI-ESM-LR et MPI-ESM-MR du Max-Planck Institut für Meteorologie et le CESM1-BGC du Community Earth System Model Contributors. Ne sont considérées dans cette étude diagnostique que les 10 dernières années des simulations historiques couvrant la période de 1995 à 2004. A partir de ces 10 dernières années, pour chaque modèle, des climatologies mensuelles centrées sur l'année 2000 ont été calculées. Une comparaison zonale entre les différents modèles et les observations de $p\text{CO}_2$ issues des données d'observations du LDEO a été effectuée. Les zones ont été définies comme suit : la STZ de 30°S à 35°S, la SAZ de 35°S à 48°S, la PZ de 48°S à 55°S et l'AZ de 55°S à 75°S. Dans la STZ, un consensus général s'accorde entre les différents modèles et les observations lorsque la $p\text{CO}_2$ est fonction, au premier ordre, de l'effet thermique (Figure I.10a). 11 des 12 modèles décrivent une saisonnalité en accord avec les observations avec des valeurs maximales en été et minimales en hiver. La différence principale réside dans la description de l'amplitude de la saisonnalité de la $p\text{CO}_2$ par les différents modèles qui est, globalement, plus contrastée. Dans les trois autres zones, des désaccords importants émergent. Dans la SAZ, les observations décrivent un cycle saisonnier peu défini avec une faible amplitude (Figure I.10b). Les modèles divergent dans cette représentation, certains simulant une saisonnalité principalement contrôlée par la température, d'autres par la biologie et la dynamique hivernale ou par ces trois processus (profil double pic), tous avec une amplitude saisonnière plus importante. Dans la PZ, les données d'observation décrivent une saisonnalité marquée par de faibles valeurs en été et des valeurs élevées en hiver, l'amplitude saisonnière restant assez faible, inférieure à 20 μatm (Figure I.10c). Deux modèles représentent l'équilibre des processus qui décrivent cette saisonnalité mais de façon plus prononcée (MPI-ESM-LR, MPI-ESM-MR), les autres modèles ne s'accordant pas dans la représentation de la saisonnalité des observations. Dans l'AZ, les observations décrivent un cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ suivant le même profil que celui de la PZ mais avec une amplitude deux fois plus importante (Figure I.10d). Les modèles et leurs biais dans la représentation de cette saisonnalité sont exacerbés dans cette zone, un seul modèle arrivant à globalement capturer le profil saisonnier décrit par les observations (IPSL-CM5A-LR, IPSL-CM5A-MR) mais avec une remontée des valeurs de $\Delta p\text{CO}_2$ à la fin du mois de décembre et en janvier que les observations ne suggèrent pas.

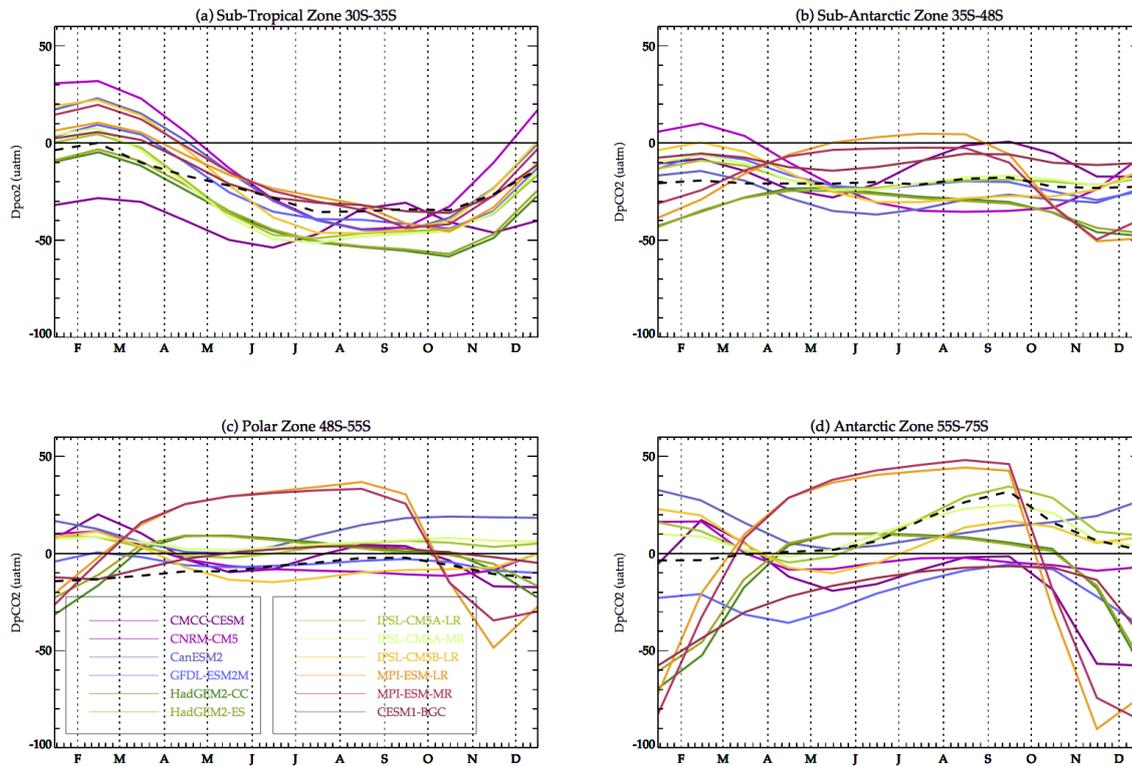


Fig. I.10: cycles saisonniers de la différence de $p\text{CO}_2$ de surface entre l'océan et l'atmosphère ($Dp\text{CO}_2$) dans l'océan Austral moyennés par zones à partir des climatologies centrées autour de l'année 2000 issues des sorties mensuelles de 12 modèles Earth System Models (ESM, couleur) et de la climatologie mensuelle de $\Delta p\text{CO}_2$ fournie par le Lamont Doherty Earth Observatory (tiré noir) au sud de 30°S, (a) zone subtropicale (30°S-35°S), (b) zone subantarctique (35°S-48°S), (c) zone de front polaire (48°S-55°S), (d) zone antarctique (55°S-75°S).

I.9 Le plateau de Kerguelen : une dynamique singulière

Dans le contexte de l'étude menée ici, une attention toute particulière a été portée à la dynamique biologique du plateau de Kerguelen qui contraste singulièrement avec les eaux environnantes. Cette région fait l'objet d'un suivi océanographique annuel régulier depuis 1998 dans le cadre des différentes missions OISO et KEOPS. Ainsi, les données obtenues sur le plateau de Kerguelen serviront, par la suite, de référence pour différentes expériences de modélisation réalisées.

Le plateau de Kerguelen est une grande surface étendue du plateau océanique relativement peu profonde, inférieure à 2000 m, du secteur indien de l'océan Austral. Sa profondeur contraste avec celles des bassins de Weddell-Enderby, de Crozet et Australo-Antarctique qui l'environnent et dont la profondeur varie de 4000 m à 5500 m. Ce plateau s'étend jusqu'à 2200 km au sud-est des îles Ker-

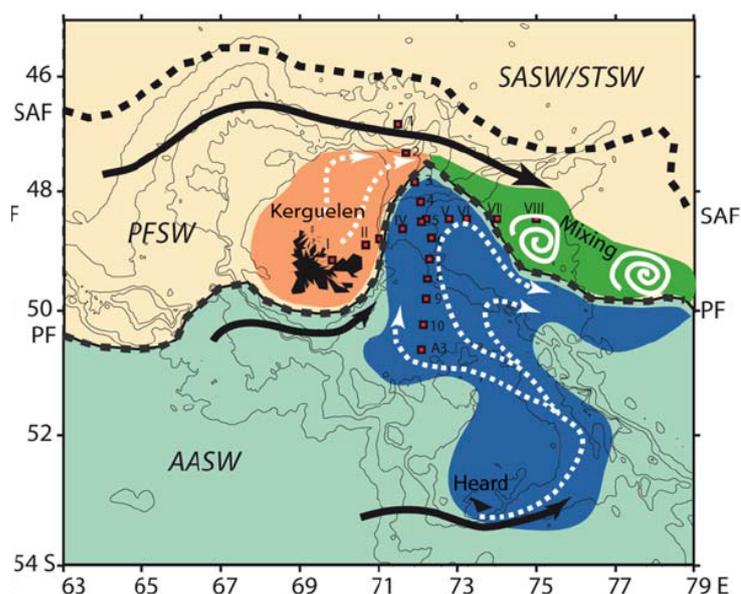


Fig. I.11: vue schématique de la circulation régionale et des masses d'eau autour et au-dessus du plateau de Kerguelen. AASW : eau de surface antarctique. PFSW : eau de surface du front polaire. SASW : eau de surface subantarctique. STSW : eau de surface subtropicale. PF : front polaire. SAF : front subantarctique, [Park et al. \(2008b\)](#).

guelen (49°S-70°E). Sa topographie est marquée par un passage plus profond, la dépression de Fawn (Fawn Trough, 2650 m, 56°S) qui sépare le plateau en deux parties et contraint fortement la circulation de l'ACC. La branche sud de l'ACC, le PE, traverse le plateau au sud de l'île principale, l'île de Grande Terre, du sud vers le nord, créant ainsi un méandre (Figure I.11, [Park et al. \(2008b\)](#)).

Autour de l'île de Kerguelen et sur son plateau en direction du sud-est est observée une des plus grandes et intenses efflorescences de l'océan Austral de la fin du printemps au début de l'été ([Mongin et al., 2008, 2009](#)). Cette dernière présente deux particularités principales : un panache à proximité de l'île, au nord du PF, qui s'étend vers le nord-est, siège d'une forte variabilité temporelle et d'activité de méso-échelle, et une efflorescence plus importante couvrant une large zone (45000km²) au sud-est de l'île, au sud du PF. Celle-ci débute au début du mois de novembre pour atteindre des concentrations maximales de l'ordre de 3 µg Chl/l en décembre (Figure I.12) et se poursuit plus faiblement jusqu'à la fin du mois de février. Elle contraste fortement avec la faible activité biologique des eaux environnantes riches en sels macro-nutritifs tels l'azote (N), le phosphore (P) et le silicium (Si). C'est un cas à part, observable ici, de fertilisation naturelle par le fer de la production primaire du plateau de Kerguelen. Les observations issues de l'expédition Kerguelen : compared study of Ocean and Plateau in Surface water (KEOPS) ont permis de mettre en évidence que cette efflorescence était pré-conditionnée par l'apport naturel de fer des eaux de subsurface dans la zone euphotique ([Blain et al., 2007](#)) et non par un apport éolien. Les processus dynamiques induits par la zone de front entre la SAZ et la PZ sur le plateau contribuent au mélange vertical et ré-alimentent en fer le réservoir des eaux de surface. Biologiquement, les grandes diatomées et les gros copépodes

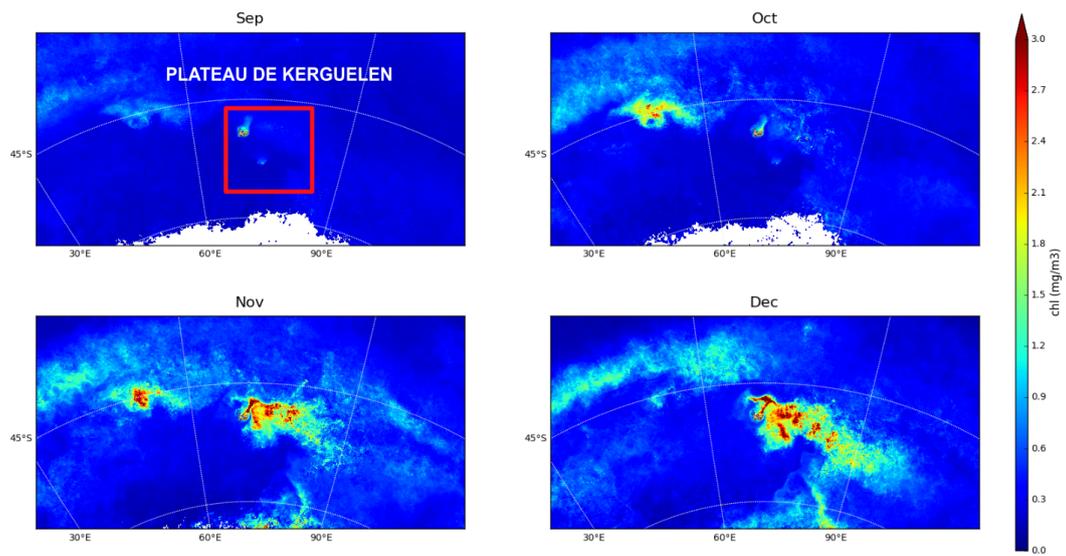


Fig. I.12: contraste régional de la distribution de la concentration de surface de chlorophylle dans le secteur indien de l'océan Austral comprenant la région du plateau de Kerguelen, de septembre à décembre, estimée à partir d'une climatologie mensuelle issue des données satellite MODIS-Aqua de 2002-2011.

dominent la structure de l'écosystème planctonique du plateau de Kerguelen ([Armand *et al.*, 2008b](#); [Carlotti *et al.*, 2008](#)).

-§-

Méthode et observations

II.1 Introduction

Afin d'étudier les processus biogéochimiques qui contrôlent en partie la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral, j'ai utilisé des outils de modélisation de la circulation océanique et de la biogéochimie marine. Les résultats obtenus ont été confrontés, à chaque étape, aux produits d'observations *in situ* et satellitaires disponibles. Cette approche virtuelle et comparative m'a offert une vision interdisciplinaire large de différentes approches de la recherche océanographique. Elle m'a permis d'appréhender et de comprendre les processus biogéochimiques océaniques, leurs mécanismes, leurs interactions avec la biologie et leur dépendance à la dynamique océanique. Dans ce chapitre, je présente le modèle ainsi que les produits d'observations utilisés. Deux approches méthodologiques de complexité croissante ont été utilisées au travers de deux configurations du même modèle, l'une offrant logiquement une passerelle vers l'autre. Ce travail a été réalisé en deux temps avec une première étude orientée sur l'analyse de processus associée à des tests de sensibilité au moyen d'une configuration simplifiée à une dimension du modèle. Puis une deuxième étape qui s'inscrit dans la continuité des résultats obtenus avec une configuration globale de la circulation océanique à trois dimensions de ce même modèle. Une des finalités de cette étude a pour perspective une intégration plus réaliste du cycle océanique austral du carbone dans le modèle de projection climatique de l'Institut Pierre Simon Laplace (IPSL).

II.2 Modèles

II.2.1 Introduction à la modélisation

Un modèle est un outil numérique dont la fonction est de comprendre un système, d'explorer et de tester des hypothèses sur les différents paramètres et processus qui le caractérisent et permettent de le décrire. Historiquement, le développement des modèles est allé de pair avec l'étude des sciences de la météorologie et du climat. Ils sont désormais incontournables pour analyser et réaliser des prévisions ou des projections futures.

Pour résoudre numériquement le système océanique, les équations qui le décrivent doivent être discrétisées, c'est-à-dire approximées, chaque champ (température, salinité, etc...) étant alors projeté sur une matrice de dimension finie. Ainsi, l'océan est quadrillé selon un schéma de grilles verticale et horizontale où les valeurs des champs sont affectées à chaque point de la grille. L'évolution de l'état du système selon ce quadrillage est calculé de proche en proche suivant un schéma de discrétisation du temps à intervalle fixe, l'ensemble formant le schéma numérique de simulation du système. Pratiquement, un modèle est un ensemble de routines, un ensemble de procédures codées décrivant un ou plusieurs processus, utilisé pour simuler un environnement, tel l'océan, l'atmosphère, la glace de mer, la biosphère terrestre. Dans les sciences du climat, l'écriture de ce code est effectuée au moyen du langage de programmation informatique FORTRAN. Ce langage dit de haut niveau permet d'adresser au processeur de calcul les instructions binaires qui permettront de simuler l'environnement modélisé au moyen de mots usuels en anglais et de symboles mathématiques conventionnels. D'un point de vue pratique, une configuration définit une grille c'est à dire le type et la forme de la maille qui représentera dans l'espace la région modélisée, et un domaine de cette même région du modèle considéré. Une expérience correspond à différentes versions, modifications, paramétrisations du code pour une configuration donnée. Une exécution ou « run » est l'exécution d'un modèle dans une configuration donnée et avec des conditions de temps spécifiques (durée, fréquence de sortie des variables,...). Un modèle peut ainsi avoir plusieurs configurations, d'une configuration on peut effectuer différentes expériences et d'une expérience il est possible de réaliser plusieurs runs à différentes échelles de temps (1 an, 100 ans, 1000 ans...) et différentes fréquences (journalière, mensuelle, annuelle...).

II.2.2 Le modèle NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean)

NEMO est un modèle numérique de simulation de la dynamique physique de la circulation océanique, de la glace de mer et de la biogéochimie marine développé principalement à l'Institut Pierre Simon Laplace (IPSL). Il est constitué de 5 modules principaux. Le modèle de dynamique océanique NEMO-OPA (Océan PARallélisé, [Madec \(2008\)](#)) est un modèle aux équations primitives de la circulation océanique régionale et globale. A ce modèle est adjointe une composante de glace de mer NEMO-LIM (Louvain-la-Neuve Ice Model, [Timmermann et al. \(2005\)](#)), une composante de transport des traceurs passifs (NEMO-TOP) et des modules d'interfaçages et d'assimilation entre ces modèles (AGRIF, NEMO-TAM). Il comporte plusieurs modules fonctionnels permettant d'accroître les capacités du système tels les frontières ouvertes (OBC et BDY), le mode *offline* pour les traceurs passifs (OFF), le couplage et le forçage par l'atmosphère (SBC), les entrées/sorties (XIOS), l'imbrication des modèles via AGRIF (NST) et une configuration verticale 1D (C1D).

L'évolution et la fiabilité de NEMO sont organisées et contrôlées par un consortium européen associant le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS, France), le MERCATOR-océan (France), le Natural Environment Research Council (NERC, Angleterre), le United Kingdom Met Office (UKMO, Angleterre), le Centro Euro-Mediterraneo sui Cambiamenti Climatici (CMCC, Italie), et l'Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia (INGV, Italie). Son domaine d'application va

de la recherche océanographique à l'étude du climat, en passant par la prévision saisonnière et l'océanographie opérationnelle. Il est utilisé par près de 350 utilisateurs de 27 pays dont 14 pays européens.

NEMO-OPA permet une description tri-dimensionnelle de la circulation océanique. Celle-ci est décrite par les équations primitives, les équations de Navier-Stokes, qui offrent une bonne représentation de la dynamique géophysique des fluides en milieu tournant. Elles couplent les deux traceurs actifs, la température et la salinité, aux champs de vitesse du fluide.

- Équation de conservation de la quantité de mouvement :

$$\frac{D\vec{v}}{Dt} = -2\vec{\Omega} \wedge \vec{v} + \vec{g} - \frac{\vec{\nabla}p}{\rho} + \nu \nabla^2 \vec{v} \quad (\text{II.2.1})$$

avec $\frac{D}{Dt} = \frac{\partial}{\partial t} + \vec{v} \cdot \vec{\nabla}$ la dérivée particulière, $\vec{\nabla}$ l'opérateur de dérivée vectorielle généralisé, \vec{v} le vecteur vitesse, t le temps, $\vec{\Omega}$ le vecteur vitesse de rotation de la Terre, p la pression, ρ la densité *in situ*, \vec{g} l'accélération gravitationnelle, ν le coefficient de viscosité cinématique.

- Équations de conservation de la température et de la salinité :

$$\frac{\partial T}{\partial t} = -\nabla \cdot (T\mathbf{v}) + D^T + F^T \quad (\text{II.2.2})$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -\nabla \cdot (S\mathbf{v}) + D^S + F^S \quad (\text{II.2.3})$$

où T est la température, S la salinité, D^T et D^S les termes de paramétrisations de petites échelles pour la température et la salinité respectivement, et, F^T et F^S les termes de forçages de surface pour la température et la salinité respectivement.

- Équation d'état de l'eau de mer :

$$\rho = \rho(T, S, p) \quad (\text{II.2.4})$$

Cette équation relie la densité de l'eau de mer à la température, la densité et la pression suivant une relation empirique non linéaire.

Les échelles caractéristiques de l'océan permettent de réaliser des approximations pour résoudre numériquement ces équations :

- **Approximation sphérique de la Terre** : Les surfaces géopotentielle sont considérées comme étant des sphères, la verticale locale de la gravité étant parallèle au rayon de la Terre.
- **Approximation couche mince** : La profondeur de l'océan est négligeable devant le rayon de la Terre.

- **Hypothèse de la fermeture turbulente** : Les flux turbulents qui représentent l'effet des processus de petite échelle sur les processus de grande échelle sont explicités en fonction des variables de grande échelle. Ces processus ne sont pas résolus par le modèle, leur dimension caractéristique est inférieure à la taille de la maille du modèle.
- **Hypothèse de Boussinesq** : Les variations de la densité de l'eau de mer sont négligées à l'exception de leur contribution aux termes de flottabilité.
- **Hypothèse hydrostatique** : La composante verticale de l'équation de conservation de la quantité de mouvement est réduite à l'équilibre entre les forces verticales de pression et de flottabilité. Les termes d'advection, de Coriolis et d'accélération sont négligés du fait de leurs petites échelles caractéristiques. Ceci conduit à une paramétrisation des processus convectifs.

Équation de l'équilibre hydrostatique :

$$\frac{\partial p}{\partial z} = -\rho g \quad (\text{II.2.5})$$

avec z la coordonnée verticale

- **Incompressibilité de l'eau de mer** : La divergence tri-dimensionnelle du vecteur vitesse est nulle.

Équation d'incompressibilité :

$$\vec{\nabla} \cdot \vec{v} = 0 \quad (\text{II.2.6})$$

II.2.3 Le modèle PISCES (Pelagic Interaction Scheme for Carbon and Ecosystem Studies)

Dans NEMO, les cycles biogéochimiques océaniques sont calculés par le modèle PISCES (Aumont et Bopp, 2006; Aumont *et al.*, 2015). Ce modèle simule les échelons trophiques inférieurs des écosystèmes marins, les cycles biogéochimiques du carbone et des principaux nutriments (P, N, Si, Fe). 24 variables prognostiques le constituent dont deux groupes fonctionnels de phytoplancton (nano-phytoplancton, diatomées), deux classes de tailles de zooplancton (micro-zooplancton, méso-zooplancton) et une description de la chimie des carbonates (Figure II.1). Les variables prognostiques sont calculées explicitement par le modèle à chaque pas de temps.

La formulation dans PISCES est, d'une part, basée sur l'hypothèse d'un rapport relativement constant dans la matière organique océanique, selon la formulation des modèles océaniques de Monod (1942). Les rapports stoechiométriques C/N/P sont fixes suivant un rapport de Redfield constant. Pour chaque atome de P, il y a 16 atomes de N et 122 atomes de C (Takahashi *et al.*, 1985). Le taux de croissance du phytoplancton est limité par la disponibilité externe en N, P et Si (Si, uniquement pour les diatomées). D'autre part, les quotas cellulaires en fer et en silice sont variables et le taux de croissance du phytoplancton est limité par la disponibilité interne en fer selon la formulation du modèle océanique de quota proposé par Droop (1983). PISCES peut être appréhendé comme un composite des approches des modèles océaniques de Monod (1942) et de quota (Droop, 1983).

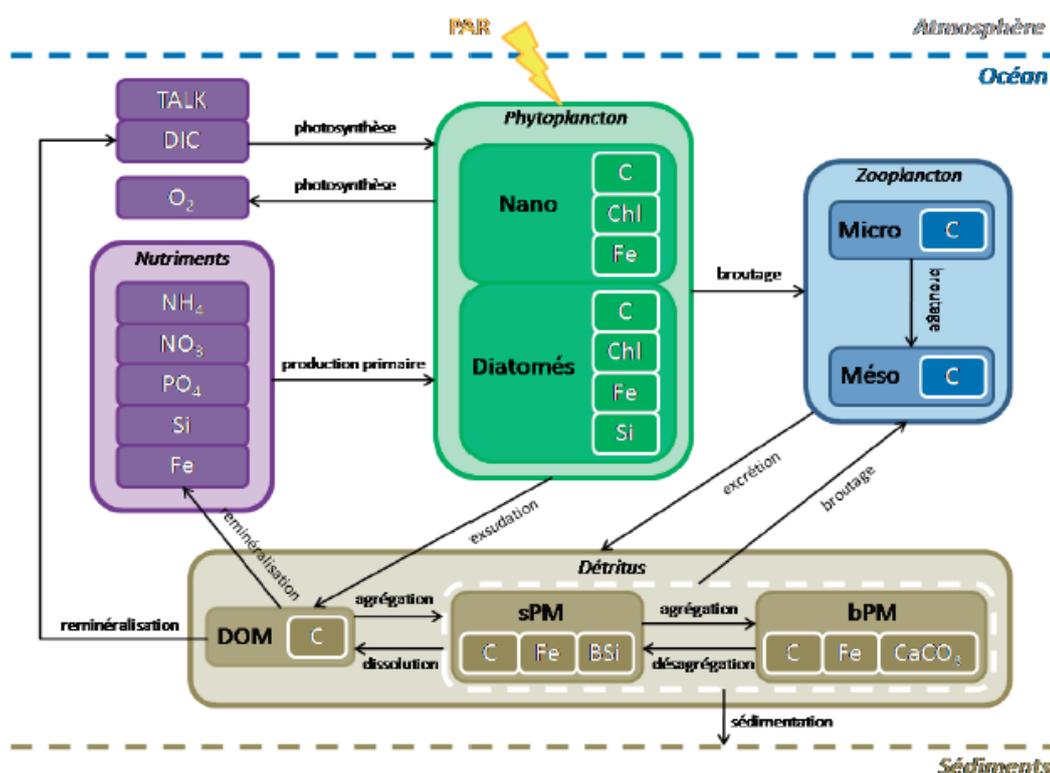


Fig. II.1: architecture du modèle de biogéochimie marine PISCES décrivant schématiquement le cycle des 24 variables prognostiques et les différents processus de transfert entre chaque compartiment, Dufour (2011).

Les variables prognostiques du phytoplancton sont les biomasses de carbone (C), de fer (Fe), de chlorophylle (Chl) et de silice (Si), cette dernière uniquement pour les diatomées. Concernant le zooplancton, seule la biomasse totale de carbone organique est modélisée. Trois compartiments correspondant aux détritits sont représentés : la matière organique dissoute (DOM) et deux classes de taille de particules, les petites particules (sPM, 1-100 μm) et les grosses particules (bPM, 100-5000 μm). Des rapports de Redfield constants sont appliqués pour le carbone, le nitrate et le phosphate. Les contenus en fer, silice et calcaire des particules sont explicitement modélisés autorisant une variation de leurs rapports internes. Les vitesses de chute de ces deux classes de particules sont distinctes et de valeurs constantes. La vitesse de chute des petites particules est fixée à une valeur de 2 m/jour alors que la vitesse de chute des grosses particules est fixée à une valeur de 30 m/jour. Ces trois compartiments sont assujettis aux processus d'agrégation induits par la turbulence et à la coagulation décrite par les mouvements browniens de la matière organique dissoute. Les variables carbone inorganique dissous (DIC) et alcalinité (TALK) permettent de décrire le système de carbonates. La $p\text{CO}_2$ est une variable diagnostique, c'est-à-dire non résolue par les équations du modèle mais calculée à partir des champs prognostiques DIC et alcalinité au moyen des équations de la chimie des carbonates. Enfin, le cycle de l'oxygène dissous est modélisé. Ce dernier, avec le DIC, interagit avec l'atmosphère au travers des échanges air-mer et permet de définir les régions oxygènes et anoxiques où se déroulent les processus de dégradation.

II.2.4 Formulation du taux de croissance du phytoplancton

L'ensemble des traceurs décrits dans le paragraphe précédent interagissent au travers de processus modélisés (Figure II.1). Ici, je décris la formulation de l'évolution de la biomasse du phytoplancton, les autres processus n'ayant pas été abordés dans cette étude.

Le taux de croissance du phytoplancton est significativement influencé par la variation saisonnière de la température de l'eau de mer (Eppley, 1972) et est défini comme suit :

$$\mu_P = \mu_{\max}^0 f_P(T) \quad (\text{II.2.7})$$

où p est le type de phytoplancton et μ_{\max}^0 , le taux de croissance maximum. Dans PISCES, la valeur de μ_{\max}^0 est fixée à une valeur moyenne globale égale à 0.6 pour les deux groupes de phytoplancton.

PISCES simule les premiers maillons de la chaîne trophique avec deux groupes fonctionnels de phytoplancton, les diatomées et le nano-phytoplancton. Les concentrations en phytoplancton des deux groupes sont calculées selon l'équation prognostique :

$$\frac{\partial P}{\partial t} = (1 - \delta^P) \mu^P - m^P \frac{P}{K_m + N} P - g^Z(P) Z - g^M(P) M - sh \times w^P P^2 \quad (\text{II.2.8})$$

où P est la biomasse du phytoplancton exprimée en unité de masse de carbone, μ^P , le taux de croissance, m^P , la mortalité, g^Z et g^M , les termes de pression de broutage du micro-zooplancton (Z) et du méso-zooplancton (M) et le cinquième terme, le terme d'agrégation du phytoplancton.

Le taux de croissance du phytoplancton peut être calculé selon deux formulations différentes, respectivement, newprod(II.2.9) et oldprod (II.2.10) :

$$\mu^P = \mu_p f(L_{\text{day}}) g(Z_{\text{mxl}}) \left(1 - \exp \left(\frac{-\alpha^P \theta^{\text{Chl},P} \text{PAR}^P}{L_{\text{day}} (\mu_{\text{ref}} + b_{\text{resp}})} \right) \right) L_{\text{lim}}^P \quad (\text{II.2.9})$$

$$\mu^P = \mu_p f(L_{\text{day}}) g(Z_{\text{mxl}}) \left(1 - \exp \left(\frac{-\alpha^P \theta^{\text{Chl},P} \text{PAR}^P}{L_{\text{day}} \mu_p L_{\text{lim}}^P} \right) \right) L_{\text{lim}}^P \quad (\text{II.2.10})$$

où P est la classe du phytoplancton (nano-phytoplancton, diatomées), μ_p le taux de croissance en fonction de la température, L_{day} la durée du jour normalisée comprise entre 0 et 1, $f(L_{\text{day}})$ explicite la dépendance du taux de croissance à la longueur du jour. Ceci traduit la variation annuelle de la durée du jour aux hautes latitudes et permet d'augmenter sensiblement la pénalisation hivernale par la lumière et d'amplifier la production primaire en été. $g(Z_{\text{mxl}})$ est un terme de pénalisation du mélange profond hivernal sur le taux de croissance qui sera explicité plus loin. α^P est la pente initiale de la courbe Photosynthèse-Irradiance (P-I), PAR (Photosynthetic Available Radiation) la fraction des radiations solaires utilisée pour la photosynthèse à la surface de l'océan, $\theta^{\text{Chl},P}$ le rapport Chl/C pour chaque groupe de phytoplancton, μ_{ref} un taux de croissance de référence indépendant de la température, b_{resp} un faible taux de respiration et L_{lim}^P le terme de limitation en nutriments (PO_4 , N, Fe, Si).

$$L_{\text{lim}}^P = \min(L_{\text{PO}_4}^P, L_N^P, L_{\text{Fe}}^P, L_{\text{Si}}^D) \quad (\text{II.2.11})$$

avec D pour les diatomées.

Les termes de limitations en nitrate et phosphate suivent la formulation de modèle de [Monod \(1942\)](#) où la croissance est fonction des concentrations externes de ces deux nutriments.

$$L_{PO_4}^P = \frac{PO_4}{PO_4 + K_{PO_4}^P} \quad (\text{II.2.12})$$

$$L_N^P = L_{NO_3}^P + L_{NH_4}^P \quad (\text{II.2.13})$$

$$L_{NH_4}^P = \frac{K_{NO_3}^P NH_4}{K_{NO_3}^P K_{NH_4}^P + K_{NH_4}^P NO_3 + K_{NO_3}^P NH_4} \quad (\text{II.2.14})$$

$$L_{NO_3}^P = \frac{K_{NH_4}^P NO_3}{K_{NO_3}^P K_{NH_4}^P + K_{NH_4}^P NO_3 + K_{NO_3}^P NH_4} \quad (\text{II.2.15})$$

$$L_{Si}^D = \frac{Si}{Si + K_{Si}^D} \quad (\text{II.2.16})$$

où $K_{PO_4}^P$, $K_{NO_3}^P$, $K_{NH_4}^P$ et K_{Si}^D sont les constantes de demi-saturation respectives de chaque nutriment.

La limitation en fer est modélisée selon l'approche de quota :

$$L_{Fe}^P = \min \left(1, \max \left(0, \frac{\theta_{\min}^{Fe,P} - \theta_{\min}^{Fe,P}}{\theta_{\min}^{Fe,P}} \right) \right) \quad (\text{II.2.17})$$

où $\theta^{Fe,P}$ est le quota interne en fer défini par le rapport Fe/C et exprimé en $\mu\text{molFe/molC}$ pour chaque classe de taille de phytoplancton. $\theta_{\min}^{Fe,P}$ est le quota en fer minimum nécessaire à la photosynthèse, la respiration et à la réduction des nitrates et nitrites, soit le coût en fer pour ces trois processus. Sa paramétrisation suit la formulation proposée par [Flynn et Hipkin \(1999\)](#) comme suit :

$$\theta_{\min}^{Fe,P} = \frac{0.0016}{55.85} \theta_{\text{Chl,P}} + \frac{1.21 \cdot 10^{-5} \times 14}{55.85 \times 7.625} L_N^P \times 1.5 + \frac{1.15 \cdot 10^{-4} \times 14}{55.85 \times 7.625} L_{NO_3}^P \quad (\text{II.2.18})$$

$\theta_{\text{opt}}^{Fe,P}$ est le quota en fer optimum introduit par [Buitenhuis et Geider \(2010\)](#) dans leur modèle d'adaptation du phytoplancton à la co-limitation fer-lumière. Ce quota optimum définit un seuil en dessous duquel le fer assimilé est entièrement utilisé au cours de la photosynthèse, principalement dans la composante photosynthétique de la chaîne de transfert d'électrons. Au delà de ce seuil optimum, le fer assimilé est accumulé comme un produit de stockage.

$g(Z_{\text{mxl}})$ est un terme de pénalisation du mélange profond hivernal sur le taux de croissance lorsque la profondeur de la couche mélangée (Z_{mxl}) excède celle de la couche euphotique (Z_{eu}) :

$$g(Z_{\text{mxl}}) = 1 - \frac{T_{\text{dark}}}{T_{\text{dark}}^P + T_{\text{dark}}} \quad (\text{II.2.19})$$

$$\text{avec } T_{\text{dark}} = (\Delta Z)^2 / 86400 \quad (\text{II.2.20})$$

un temps de résidence moyen des cellules de phytoplancton hors de la couche éclairée assumant une valeur du coefficient de diffusion vertical (K_z) de $1\text{m}^2/\text{s}$ dans la couche de mélange de surface et un temps de résidence moyen pour chaque groupe de phytoplancton au delà duquel la pénalisation est effective.

$$\text{Et } \Delta Z = \max(0, Z_{\text{mixl}} - Z_{\text{eu}}) \quad (\text{II.2.21})$$

où Z_{mixl} et Z_{eu} représentent respectivement les profondeurs de la couche de mélange de surface et de la zone euphotique.

II.3 La configuration 1D : modélisation de la colonne d'eau

La configuration à une dimension verticale de modélisation de la colonne a été mise en place par Joan Llorc (Llorc, 2015) durant sa thèse au LOCEAN (2011-2014). Elle lui a permis d'étudier les processus initiant les efflorescences de phytoplancton aux hautes latitudes, plus spécifiquement dans l'océan Austral. Ces résultats apportent un nouvel éclairage sur le débat en cours sur les processus qui contrôlent les différentes phases des efflorescences de phytoplancton (déclenchement, augmentation et déclin) dans ce secteur océanique et sujet de plusieurs études et théories émergentes (Sverdrup, 1953; Boss et Behrenfeld, 2010; Behrenfeld et Boss, 2014; Ferrari *et al.*, 2015; Lévy, 2015; Llorc *et al.*, 2015).

Cette approche simplifiée de la problématique a été adoptée pour circonscrire dans un premier temps cette étude aux processus verticaux et à l'évaluation de leur contribution sur la variabilité de la $p\text{CO}_2$. Techniquement, cette méthodologie permet d'aborder plus aisément le fonctionnement d'un modèle de simulation et son architecture. Enfin, des tests de sensibilité et de validation spécifiques peuvent être réalisés tout en bénéficiant des fonctionnalités du code du modèle 3D mais avec des ressources systèmes peu élevées donc peu onéreuses en termes de temps et de coût.

L'outil de modélisation de la colonne d'eau à une dimension verticale ne prend en compte que les transports de diffusion verticaux et l'énergie cinétique turbulente. Les mélanges latéraux et l'advection ne sont pas considérés. Les conditions latérales aux frontières du domaine sont fixées à des valeurs nulles, agissant comme des murs virtuels pour le modèle. Cette configuration est *offline*, les champs physiques ne sont pas calculés mais prescrits par l'intermédiaire de fichiers de forçages que l'on peut modifier en fonction des besoins. Ces fichiers fournissent au modèle les valeurs des variables qui caractérisent la dynamique physique océanique (température, salinité, vitesse des courants, vitesse du vent, profondeur de la couche de mélange, énergie cinétique turbulente, radiation photosynthétique disponible...) et, ce, à chaque pas de temps. Du point de vue de la biogéochimie marine, le modèle est initialisé à partir de fichiers fournissant les profils verticaux climatologiques des concentrations de NO_3 , PO_4 , Si, Fe, O_2 , DIC et d'alcalinité issus de produits d'observations ou de "sorties" de modèles. Il est ainsi possible d'adresser aux modèles des conditions physiques et biogéochimiques qui caractérisent une région ou un secteur océanique.

Deux versions de code du modèle NEMO, les versions 3.4 et 3.6, ont été utilisées dans le cadre de nos expériences afin de rester dans la continuité de ses mises à jour. En effet, NEMO est un modèle en constante évolution, tant au niveau technique que des différents compartiments qu'il simule. La dernière version du code sera utilisée pour le prochain exercice de projection climatique réalisé dans le cadre du Coupled Model Intercomparison Project (CMIP6). Ce projet coordonne des comparaisons entre différents modèles couplés de climat qui font l'objet d'évaluations par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC).

II.3.1 Mise en place de la configuration 1D

La localisation de notre configuration 1D correspond à un point de grille d'une configuration ORCA-R2 à 2° de résolution. Ce point de calcul représente une colonne d'eau, carrée, de 250 km de côté où seuls les gradients verticaux des champs simulés des différentes variables varient. La dimension verticale est discrétisée sur 31 niveaux suivant un schéma de coordonnées z à pas partiel avec un maillage décroissant de la surface vers le fond. Une augmentation de la résolution à un pas de 10 m est effectué dans les 150 premiers mètres. Ce schéma de grille verticale présente l'avantage d'une discrétisation simple avec une bonne résolution des couches de mélange de surface.

Méthodologiquement, un zoom sur le plus petit domaine possible de la grille globale ORCA-R2 est effectué. Il définit un domaine de dimension 3x3 points de grille. L'évolution des champs est uniquement calculée au point central de cette grille. Cette fonctionnalité du modèle offre la possibilité d'adresser les coordonnées géométriques d'un point d'étude spécifique grâce à ses indices de localisation dans la grille globale.

Les champs biogéochimiques (variables pronostiques) sont calculés toutes les 4 heures, et les sorties effectuées tous les 5 jours.

II.3.2 Point d'étude de la configuration 1D

La station choisie pour réaliser les expériences 1D est située à l'est des îles Kerguelen au nord du plateau (Figure II.2). Elle a pour coordonnées 72°E-49°S. Dans la grille ORCA-R2, cela correspond à un domaine compris entre 48-50°S et 71°-73°E situé en plein cœur de l'efflorescence estivale de la zone du front polaire. Ce dernier traverse le plateau et sépare les eaux de la zone polaire des eaux de la zone subantarctique (Park *et al.*, 2014). Le plateau de Kerguelen est le siège d'une efflorescence dont le panache, advecté par l'ACC, s'étend sur plus de 1000 km à l'est de l'île principale de Kerguelen, la Grande Terre. Cette grande floraison planctonique semble pilotée par différentes dynamiques physiques et biogéochimiques selon que l'on se situe sur le plateau, au nord du plateau ou dans le panache (Lo Monaco *et al.*, 2014). La singularité de ce secteur océanique reste un sujet de constantes études au travers des campagnes OISO et Kerguelen Ocean and Plateau compared Study (KEOPS).

Le but n'est pas de représenter fidèlement la variabilité saisonnière de la production primaire du plateau de Kerguelen mais d'utiliser les conditions hydrologiques et biogéochimiques qui le caractérisent, documentées par les données *in situ* et satellitaires disponibles, pour comprendre comment établir une paramétrisation biogéochimique représentative de cette région à même de simuler sa dynamique spécifique et de la corrélérer au puits de carbone.

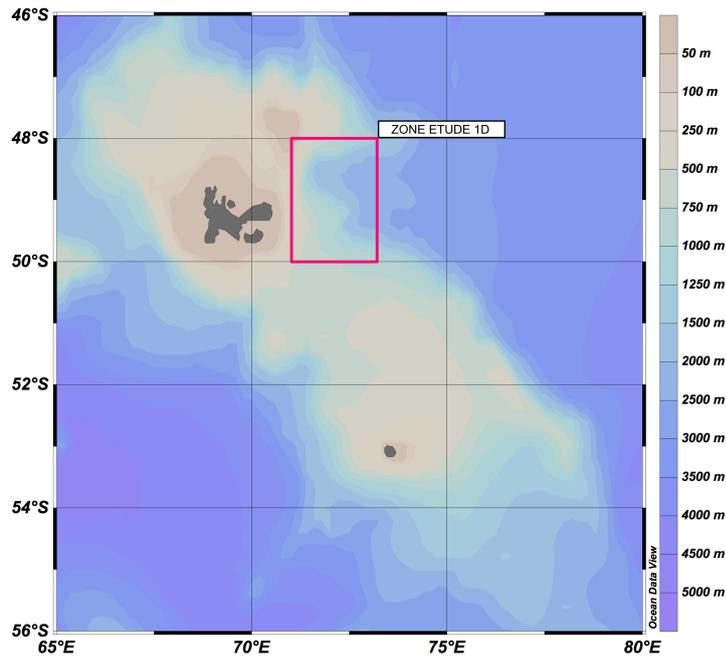


Fig. II.2: plateau de Kerguelen, ses îles (Grande Terre au nord, Heard au sud) et son profil bathymétrique. Le rectangle rouge correspond à la localisation du domaine de l'étude de la configuration 1D (48-50°S , 71°-73°E).

II.3.3 Fichiers de forçage dynamique

Les fichiers de forçage physique décrivent un cycle saisonnier annuel avec une fréquence temporelle de 5 jours. Tous les 5 jours, les variables physiques (lumière incidente, profils de température, de salinité et de mélange turbulent) sont fournis au modèle biogéochimique PISCES qui calcule, à chaque pas de temps, les variables biogéochimiques. Les fichiers de forçage physique sont issus de simulations 3D : d'une configuration régionale péri-antarctique au sud de 30°S à 0.5° de résolution d'une part pour la version 3.4 du code et d'une configuration globale à 2° de résolution d'autre part pour la version 3.6 du code. Bien que simulés ces fichiers fournissent des conditions de forçage réalistes au regard des produits d'observations climatologiques disponibles.

A la station, la variabilité saisonnière de la température de surface de l'eau de mer (SST) pour les deux configurations est de l'ordre de 4°C (Figure II.3a, version 3.4 du code) et de 3°C (Figure II.3b, version 3.6 du code) suggérant une assez faible influence de la température sur le taux de croissance du phytoplancton.

La pénétration verticale de la radiation solaire disponible pour la photosynthèse (Photosynthetic Available Radiation, PAR) est calculée à partir du flux solaire incident à la surface de l'océan (Figures II.3a, II.3b). La PAR vaut 43% de ce flux sans distinction des différentes gammes de longueur d'onde qui la constituent. La profondeur maximum de la couche euphotique est définie par la profondeur à laquelle 1% de la PAR de surface reste disponible.

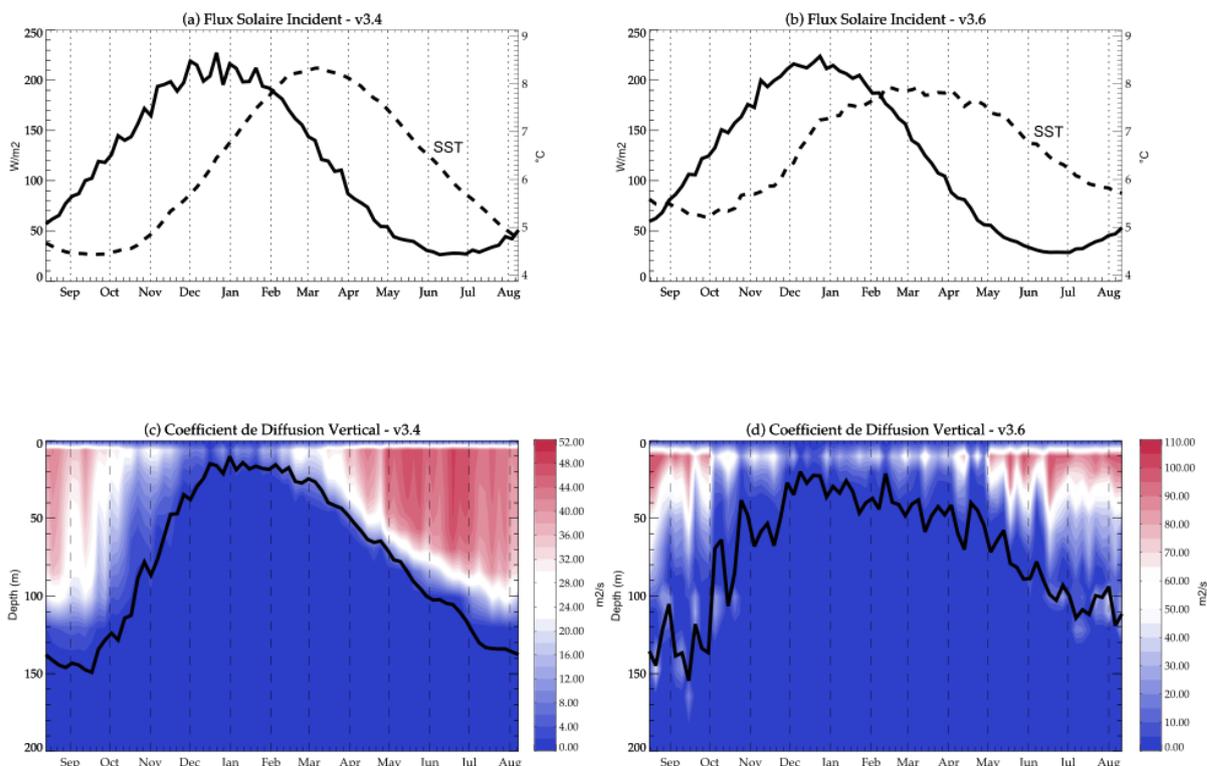


Fig. II.3: profils saisonniers des fichiers de forçage 1D des versions 3.4 et 3.6 du code. (a) et (b), variabilité à 5 jours du flux solaire incident à la surface de l'océan (courbe noire continue) et de la température de surface de l'eau de mer (courbe noire en pointillé). (c) et (d), variabilité à 5 jours du coefficient de diffusion verticale (K_z) associé à la variabilité à 5 jours de la profondeur de la couche de mélange de surface (courbe noire en sur-impression). Au delà de la profondeur maximum la couche de mélange de surface, la valeur de K_z est fixée à une valeur *background* de $10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}$.

Pour la dynamique physique océanique, ne sont considérés que la variabilité de la couche mélangée de surface et son coefficient de diffusion verticale associé (Figures II.3c, II.3d, courbe noire continue). Le coefficient de diffusion verticale, K_z , ne fluctue que dans la couche mélange de surface et reste constant à une valeur dite de *background* fixée à $10^{-5} \text{ m}^2/\text{s}$ traduisant l'approximation d'un écoulement laminaire du bas de la couche de mélange au fond de l'océan. Dans la couche de mélange, la variabilité saisonnière de K_z reflète la contribution des conditions atmosphériques sur cette dernière, plus spécifiquement la tension du vent à la surface de l'océan. L'augmentation de la tension du vent intensifie le mélange des eaux de surface, brise la stratification superficielle et propage le mélange tout au long de la colonne d'eau. Les valeurs élevées de K_z comprises entre 40 et $100 \text{ m}^2/\text{s}$ durant l'automne et l'hiver reflètent le caractère tempétueux de l'océan Austral dans la zone des cinquantièmes hurlants.

II.3.4 Initialisation et rappel aux états initiaux en nutriments

Dans l'approximation 1D réalisée, à l'exception des processus de reminéralisation dans la couche de surface, seuls les processus diffusifs verticaux permettent la remontée des nutriments afin de restaurer leurs concentrations en surface. Or, ces processus sont très lents au regard de l'échelle de temps considérée, la saisonnalité. Leurs vitesses caractéristiques ne permettent pas de retrouver l'état moyen du contenu en nutriments à la surface au cours d'un cycle annuel. De plus, bien que le point d'étude se situe dans la zone de fronts entre les masses d'eau de la zone subantarctique et de la zone du front polaire, la station n'est pas spécifiquement une station 1D, l'advection horizontale des traceurs y est prépondérante. Cet ensemble de processus manquants est partiellement compensé par un rappel aux climatologies des états initiaux des nutriments, de l'oxygène, du DIC et de l'alcalinité. Ce rappel permet d'équilibrer les budgets globaux en sels nutritifs, DIC et alcalinité année après année et de simuler des états saisonniers plus réalistes dans le contexte de notre étude.

Les profils verticaux des concentrations en DIC, alcalinité, NO_3 , PO_4 , Si, O_2 et Fe sont initialisés à partir de deux sources de données. Pour les tests effectués avec la version 3.4 du code, les fichiers d'initialisation sont issus de la même configuration régionale péri-antarctique à 0.5° de résolution (0° - 360°E , 30° - 70°S) que les fichiers de forçage. Un état climatologique a été calculé à partir des dix dernières années du run de la configuration (1995-2004). Pour la version 3.6 du code, l'état initial a été prescrit à partir de climatologies annuelles d'observations à 1° de résolution issues des bases de données GLODAP pour le DIC et l'alcalinité (<http://cdiac.ornl.gov/oceans/glodap/>) et du WOA pour les variables nutritives (<https://www.nodc.noaa.gov/OC5/indprod.html>). Les fichiers d'initialisation ont été ré-interpolés au format de la grille ORCA-R2.

Chaque run est effectué sur une durée de trois ans et seule la dernière année est analysée. Ceci permet d'effectuer une période d'équilibrage entre les différentes variables du cycle du carbone. Dans le jargon de la modélisation, cette période de calcul est appelée *spin-up*. Le rappel aux climatologies est effectué tous les 15 du mois d'août et, ce, sur une durée d'un jour. Ainsi, les runs de chaque expérience démarrent au 15 août, à la fin de l'hiver austral, période de l'année où la contribution colimitante de la lumière et de la profondeur de la couche de mélange contraint le plus significativement la production primaire. L'intensification en automne et en hiver des vents augmente l'approfondissement hivernal de la couche de mélange de surface (Figures II.3c, II.3d) entraînant de la sub-surface vers la surface sels nutritifs, DIC et alcalinité. A la fin de l'hiver, la restauration en nutriments de la couche de surface est maximale. Cet état pré-conditionne l'initiation des efflorescences dans la zone euphotique lors de l'augmentation de la durée du jour corrélée à la stratification de la couche de surface lors du réchauffement de ses eaux (Lévy, 2015; Llorc *et al.*, 2015). Cette période a été choisie à dessein dans le cadre de notre protocole expérimental. Elle correspond à la période de l'année où la biomasse de phytoplancton est la plus faible et contribue donc moins aux échanges air-mer de CO_2 .



ORCA R2 : mesh indexation

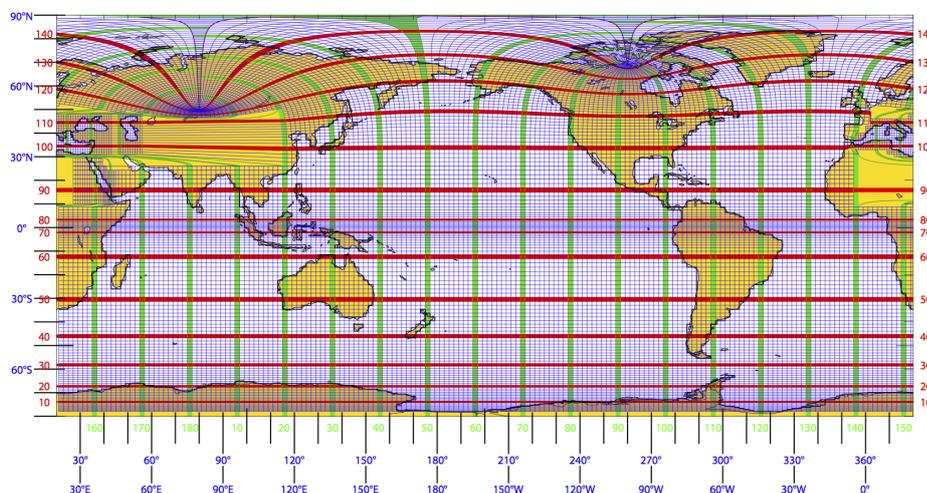


Fig. II.4: projection Mercator de la grille tripolaire et de structure curviligne orthogonale ORCA-R2 du modèle NEMO (<http://www.nemo-ocean.eu/>).

II.4 La configuration 3D : circulation océanique du système Terre

II.4.1 Mise en place de la configuration

Les simulations de la circulation océanique du système Terre ont été réalisées avec le même modèle hydrodynamique et biogéochimique NEMO. Aux codes de la dynamique océanique OPA (Océan PARallélisé, Madec (2008)) et de la biogéochimie marine PISCES (Aumont et Bopp, 2006) est couplé le modèle dynamique et thermodynamique de glace de mer LIM2 (Louvain-la-Neuve Ice Model, Timmermann *et al.* (2005)). Les variables prognostiques de ce modèle sont la température, l'épaisseur, la fraction et la vitesse horizontale de la glace de mer ainsi que la température et l'épaisseur de la neige. Il fournit une simulation bidimensionnelle de l'évolution de la glace de mer. Les expériences de la configuration 3D ont été effectuées avec une grille ORCA-R2 à 2° de résolution. Cette grille a la particularité d'être tripolaire et présente une structure curviligne orthogonale (Figure II.4). Ce maillage global adopte une projection Mercator avec un raffinement de la grille aux hautes latitudes selon la formule $2^\circ \times 2^\circ \cdot \cos(\text{latitude})$. Un raffinement latitudinal jusqu'à 0.5° de résolution à l'équateur dans la zone inter-tropicale est aussi appliqué. Comme pour la configuration 1D, la dimension verticale est discrétisée sur 31 niveaux avec un maillage décroissant de la surface vers le fond. Le même schéma de coordonnées z à pas partiel est utilisé. Le pas partiel optimise la résolution grossière des limites continentales inhérente à l'approximation réalisée par ce type de schéma vertical.

Le mélange latéral le long des surfaces des isopycnes, les surfaces de même densité, pour les différents traceurs physiques et biogéochimiques ainsi que pour la quantité de mouvement est calculé selon la formulation de Lengaigne *et al.* (2003). D'autre part, les instabilités baroclines, générées lorsque les lignes d'égale pression traversent les lignes d'égale densité, provoquent une activité tour-

billonnaire fortement énergétique au sein de la colonne d'eau. Ces tourbillons permettent de relaxer sous forme d'énergie cinétique l'énergie potentielle accumulée par le raidissement des pentes des isopycnes. Les dimensions caractéristiques de ces tourbillons dits de méso-échelle varient temporellement de quelques semaines à quelques mois et de 10 à 100 km spatialement. Cette échelle d'activité dynamique contribue significativement à l'apport de nutriments dans les eaux de surface et à la variabilité de la production primaire (McGillicuddy *et al.*, 1998; Lévy *et al.*, 2012; Levy et Martin, 2013; Mahadevan, 2016; McGillicuddy, 2016). La résolution de la configuration ne permet pas de résoudre explicitement les tourbillons de méso-échelle. La paramétrisation de ces instabilités dans le modèle suit celle proposée par Gent et Mc Williams (1990) au nord et au sud de 10°N et de 10°S, respectivement. Le mélange vertical est paramétré en suivant le schéma de l'énergie cinétique turbulente (TKE scheme, Gaspar *et al.* (1990)) modifié par Madec (2008).

II.4.2 Fichiers de forçages dynamique et d'initialisation biogéochimique

L'état dynamique de l'océan est fourni au moyen de fichiers de forçage issus du modèle NEMO et prescrit *offline* au modèle PISCES selon le protocole décrit dans Aumont *et al.* (2015), et ce, à un pas de temps de 5 jours. Les concentrations initiales en nutriments (phosphate, nitrate, silice, oxygène) sont issues de climatologies mensuelles de données d'observations du World Ocean Atlas (WOA 2009, <http://www.nodc.noaa.gov/OC5/indprod.html>), le DIC et l'alcalinité de climatologies annuelles d'observations GLODAP (<http://cdiac.ornl.gov/oceans/glodap/>). Les données d'observations pour les concentrations en fer ne permettent pas de fournir un état initial annuel pour l'ensemble du globe. Une climatologie issue d'une configuration ORCA-R2 de PISCES est utilisée à dessein. Dans un premier temps, les expériences sont réalisées en condition de concentration de CO₂ atmosphérique qui prévalait avant le développement industriel et fixée à 280 ppm. Une deuxième phase, initialisée à partir du dernier état biogéochimique pré-industriel, est réalisée en condition de concentration de CO₂ atmosphérique anthropogénique suivant un accroissement exponentiel de ses valeurs de l'année 1860 (280 ppm) jusqu'à l'année 2010 (376 ppm).

II.4.3 Paramétrisations caractéristiques de la physiologie algale dans l'océan Austral

Le code PISCES a été initialement développé pour l'océan global. Afin de l'adapter aux spécificités de l'océan Austral, j'ai été amené, au cours de ce stage, à développer, modifier et adapter certaines paramétrisations de la physiologie des espèces de phytoplancton rencontrées dans l'océan Austral.

Deux études en laboratoire ont rapporté une singularité d'adaptation physiologique pour différentes espèces de diatomées de l'océan Austral aux conditions de limitation en fer et à la lumière (Strzepak *et al.*, 2011, 2012). Pour prendre en compte cette faculté d'adaptation physiologique, j'ai développé une paramétrisation spécifique de la physiologie des diatomées aux conditions de limitation de l'océan Austral et je l'ai implémentée dans la version 3.6 de PISCES. Ces modifications du code diffèrent de la version standard du code fournie par la plateforme NEMO (<http://www.nemo-ocean.eu/>) et définissent la version test ajustée aux spécificités du contexte de recherche de l'étude.

Dans cette paramétrisation, la valeur de $\theta_{\min}^{\text{Fe},D}$ (D pour diatomées) de l'équation II.2.17 (paragraphe II.2.4) a été fixée à une valeur minimum de 2 $\mu\text{molFe}/\text{molC}$ au sud de 45°S, valeur minimum estimée pour plusieurs espèces de diatomées de l'océan Austral (Sarthou *et al.*, 2005; Strzepek *et al.*, 2011, 2012). Une zone de transition a été définie entre 30°S et 45°S où une interpolation linéaire a été appliquée entre la valeur de $\theta_{\min}^{\text{Fe},D}$ calculée par le modèle (équation II.2.18) suivant la formulation proposée par Flynn et Hipkin (1999) et la valeur minimum fixée. Au nord de 30°S, la paramétrisation de la version standard du code du quota minimum des diatomées développée par Flynn et Hipkin (1999) a été conservée.

Par ailleurs, dans les tests présentés par la suite, la paramétrisation du terme de pénalisation du mélange profond hivernal sur le taux de croissance (équation II.2.19) a été ajustée afin d'augmenter la contribution de ce terme pour les deux groupes de phytoplancton lorsque la profondeur de la couche de mélange de surface est plus profonde que la profondeur maximum de la zone euphotique. Le coefficient de diffusion verticale de cette équation fixé à une valeur de 1 m^2/s dans la paramétrisation standard du code après plusieurs tests a été conservée à sa valeur initiale. La constante de temps au-delà de laquelle cette pénalisation affecte le taux de croissance du phytoplancton, T_{dark}^P , a été diminuée de 2 à 1 jour pour le nanophytoplancton et de 4 à 1 jour pour les diatomées pour la version standard comme pour la version test.

La formulation du taux de croissance du phytoplancton suit la formulation de Geider *et al.* (1998). Toutefois, la version standard du code de PISCES ne tient pas compte de la variabilité du rapport C/Chl des espèces de phytoplancton en fonction de la température. Or, dans la nature, on observe une grande variabilité du rapport C/Chl qui traduit un comportement dépendant de la température des réactions biochimiques de la physiologie algale (Geider, 1987). Ainsi, des valeurs élevées de ce rapport sont observées dans les eaux froides et des valeurs faibles dans les eaux chaudes. Geider (1987) rapporte dans une étude de laboratoire que dans les conditions d'un flux de densité constant de photons de 50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, la gamme de variabilité du rapport C/Chl peut varier de 10 à 130 gC/gChl entre 30°C et 0°C. Ces résultats ont été obtenus dans des conditions de cultures nutritives non limitantes pour 8 espèces de diatomées, 2 algues vertes, 1 euglénoïde et 2 cyanobactéries. Pour les diatomées ce rapport peut varier de 10 à 200 gC/gChl selon les conditions de niveau de lumière, de température et de disponibilité en nutriments (Terry *et al.*, 1983; Geider *et al.*, 1986). Pour prendre en compte cet effet, la dépendance à la température de ce rapport a été implémentée dans la formulation du taux de croissance des deux groupes fonctionnels de phytoplancton suivant la formulation de Geider (1987) :

$$C/Chl = (a - b.T) \quad (\text{II.4.1})$$

avec $a = 43.4$, $b=1.14$ et T , la température exprimée en °C.

II.5 Les observations

Par rapport aux autres bassins océaniques, l'océan Austral ne bénéficie que d'une faible couverture spatio-temporelle des données d'observation *in situ* avec des biais saisonniers importants où seules les saisons printanières et estivales sont régulièrement documentées. A la différence des océans Atlantique et Pacifique, aucun navire marchand équipé d'instruments de mesures fréquente ces eaux hostiles. Seules les expéditions océanographiques permettent la collecte de données d'ob-

servations et sont bien loin de pouvoir couvrir l'ensemble de l'océan Austral. L'extension de la couverture de glace de mer hivernale contraint les observations et toute approche de la banquise est souvent exclue pour réaliser des observations des conditions hydrologiques et biogéochimiques sous cette dernière. Toutefois, des techniques nouvelles telles l'équipement des éléphants de mer de Kerguelen avec des capteurs de température, de salinité et de fluorescence de l'eau (Guinet *et al.*, 2013) fournissent de précieuses données lagrangiennes. Il en est de même avec les données issues des flotteurs Argo qui sont désormais équipés de capteurs de chlorophylle et de nitrate. Ces données ne couvrent cependant pas tous les champs des variables nécessaires à la compréhension des différents processus physiques et biogéochimiques qui règnent dans cet océan tourmenté par les conditions météorologiques extrêmes qui le contraignent.

II.5.1 Les données d'observations de $p\text{CO}_2$

Les données de $p\text{CO}_2$ de surface de l'eau de mer sont régulièrement collectées depuis la fin des années 1960 dans la plupart des océans du globe. Pour les rendre exploitables des efforts de regroupement, de vérification, de contrôle de qualité et d'interpolation ont été opérés par la communauté scientifique. La première base de données des flux air-mer de CO_2 a été réalisée par le Lamont-Doherty Earth Observatory sous la direction de Taro Takahashi (Global Surface $p\text{CO}_2$ LDEO Database V2014, http://cdiac.ornl.gov/oceans/LDEO_Underway_Database/). Une climatologie mensuelle centrée sur l'année 2000 à une résolution de $4^\circ \times 5^\circ$ (Takahashi *et al.*, 1997, 2002, 2009) est mise à disposition de la communauté par l'intermédiaire du Carbon Dioxide Information Analysis Center (CDIAC, <http://cdiac.ornl.gov/oceans>). C'est un ensemble composé de plus 5,2 millions de mesures de $p\text{CO}_2$ regroupant toutes les mesures océaniques hauturières et des zones côtières de 1957 à 2010 (Figure II.5) qui est constitué et actualisé chaque année depuis 2006. Le schéma d'interpolation utilise les valeurs de SST concomitantes à chaque valeur de $p\text{CO}_2$ comme paramètre d'interpolation. Les valeurs de SST sont ensuite comparées à la climatologie de température de l'eau de mer du NOAA Objective Interpolation data (Shea *et al.*, 1992) afin de valider ce schéma. Le jeu de données utilisé est celui de la mise à jour de 2010.

Une autre base internationale de données à plus haute résolution est fournie par le projet Surface Océan CO_2 Atlas (SOCAT version 2.0, Bakker *et al.* (2013), <http://www.socat.info/>). Elle regroupe plus de 10 millions de mesures de fugacité de CO_2 ($f\text{CO}_2$) sur la période 1968-2011. Une climatologie mensuelle globale de la $p\text{CO}_2$ a été construite (Figure II.6) à partir des données SOCAT sur la période 1998-2011 à une résolution de $1^\circ \times 1^\circ$ à l'exception de l'océan Arctique et de quelques mers marginales. Les données ont été interpolées en temps et en espace à partir d'une approche de réseau neuronal pour reconstruire les champs à l'échelle des bassins (Landschützer *et al.* (2014), http://cdiac.ornl.gov/oceans/SPCO2_1982_2011_ETH_SOM_FFN.html). Ces 2 bases de données regroupent, notamment, les observations des différentes missions OISO (Ocean Indien Service d'Observation) et KEOPS (KErguelen : compared study of the Ocean and the Plateau in Surface water) ainsi que celles des bouées dérivantes CARIOCA (CARbone Interface OCéan Atmosphère). Cet effort de production et de normalisation pour la communauté scientifique de données cohérentes

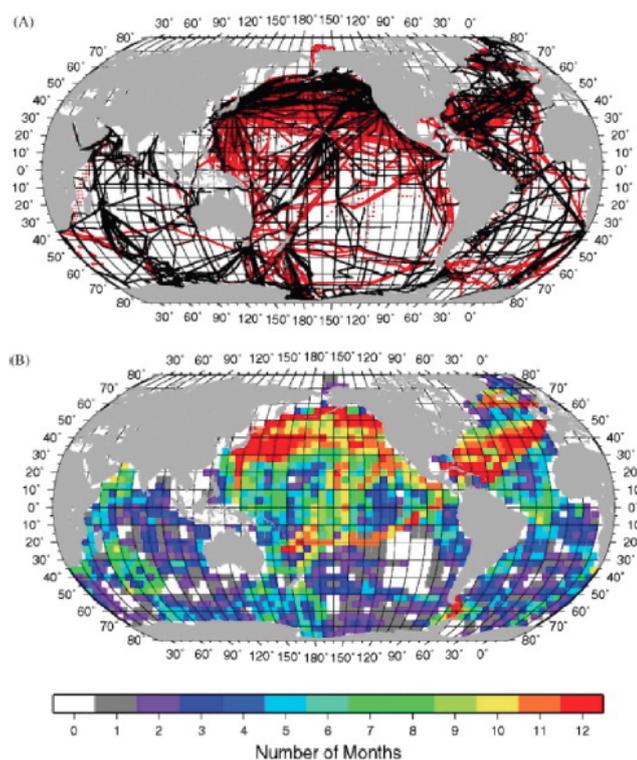


Fig. II.5: localisation des observations de $p\text{CO}_2$ océaniques basées sur 5.2 millions d'observations collectées depuis 1970 (Takahashi *et al.*, 2009). Les lignes noires indiquent les parcours des mesures utilisées dans Takahashi *et al.* (2002), les lignes rouges sont les données rajoutées dans Takahashi *et al.* (2009). (B) Nombre de mois de l'année pour lesquels les observations existent pour chaque maille de $4^\circ \times 5^\circ$, Takahashi *et al.* (2009).

est très important, l'océan Austral étant une région océanique sous échantillonnée du point de vue du carbone ainsi que des autres traceurs. C'est à partir de ces ensembles de données que nous pouvons valider les modèles couplés climat-carbone. Les deux produits climatologiques seront utilisés alternativement par la suite.

Il est à noter que dans ce contexte de données d'observation lacunaires, un projet récent coordonné par l'université de Princeton aux États-Unis a été lancé en septembre 2014. Le projet Southern Ocean Carbon and Climate Observations and Modeling (SOCCOM) a pour but d'accroître la compréhension du rôle de l'océan Austral et de sa biogéochimie marine dans le contexte du changement climatique. Une flotte d'environ 200 flotteurs équipés de capteurs de température, de salinité, de pH, de nitrate et d'oxygène va être déployée tout au long de ce projet. Celui-ci offrira l'opportunité d'une meilleure couverture continue et spatiotemporelle des données de $p\text{CO}_2$, et ainsi combler les biais observationnels, en particulier hivernaux, ainsi que les nombreuses zones non documentées par les différents programmes océanographiques. Les données de pH à partir desquelles sont déduites les valeurs de $p\text{CO}_2$ commencent à être disponibles (<http://socom.princeton.edu/>).

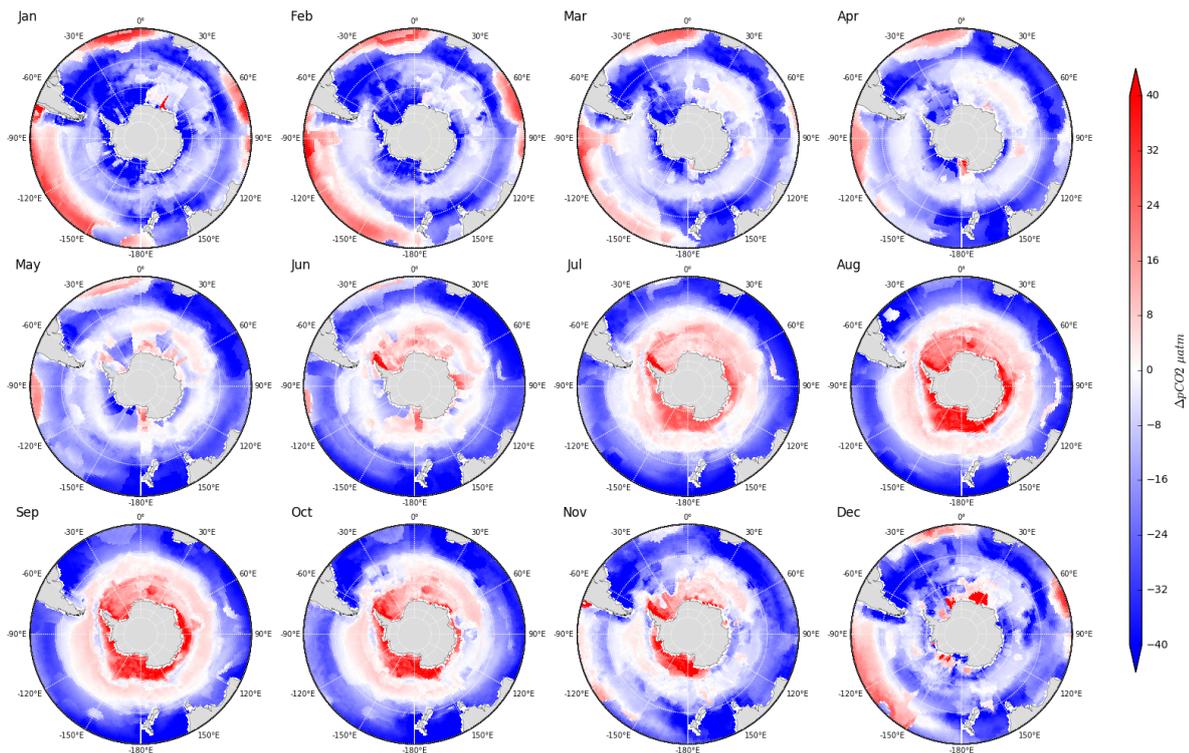


Fig. II.6: distribution climatologique mensuelle centrée sur l'année 2007 de la différence de pression partielle de CO₂ entre l'océan et l'atmosphère ($\Delta p\text{CO}_2$) dans l'océan Austral au sud de 30°S calculée à partir de la climatologie mensuelle de la $p\text{CO}_2$ de [Landschützer et al. \(2014\)](#) pour la période 1998-2011.

II.5.2 Les données satellitaires de chlorophylle de surface

La couleur de l'océan dans le domaine du visible (400-800 nm) varie en fonction de la concentration de la chlorophylle et des pigments présents dans l'eau. Plus il y a de phytoplancton, plus il y a de pigments, plus l'eau est verte. La concentration de surface du phytoplancton peut alors être estimée à partir d'observations satellites et de la quantification de la couleur de l'eau de mer. Les capteurs embarqués dans les satellites utilisent les propriétés bio-optiques de la couleur de l'eau. A partir de ces images sont déterminées les concentrations de chlorophylle-a de surface au moyen d'algorithmes de conversion. Les capteurs embarqués offrent une résolution spatiale de 250m à 1 km et fournissent, tous les 2 jours, une couverture quasi complète des terres et des océans lorsque le manteau nuageux le permet. La fréquence élevée de couverture de ces satellites offre une vision quasi synoptique des efflorescences de surface et permet de détecter les changements saisonniers de la biomasse du phytoplancton à grande échelle (Figure II.7). Deux climatologies mensuelles ont été construites à partir des données de la couleur de l'océan des instruments Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/SeaWiFS/>) et Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer Aqua (MODIS-Aqua, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cms/data/aqua>). La première climatologie couvre la période 1997-2010 et la deuxième la période 2002-2011. Ces climatologies proviennent de données moyennées sur 8 jours et projetées sur une grille régulière de 9 km, traitement effectué par le Goddard Space Flight Center. Les comparaisons entre observations

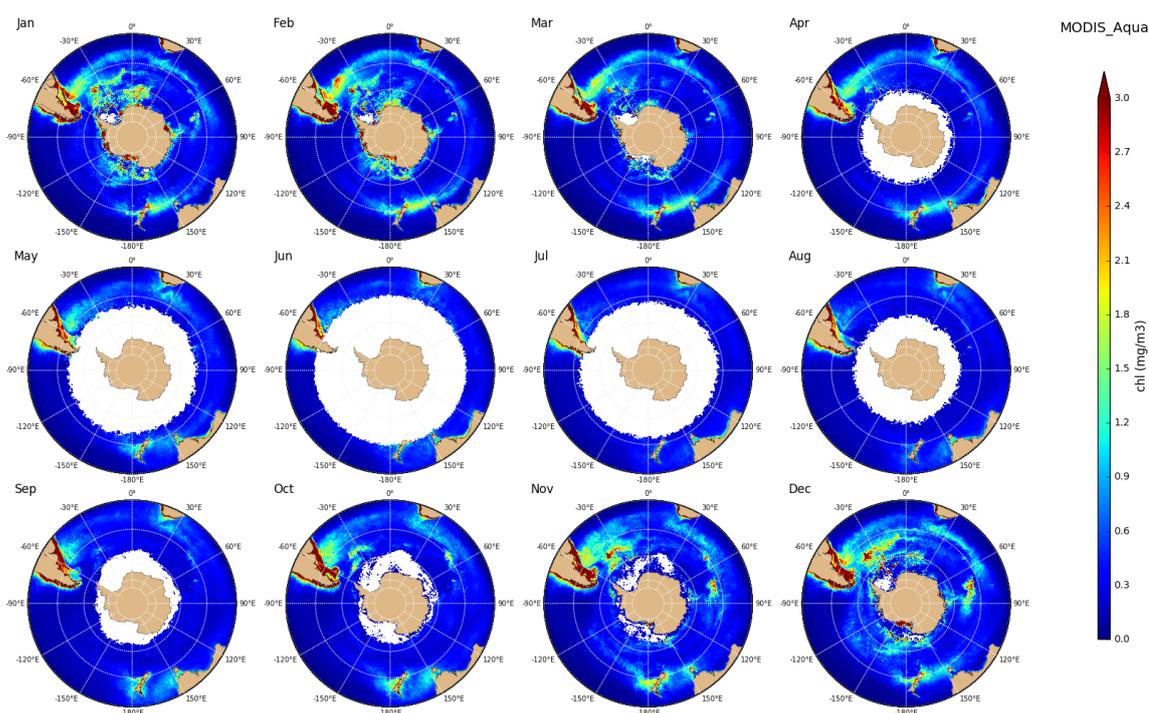


Fig. II.7: distribution climatologique mensuelle de la concentration de chlorophylle de surface dans l'océan Austral au sud de 30°S calculée à partir des données satellites MODIS-Aqua couvrant la période 2002-2011.

in situ et données satellitaires ont pointé un biais important dans l'évaluation des concentrations de chlorophylle-a de surface pour l'océan Austral avec une sous estimation systématique d'un facteur 2 à 3 (Guinet *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2013). Une amélioration des estimations issues de l'algorithme standard des capteurs a été développé avec la mise au point de nouveaux algorithmes spécifiques à chaque capteur (Johnson *et al.* (2013), <http://imos.org.au>). Ce sont ces produits corrigés qui sont utilisés pour l'estimation satellitaire des concentrations de chlorophylle de surface.

Bien que partiellement lacunaire, cet ensemble de données d'observations va fournir le socle sur lequel reposeront les différentes expériences réalisées au moyen du modèle de circulation et de biogéochimie marine de l'IPSL. Ces biais spatiotemporels pointent l'intérêt des outils de modélisation pour comprendre et apporter des réponses aux processus qui contribuent, entre autres, à la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ dans ce secteur océanique et tenter de combler les zones d'ombres observationnelles.

Modèle 1D : résultats

Dans la configuration 1D, le cycle saisonnier des processus biologiques est exclusivement piloté par les contributions de la variabilité verticale des termes de lumière, température et de la disponibilité en nutriments. L'objectif des tests présentés dans ce chapitre est de comprendre la contribution des facteurs significatifs à la variabilité de la pompe biologique afin de simuler, avec une bonne concordance, le cycle saisonnier de la chlorophylle de surface observée dans la région du plateau de Kerguelen et de corrélérer cette pompe biologique au puits de carbone au travers des échanges de CO_2 à l'interface océan-atmosphère. Différentes expériences et tests de sensibilité réalistes ou non ont été effectués avec pour perspective l'établissement d'un premier rapport, non exhaustif, sur les pistes potentielles d'exploration et de compréhension de la contribution simulée de la biologie à la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$.

III.1 Description de l'état moyen des termes de limitation à la station de la version standard de NEMO-PISCES

Dans le modèle PISCES, les fichiers de sorties fournissent les champs diagnostiques des termes de limitation sur le taux de croissance du phytoplancton. Ceux-ci sont catégorisés, distinctement pour les deux classes de phytoplancton, comme suit : le terme de limitation par la lumière, le terme de limitation par les nutriments regroupant la limitation en nitrate, phosphate, fer et silice, ce dernier uniquement pour les diatomées suivant la formulation de limitation de l'équation (II.2.11) et le terme de limitation par le fer. Les valeurs de ces termes de limitation varient de 0 à 1, 0 indiquant une limitation totale et 1 une absence totale de limitation. Ces trois termes de limitation pour les deux classes de phytoplancton sont analysés pour la version standard du code c'est-à-dire non modifiée dans le cadre de l'étude. Ici, je présente un bilan des termes de limitation (Figure III.1) issu d'un test réalisé avec une concentration de surface initiale en fer fixée à 0.22 nmol/l, soit une concentration de surface en fer deux fois supérieure à celle observée sur le plateau de Kerguelen durant la saison d'efflorescence (Blain *et al.*, 2007, 2008). Le manque de données hivernales ne permet pas de confirmer si cette concentration correspond à une concentration hivernale réaliste.

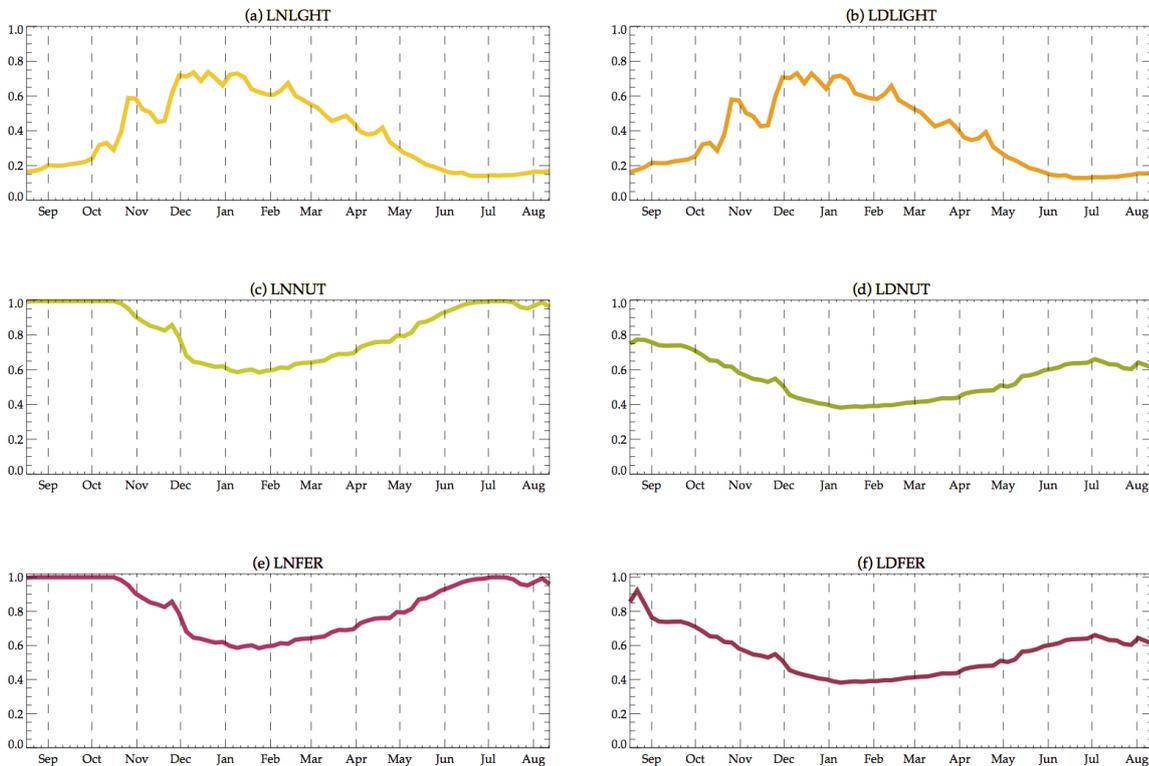


Fig. III.1: profils saisonniers des termes de limitation de surface pour les deux groupes fonctionnels de phytoplancton dans le cas de la version standard du code PISCES. (a) LNLIGHT limitation par la lumière pour le nanophytoplancton, (b) LDLIGHT limitation par la lumière pour les diatomées, (c) LNNUT limitation par l'ensemble des nutriments pour le nanophytoplancton, (d) LDNUT limitation par l'ensemble des nutriments pour les diatomées, (e) LNFER limitation par le fer pour le nanophytoplancton, (f) LDFER limitation par le fer pour les diatomées.

A la station choisie comme dans toute la région du plateau de Kerguelen, la production primaire est fortement limitée par la lumière dès le début de l'automne et durant toute la saison hivernale pour les deux groupes fonctionnels de phytoplancton (Figures III.1a et III.1b). Cette limitation n'est toutefois pas complètement levée lors de la saison estivale et reste ainsi contributive à différents degrés tout au long l'année. Elle est identique pour les deux groupes de phytoplancton. Les profils saisonniers de limitation en nutriments du nano-phytoplancton et des diatomées sont identiques à leurs profils saisonniers respectifs de limitation par le fer indiquant une limitation exclusive par le fer pour les deux classes de phytoplancton (Figures III.1c, III.1d, III.1e, III.1f). Cependant, cette limitation est plus élevée pour les diatomées que pour le nano-phytoplancton (Figures III.1e, III.1f). Pour les diatomées, le fer est, à différents degrés, limitant tout au long de l'année contrairement au nano-phytoplancton, où cette limitation n'est plus effective du début de l'hiver austral, en juin, au début de la période d'efflorescence jusqu'à la fin du mois d'octobre,. Ces résultats désignent le fer et la lumière comme les facteurs limitants de la production primaire dans la zone d'étude, un résultat

attendu au vu des observations disponibles dans cette région (Blain *et al.*, 2007; Lo Monaco *et al.*, 2014) et confortant la capacité du modèle à représenter la dynamique biogéochimique de ce secteur océanique. Toutefois, l'étude de Lo Monaco *et al.* (2014) cite aussi la silice comme nutriment limitant dans cette zone en particulier pour les plus petites espèces de diatomées.

III.2 Étude de processus

III.2.1 Test de sensibilité à la formulation du taux de croissance du phytoplancton

PISCES offre la possibilité de choisir entre deux paramétrisations différentes de la formulation du taux de croissance du phytoplancton, NEWPROD et OLDPROD, explicitées dans les équations II.2.9 et II.2.10 (paragraphe II.2.4), respectivement. Ces deux paramétrisations sont comparées à partir du même état initial avec une concentration en fer de 0.5 nmol/l afin d'évaluer l'impact de ces deux formulations sur la variabilité saisonnière de la concentration totale de la chlorophylle de surface (diatomées + nanophytoplancton) et de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO₂. Les concentrations de chlorophylle de surface sont comparées aux données de mesures de la couleur de l'eau issues des satellites Seawifs et MODIS-Aqua (Figure III.2a). D'autre part, la différence de pression partielle de CO₂ entre l'océan et l'atmosphère des deux formulations sont comparées aux données d'observations LDEO2000 et SOCAT (Figure III.2b). Avec les mêmes conditions initiales, la formulation NEWPROD ne simule pas d'efflorescence de printemps et décrit une variabilité du cycle saisonnier de la chlorophylle de surface d'amplitude très faible variant de 0.1 à 0.2 mg/m³. Le test avec la formulation OLDPROD simule une efflorescence importante avec un pic de concentration de la chlorophylle de surface début novembre à 1.5 mg/m³, dans la gamme des observations satellites Seawifs et plus faible de 0.5 mg/m³ que les observations issues des données de Modis-Aqua. Cette efflorescence contribue à diminuer la $p\text{CO}_2$ de surface d'environ 15 μatm alors que cette contribution n'est que de 5 μatm pour le test NEWPROD (Figure III.2b). Toutefois, le test OLDPROD ne permet pas de simuler une efflorescence de plus d'un mois alors que les données satellites décrivent une efflorescence d'une durée d'au moins deux mois avec un pic en décembre plutôt qu'en novembre et un deuxième pic en février pour les données Seawifs. La production primaire n'est pas assez intense pour activer la pompe biologique que décrivent les données d'observations SOCAT et LDEO2000 et que l'on peut clairement corrélérer aux données satellites.

La formulation du taux de croissance NEWPROD semble corrélérer les termes de limitations lumière-nutriments selon un comportement exclusif lorsque les conditions de limitation sont importantes avec une transition d'une limitation forte vers une limitation unique. Ce comportement se traduit par une limitation par les nutriments moins importante pour le test NEWPROD que pour le test OLDPROD pour les deux groupes de phytoplancton et pourtant associé à une bien plus faible production primaire. Ce comportement ne se retrouve pas dans le cas de la formulation OLDPROD où les termes de limitation semblent décrire une compensation partielle entre les deux termes de limitation, avec une transition plus graduelle d'une limitation vers une autre. Cette compensation partielle est effective par l'introduction du terme de limitation par les nutriments dans le calcul du paramètre photosynthétique qui traduit l'adaptation photosynthétique du phytoplancton aux conditions d'irradiance (Geider *et al.*, 1996). D'autre part, dans la formulation NEWPROD, le terme de limitation par les nutriments dans le calcul du paramètre d'adaptation photosynthétique est remplacé par le terme

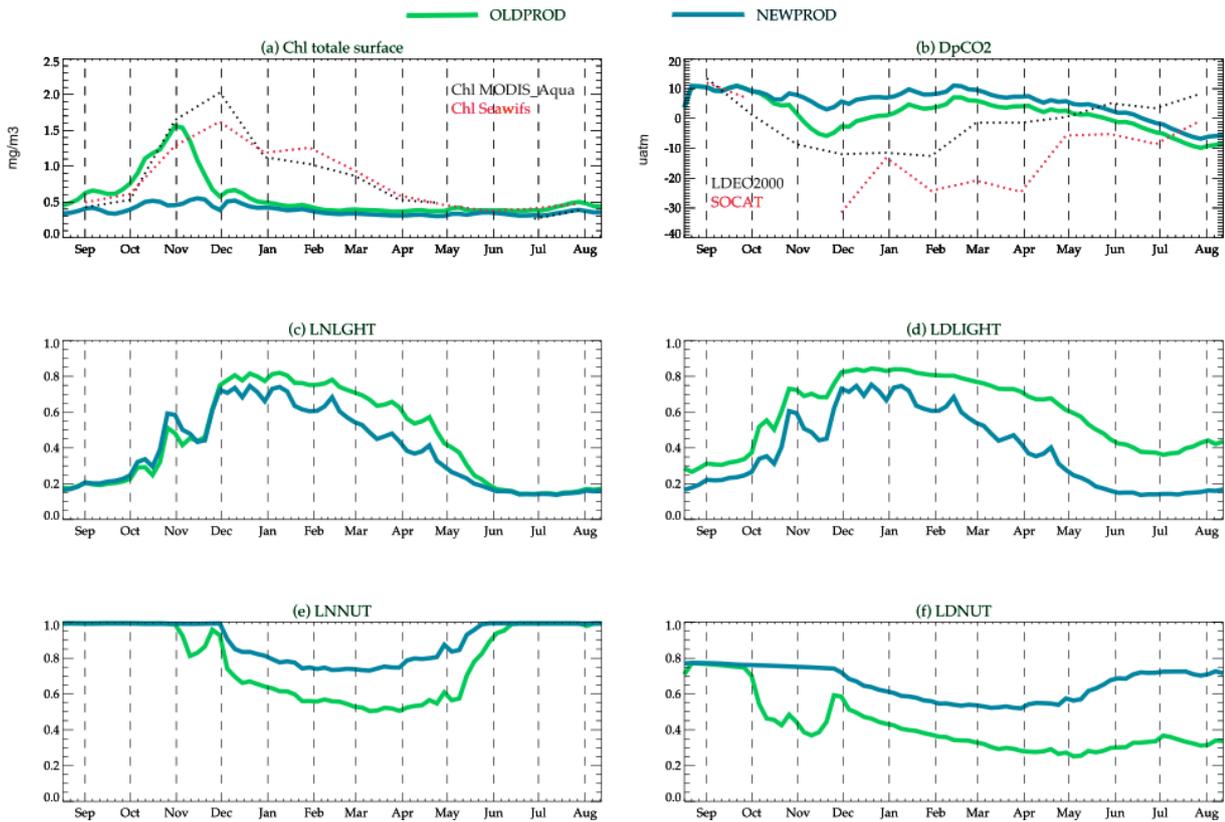


Fig. III.2: (a) concentration de chlorophylle totale de surface, (b) différence de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 (DpCO_2), (c, d, e, f) termes de limitation de la lumière et des nutriments pour les nano-phytoplanctons et les diatomées calculées à partir des deux formulations du taux de croissance du phytoplancton, OLDPROD (vert), et NEWPROD (bleu), nano-phytoplancton colonne de gauche, diatomées colonne de droite. En pointillé, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des images MODIS-Aqua (noir) et Seawifs (rouge), et (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 des données d'observations LDECO2000 (noir) et SOCAT (rouge) centrées sur l'année 2000.

($\mu_{\text{ref}} + b_{\text{resp}}$), de valeur constante et peut être inadapté à la dynamique biogéochimique que nous souhaitons représenter alors que dans la paramétrisation OLDPROD ce terme est variable et fonction de la température selon la formulation $\mu_P L_{\text{lim}}^P = \mu_{\text{max}}^0 f_P(T) L_{\text{lim}}^P$. Dans le cadre de l'étude, le taux de croissance du phytoplancton adopté par la suite est celui proposé par la formulation OLDPROD (II.2.10, paragraphe II.2.4).

III.2.2 Tests de sensibilité à la disponibilité en fer

Pour évaluer la sensibilité du modèle à la disponibilité en fer, 3 expériences à différentes concentrations ont été réalisées. Ces expériences ne présentent pas un caractère nécessairement réaliste des conditions de concentrations en fer à la station, mais ont pour objectif de créer un cadre expérimental susceptible de représenter une gamme de concentrations en fer suffisamment étendue pour illustrer le comportement biogéochimique contrasté de différentes provinces allant des régions hauturières fortement limitées par le fer et celles naturellement fertilisées par le fer. Il s'agit donc d'évaluer la

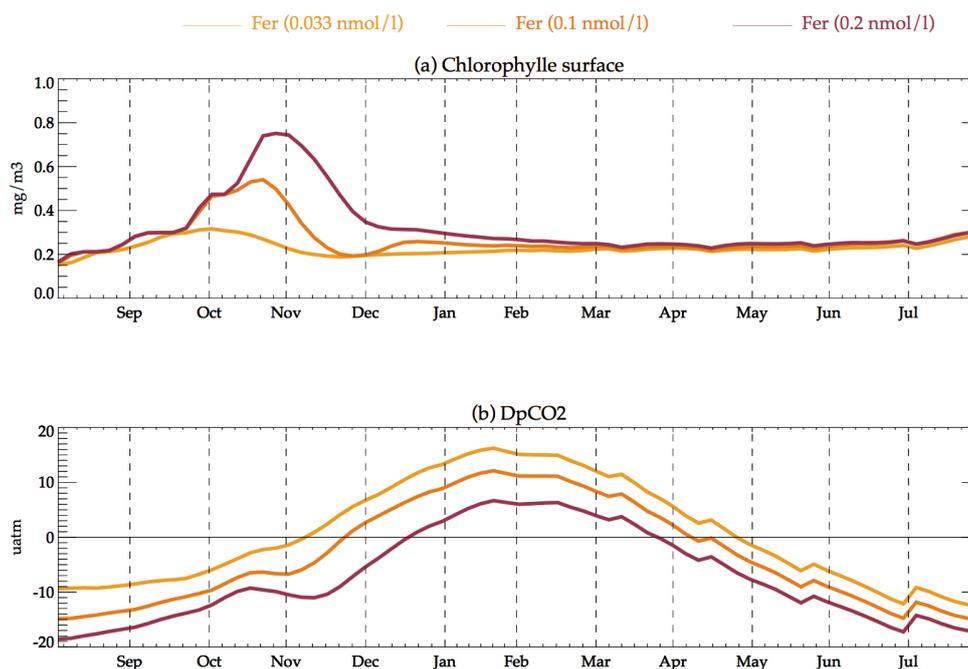


Fig. III.3: (a) cycles saisonniers de la chlorophylle de surface et, (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 (DpCO_2), simulés à partir de trois concentrations de surface initiales en fer (0.033 nmol/l (jaune), 0.1 nmol/l (orange), 0.2 nmol/l (rouge)) dans le cadre de tests de sensibilité à la limitation par le fer.

sensibilité de la production primaire simulée par le modèle à cette gamme de disponibilité en fer et d'évaluer sa contribution au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ de surface. Une première expérience est effectuée avec une faible concentration en fer à la surface, très limitante, avec une valeur initiale fixée à 0.033 nmol/l . Un deuxième test moins limitant est réalisé avec une concentration initiale de 0.1 nmol/l et, enfin, un troisième test avec une valeur initiale de 0.2 nmol/l à la surface (Figure III.3).

Dans la première expérience, la disponibilité en fer limite très fortement le taux de croissance du phytoplancton et décrit une très faible variabilité de la concentration de la chlorophylle de surface de l'ordre de 0.1 mg/m^3 , conditions qui pourraient être représentatives d'une région hauturière fortement limitée de l'océan Austral. Dans l'expérience 2, la concentration de la chlorophylle de surface est presque doublée et atteint une valeur maximale de 0.55 mg/m^3 au début du mois de novembre. Un pic d'efflorescence est simulé mais la contribution à la variabilité de la $p\text{CO}_2$ est pratiquement nulle infléchissant très faiblement l'évolution de ses valeurs entre octobre et novembre. Dans la troisième expérience, la production primaire est plus importante, avec une efflorescence plus intense et plus longue, une légère inflexion de l'ordre de 3 μatm est observée sur la $p\text{CO}_2$ entre le mois d'octobre et le mois de novembre mais ne représente pas une pompe biologique significative pour la variabilité de la $p\text{CO}_2$. Pour être contributif à la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$, le cycle saisonnier de la chlorophylle doit avoir une amplitude saisonnière plus importante et contrastée entre la saison de productivité et les périodes de fortes limitations. Toutefois, cette gamme de variabilité ne permet pas

d'observer une plage de variations de la chlorophylle de surface telle celle décrite sur le plateau de Kerguelen et ses eaux environnantes (Lo Monaco *et al.*, 2014) ou observée dans d'autres secteurs de production de l'océan Austral (Thomalla *et al.*, 2011). Les concentrations de la chlorophylle de surface de l'expérience 3 bien qu'en deçà des concentrations observées à la station choisie pour nos expériences, offrent un premier aperçu de la sensibilité du modèle à la contribution de la pompe biologique aux échanges air-mer de CO₂.

III.2.3 Test de sensibilité à la limitation de l'export de carbone organique particulaire

Faisant suite aux résultats des tests de sensibilité à la disponibilité en fer, il a été choisi de fixer la concentration initiale de surface en fer à une valeur de 2.6 nmol/l afin de s'affranchir significativement de son caractère limitant. Cette valeur est supérieure d'un facteur 10 par rapport à la gamme de concentration en fer observée au-dessus et autour du plateau de Kerguelen durant la période estivale (Blain *et al.*, 2008). Les valeurs des données climatologiques d'initialisation du DIC tout au long de la colonne d'eau ont été augmentées afin d'ajuster la valeur de la $\Delta p\text{CO}_2$ de surface aux valeurs climatologiques du mois d'août fournies par les observations et comprises entre +10 et +15 μatm . Le taux de croissance maximum du phytoplancton est celui fixé par défaut dans le modèle soit 0.6/jour. Cet ajustement des valeurs de l'état initial du modèle de biogéochimie permet de simuler une efflorescence de phytoplancton importante en intensité et en temps avec un maximum de la concentration de la chlorophylle de surface 2 fois supérieur aux valeurs observées décrit par l'expérience nolim (Figure III.4a). L'impact sur la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ est très contributif et permet de diminuer au mois de décembre les valeurs de la $p\text{CO}_2$ hivernale de 80 μatm (Figure III.4b).

Dans la continuité de cet ajustement, une série de tests a été réalisée en limitant l'export de carbone organique particulaire (POC) à différentes profondeurs, 80 m, 100 m, 120 m et 140 m, afin de quantifier sa contribution à la variabilité de la $p\text{CO}_2$ en automne et en hiver. Le but est d'évaluer la capacité de cette limitation à compenser la pompe de solubilité pilotée par la baisse des températures de l'eau de mer (Figure III.4b). Sur les 4 profondeurs de limitation de l'export de POC testées, seule la limitation de l'export en dessous de 80 m permet de simuler un retour approchant la valeur initiale de la $\Delta p\text{CO}_2$ du mois d'août (Figure III.4b). La limitation de l'export de POC à des profondeurs inférieures à la profondeur maximale de la couche de mélange diminue les concentrations maximales de chlorophylle de surface dans les tests de limitation à 120 m, 100 m et 80 m. L'expérience de limitation à 140 m ne diffère pratiquement pas de l'expérience de référence sans limitation (III.4a). La limitation de l'export de POC décale le pic d'efflorescence de la fin du mois de novembre vers le milieu du mois de décembre et affecte l'initiation de l'efflorescence de printemps qui débute à la fin du mois d'octobre pour les expériences de limitation à 80 m et 100 m alors que cette initiation débute au début du mois de septembre dans le test de référence sans limitation.

Ces résultats permettent d'avancer plusieurs hypothèses sur les différents processus susceptibles d'expliquer la représentation biaisée de la saisonnalité de la $p\text{CO}_2$ en automne et en hiver. Premièrement, il est possible que le modèle sous-estime la profondeur maximale de la couche de mélange ainsi que son régime temporel de déstratification à partir du mois de février induisant un réapprovisionnement en DIC trop faible. Deuxièmement, l'export de POC en dehors de la couche de mélange est peut-être trop profond pour que les processus de diffusion verticaux puissent restaurer le contenu en DIC de la couche de mélange à l'échelle de temps saisonnière et ne permet pas

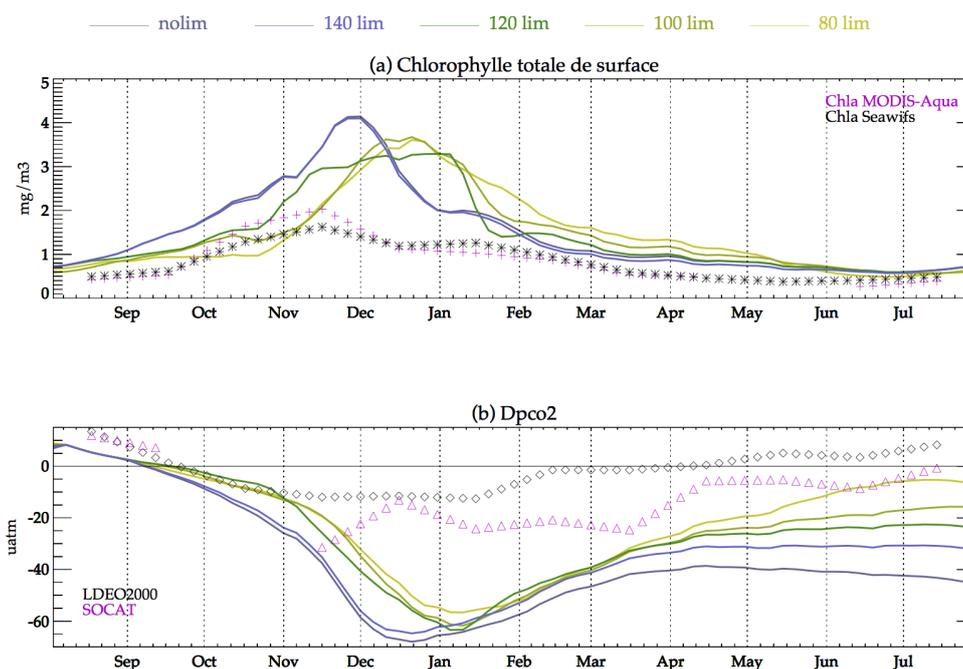


Fig. III.4: (a) cycles saisonniers de la chlorophylle totale de surface et, (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO₂ (Dpco2) simulés à partir d'une limitation de l'export du carbone organique particulaire (POC) à différentes profondeurs (80 m, 100 m, 120 m, 140 m) et comparés à un test de référence sans limitation de cet export (nolim). En surimpression, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données MODIS-Aqua (croix noire) et Seawifs (croix rose), et (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO₂ des données d'observations LDEO2000 (triangle noir) et SOCAT (triangle rose) centrées sur l'année 2000.

d'équilibrer la pompe de solubilité hivernale que suggèrent les observations. En effet, l'export de carbone est significatif dans les régions de fortes productions ainsi que dans les zones de formation des eaux modales (Lo Monaco *et al.*, 2005; Sallée *et al.*, 2006, 2012) bien que ce transfert n'ait pratiquement pas été quantifié à partir d'observations et partiellement décrit à l'aide de modèles (Levy *et al.*, 2013; Bopp *et al.*, 2015). Ou, au contraire, à la station, au cours de la période de forte production primaire, l'export du POC en dehors de la couche de mélange est faible, les processus de reminéralisation dans la couche de surface contribuant significativement à la restauration du contenu en DIC dès la fin de la période productive. Troisièmement, la contribution de l'advection latérale peut être potentiellement significative à la station dans la ré-alimentation du contenu en DIC de la couche de mélange à l'image du rôle supposé de l'advection latérale dans l'apport de fer en hiver dans la zone du panache d'efflorescence de phytoplancton qui s'étend à l'est du plateau de Kerguelen (Van Beek *et al.*, 2008; Mongin *et al.*, 2009). On peut ainsi imaginer un ré-alimentation partiel des zones HNLC plus riches en DIC à l'ouest du plateau de Kerguelen vers les régions de plus forte production appauvries en DIC au dessus et à l'est du plateau de Kerguelen durant le printemps et l'été, ré-alimentation piloté par la circulation horizontale des branches nord et sud de l'ACC.

Toutefois, l'étude sur cette région réalisée par [Lo Monaco *et al.* \(2014\)](#) suggère que l'amplitude et la durée du puits de CO₂ sont principalement contrôlées par le mélange vertical au sud du front polaire. Enfin, il est possible qu'un composite de la contribution relative de l'ensemble de ces processus pourvoit à la restauration hivernale du contenu en DIC de la couche de surface, ensemble de processus partiellement ou non représenté dans la configuration globale du modèle ainsi que dans le cadre de l'approximation 1D réalisée pour cette étude.

III.2.4 Test de sensibilité à la pression de broutage du zooplancton

Une paramétrisation a été mise en place afin de simuler plus justement les cycles saisonniers de la chlorophylle de surface et de la $p\text{CO}_2$ observés à la station. Plusieurs études ont montré un accroissement contrasté de la biomasse de zooplancton entre la zone de forte production au dessus du plateau de Kerguelen par rapport à une station HNLC environnante de faible production ([Carlotti *et al.*, 2008, 2015](#)). De plus, le broutage joue un rôle non négligeable dans la structure des écosystèmes et des cycles biogéochimiques de l'océan Austral contribuant significativement à l'intensité de la pompe biologique ([Smetacek *et al.*, 2004](#)). La pression de broutage du mésozooplancton a été augmentée de 0.75 à 0.9, celle du microzooplancton de 2.6 à 3 et la préférence alimentaire du microzooplancton pour les diatomées de 0.4 à 0.6. L'échelle de valeur de la préférence alimentaire s'étend de 0 à 1. Une valeur de 1 prescrit une préférence totale du zooplancton pour un type de phytoplancton. Ces ajustements des paramètres de la pression de broutage sur le phytoplancton permettent de contrôler l'intensité de l'efflorescence. Comparée à l'expérience *nolim* précédente (Figure III.4), cette paramétrisation simule un cycle saisonnier de la chlorophylle totale de surface en bon accord avec ceux fournis par les deux produits d'observations satellites (Figure III.5a) avec une description cohérente des deux régimes d'efflorescence, le premier entre mi-novembre et début décembre, le deuxième au milieu du mois de janvier. Toutefois le maximum de concentration de surface est de 0.5 à 1 mg/m³ supérieur aux observations avec un retard du pic d'efflorescence de 15 jours. La variabilité de la $p\text{CO}_2$ simulée décrit un cycle saisonnier plus contrasté que les observations et sans retour aux valeurs hivernales prescrites (Figure III.5b). La contribution de la pompe biologique affecte fortement la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO₂ réduisant la valeur hivernale du mois d'août de plus de 50 μatm (Figure III.5b). Le minimum de la $\Delta p\text{CO}_2$ est atteint au milieu du mois de décembre puis augmente jusqu'au milieu du mois d'avril. Au début de l'automne, sa valeur décroît doucement et n'atteint pas la valeur initiale du mois d'août restant 35 μatm inférieure à celle-ci.

III.2.5 Test de sensibilité à la paramétrisation du taux de croissance maximum du phytoplancton

Une dernière série de tests a été effectuée avec deux valeurs différentes du taux de croissance maximum du phytoplancton, μ_{max}^0 (équation II.2.7, paragraphe II.2.4), fixées à 0.4/jour et 0.5/jour, et comparées à la valeur de 0.6/jour implémentée par défaut dans le modèle. En effet, ce paramètre peut présenter une gamme de valeurs assez large telle celle observée pour les diatomées où la valeur de μ_{max}^0 vaut de 0.2 à 3.3/jour ([Sarthou *et al.*, 2005](#)). Ces valeurs sont fonction de la taille des cellules de diatomées, les plus petites valeurs étant mesurées pour les grandes diatomées, classe de taille majoritairement présente sur le plateau ([Armand *et al.*, 2008a](#)). L'ajustement de la paramétrisation de la pression de broutage du zooplancton réalisée précédemment a été conservée pour l'évaluation de

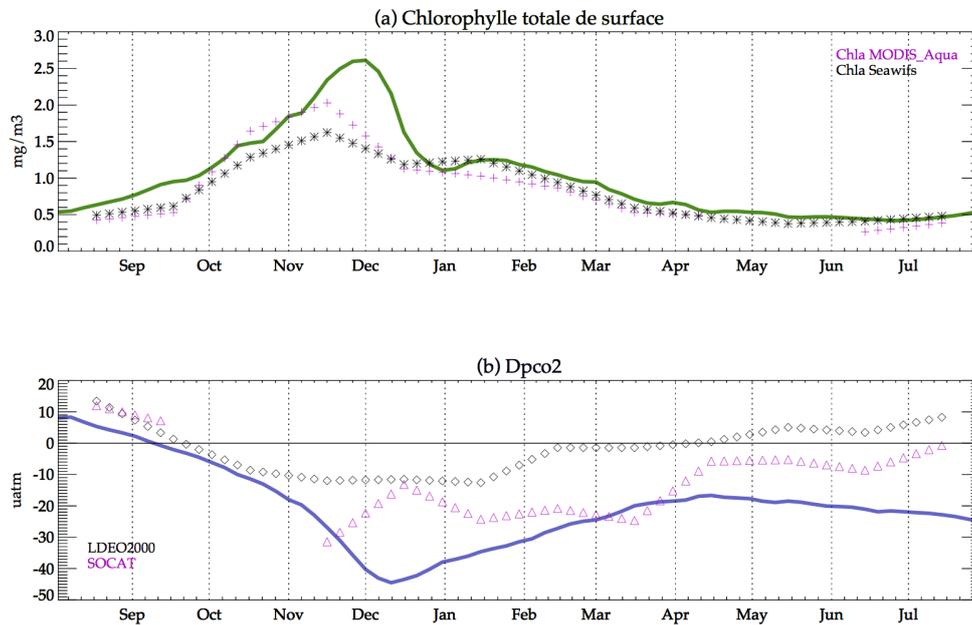


Fig. III.5: (a) cycles saisonniers de la chlorophylle totale de surface, et (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 (Dpco2) simulés dans le cas d'une limitation par le fer partiellement levée, avec des valeurs augmentées des taux de broutage du mésozooplancton ($0.75 \rightarrow 0.9$), du microzooplancton ($2.6 \rightarrow 3$) et de la préférence alimentaire du microzooplancton pour les diatomées ($0.4 \rightarrow 0.6$) par rapport à la paramétrisation standard du modèle PISCES. En surimpression, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données MODIS-Aqua (croix noire) et Seawifs (croix rose), et (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 des données LDEO2000 (triangle noir) et SOCAT (triangle rose) centrées sur l'année 2000.

ces expériences. Diminuer le taux de croissance maximum diminue logiquement la production primaire. Les valeurs maximales de concentration de chlorophylle de surface rejoignent la gamme de valeurs des observations pour les deux valeurs de μ_{\max}^0 testées (Figure III.6a). Toutefois, cette production primaire plus faible s'affaïsse rapidement à partir de janvier comme dans le test de référence. Le deuxième régime d'efflorescence de janvier décrit par les observations n'est plus présent en particulier dans le cas du taux de croissance maximum de $0.4/\text{jour}$, ses valeurs de concentration de chlorophylle de surface retournant à des valeurs hivernales dès la fin du mois de janvier. Diminuer la valeur de ce paramètre ne permet pas de simuler une durée de l'efflorescence de printemps plus longue. Cependant, ce dernier test simule une variabilité saisonnière de la $\Delta p\text{CO}_2$ sensiblement plus en accord avec les deux produits d'observations (Figure III.6b) simulant une remontée significative des valeurs de la $p\text{CO}_2$ du mois de janvier jusqu'au milieu du mois d'avril, la contribution de la pompe de solubilité prenant le relais par la suite, et ce, jusqu'à la fin de l'hiver faisant diminuer les valeurs de la $p\text{CO}_2$ de $20 \mu\text{atm}$. Dans la suite de l'étude, la valeur de μ_{\max}^0 de $0.6/\text{jour}$ est conservée. En effet, cette

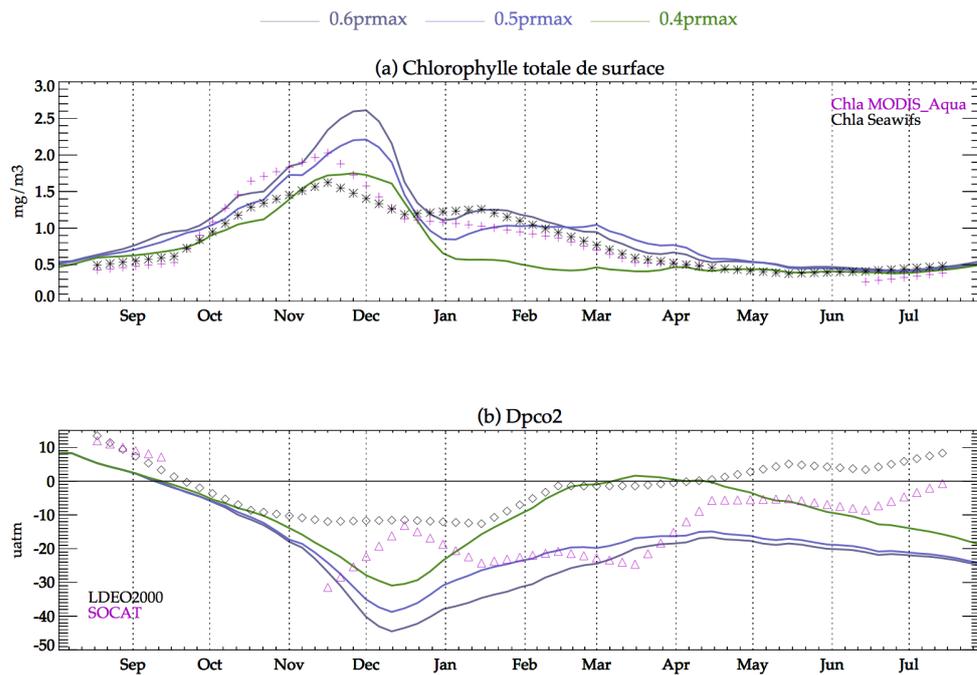


Fig. III.6: (a) cycles saisonniers de la chlorophylle totale de surface, et (b) de la différence de pression partielle océan-atmosphère de CO₂ (Dpco2) simulés avec trois valeurs différentes du taux de croissance maximum du phytoplancton, μ_{max}^0 , 0.6/jour (courbe bleue foncée), 0.5/jour (courbe bleue) et 0.4/jour (courbe verte). En surimpression, (a) les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données MODIS-Aqua (croix noire) et Seawifs (croix rose), (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO₂ des données d'observations LDEO2000 (triangle noir) et SOCAT (triangle rose) centrées sur l'année 2000.

paramétrisation fait partie intégrante de l'hypothèse du modèle dans l'ajustement des nombreux paramètres attendant au taux de croissance du phytoplancton à l'échelle globale et se justifie, dans notre cas, par la représentation plus juste du profil saisonnier à double pic de la concentration de la chlorophylle de surface que décrivent les observations et associé à un double régime de biomasse.

III.2.6 Conclusions

Les différentes expériences réalisées permettent de dégager plusieurs points sur le comportement du modèle biogéochimique PISCES :

- Cette première série d'expériences a permis de choisir une formulation du taux de croissance du phytoplancton à même de pouvoir simuler les efflorescences caractéristiques de la région productive du plateau de Kerguelen.

- La production primaire simulée par le modèle n’est pas assez sensible à la plage de variation de la concentration en fer telle celle observée sur le plateau de Kerguelen. Seule une forte disponibilité en fer permet de simuler des efflorescences importantes et contributives pour la variabilité de la $p\text{CO}_2$. Or, cette disponibilité n’est pas représentative des concentrations de surface de fer observées dans le secteur du plateau de Kerguelen. D’autres processus non résolus par le modèle ou non appréhendés dans les expériences présentées dans cette partie doivent rentrer en jeu pour permettre de simuler la contribution de la production primaire sur les échanges air-mer de CO_2 dans les conditions de limitation par le fer de cette région océanique.
- Les expériences sur la limitation de l’export du POC, suggèrent que la station d’étude n’est pas une station, par essence, 1D et qu’une partie des processus qui sous-tendent la variabilité de la $p\text{CO}_2$ ne peuvent être résolus dans cette configuration. L’étude 1D ne fournit qu’une vision parcellaire de la résolution de l’ensemble des processus qui y siègent démontrant la nécessité d’étendre cette étude à une configuration 3D.

III.3 Paramétrisation de la physiologie des diatomées dans l’océan Austral

Le but des expériences est de mettre en place une paramétrisation du taux de croissance du phytoplancton qui rende compte des conditions de limitation dans l’océan Austral tout en conservant au maximum les valeurs par défaut implémentées dans le modèle PISCES pour conserver une cohérence de portabilité de cette paramétrisation dans la configuration globale. Ainsi, il faut simuler une efflorescence limitée par la lumière et le fer, les autres sels nutritifs n’étant que peu limitants dans cette région, avec un pic de biomasse au printemps et au début de l’été sans pour autant réduire rapidement le stock de fer dissous restauré durant l’hiver. Cette efflorescence doit être associée à un export de carbone suffisamment contributif pour simuler une pompe biologique significative pour la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$. Nous l’avons vu, augmenter la concentration en fer au sein de la colonne d’eau augmente le taux de croissance des deux espèces de phytoplancton (expérience *nolim*, Figure III.4). Une réponse possible à la question soulevée par la disponibilité en fer et à la production primaire observée même dans les régions de fortes productivités de l’océan Austral est une éventuelle demande en fer moins élevée pour une synthèse en carbone organique similaire par les cellules de phytoplancton. Cette optimisation du rendement photosynthétique rend compte de facultés d’adaptation potentielles des algues unicellulaires aux conditions biogéochimiques environnementales qui façonnent et structurent les écosystèmes (Boyd, 2002; Strzepek et Harrison, 2004; Lavaud *et al.*, 2007).

III.3.1 Nouvelle paramétrisation du taux de croissance des diatomées

Dans l’expérience OLDPROD (paragraphe III.2.1), l’intensité et la durée de l’efflorescence du phytoplancton au printemps sont principalement pilotées par les diatomées, ce que traduisent les profils similaires de concentrations de chlorophylle de surface totale et des diatomées entre septembre et novembre (Figure III.7). La concentration de chlorophylle à la surface du nanophytoplancton décrit une variabilité saisonnière plus faible et moins contrastée avec un faible pic d’efflorescence en novembre et, au contraire, une contribution hivernale principale aux valeurs de concentrations de chlorophylle totale contrairement aux diatomées. Ce résultat conforte l’idée qu’une part importante

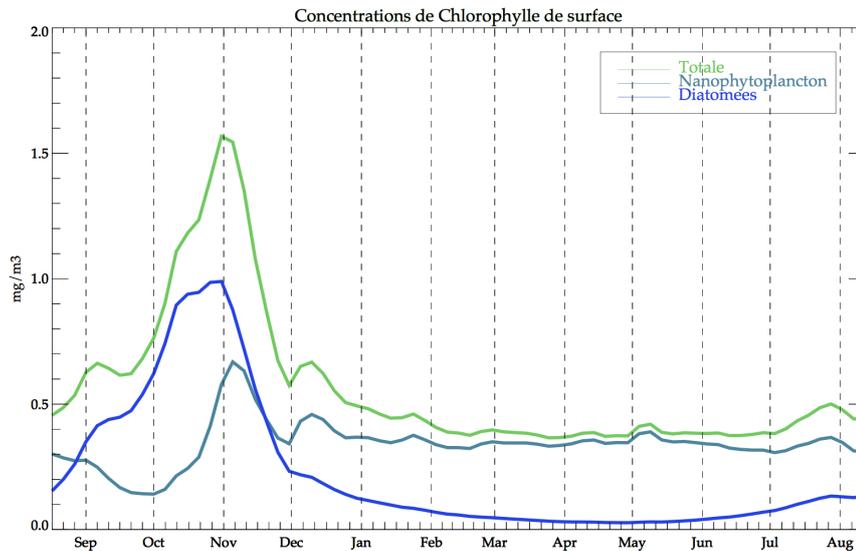


Fig. III.7: cycles saisonniers des concentrations de chlorophylle de surface totale (vert clair), du nanophytoplancton (bleu-vert) et des diatomées (bleu) simulés dans l'expérience OLDPROD avec une concentration initiale en fer à la surface de 0.5 nmol/l.

de la pompe biologique peut être attribuée aux diatomées sur le plateau de Kerguelen (Armand *et al.*, 2008a,b; Jouandet *et al.*, 2008; Quéguiner, 2013b) et concorde avec les résultats issus de fertilisation artificielle par le fer dans l'océan Austral (Boyd *et al.*, 2000; de Baar, 2005; de Baar *et al.*, 2008; Smetacek *et al.*, 2012; Quéguiner, 2013b).

Lorsque l'on calcule les rapports Fe/C pour les deux groupes de phytoplancton, on constate que pour une même disponibilité en fer les valeurs moyennes de quota en fer des diatomées sont plus faibles que celles du nanophytoplancton (Figure III.8a). Ceci signifie que les diatomées consomment, en moyenne, moins de fer que le nanophytoplancton. Or, la limitation par le fer est plus importante pour les diatomées que pour le nanophytoplancton (Figure III.8b). Ces résultats viennent justifier la nécessité d'accorder la sensibilité du taux de croissance des diatomées à la gamme de variation de la disponibilité en fer et de rendre cette disponibilité moins limitante. L'approche des modèles de quota proposée par Droop (1983) et adoptée dans PISCES pour le fer autorise aisément l'ajustement de la paramétrisation du contenu cellulaire Fe/C pour le phytoplancton.

Plusieurs tests de sensibilité ont permis de mettre en place une nouvelle paramétrisation de la limitation par le fer du taux de croissance des diatomées spécifique à cette dynamique biologique. La valeur du quota optimum a été fixée à 3 $\mu\text{molFe/molC}$, soit divisée d'un facteur 2.3 par rapport à la valeur par défaut (Tableau III.3.1). Le taux de croissance optimum est alors deux fois plus efficace pour la même disponibilité en fer si celle-ci n'est pas limitante. Pour ajuster la gamme du contenu cellulaire, la valeur du quota maximum a été divisée par 2 passant de 40 à 20 $\mu\text{molFe/molC}$. Enfin, dans le calcul des termes de limitation par le fer du phytoplancton, le quota minimum en fer des diatomées qui explicite le besoin en fer nécessaire pour la photosynthèse, la respiration et la

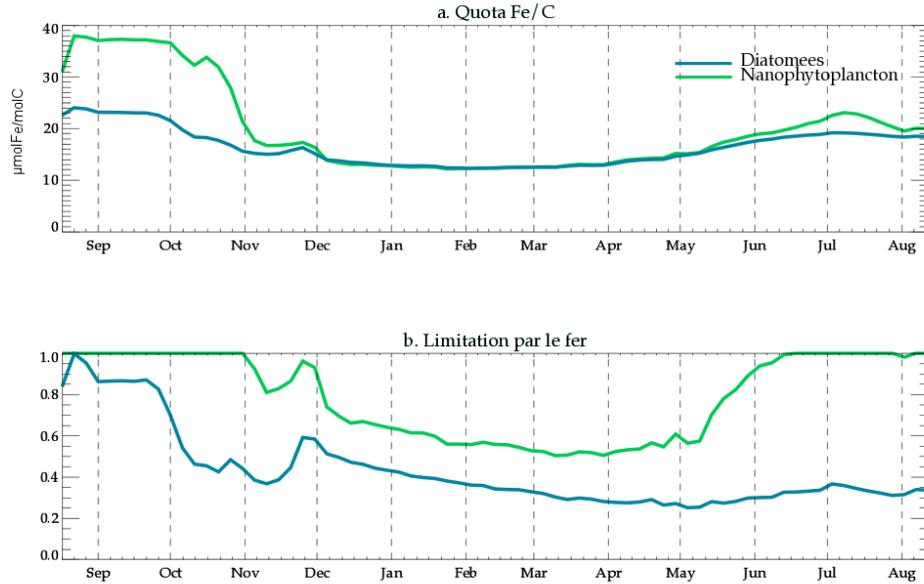


Fig. III.8: (a) évolution saisonnière des quotas Fe/C des diatomées (bleu-vert) et du nanophytoplancton (vert). (b) Évolution saisonnière des termes de limitation par le fer des diatomées (bleu-vert) et du nanophytoplancton (vert).

réduction des nitrates et nitrites pour chaque nouvelle cellule générée (équation II.2.18, paragraphe II.2.4) a été fixé à une valeur de $2 \mu\text{molFe/molC}$. Cette valeur intra-cellulaire minimale se situe dans la gamme de valeurs mesurées pour plusieurs espèces de diatomées de l'océan Austral (Fung *et al.*, 2000; Sarthou *et al.*, 2005; Strzepek *et al.*, 2011).

Ceci donne pour le calcul du terme de limitation par le fer :

$$L_{\text{Fe}}^P = \min \left(1, \max \left(0, \frac{\theta^{\text{Fe},P} - \theta_{\text{min}}^{\text{Fe},P}}{\theta_{\text{opt}}^{\text{Fe},P}} \right) \right) = \min \left(1, \max \left(0, \frac{\theta^{\text{Fe},P} - 2 \cdot 10^{-6}}{3 \cdot 10^{-6}} \right) \right) \quad (\text{III.3.1})$$

Les résultats obtenus sont décrits plus loin (III.3.4), toutefois, cette paramétrisation rend compte de la faculté d'adaptation et d'acclimatation des écosystèmes des espèces de phytoplancton aux conditions environnementales. Les nombreux tests ont permis d'aboutir à une paramétrisation dont les valeurs obtenues trouvent un écho favorable avec les différentes évaluations du ratio Fe/C obtenues en laboratoire sur différentes espèces de phytoplanctons de l'océan Austral dans des conditions de faible disponibilité en fer (Strzepek *et al.*, 2011). Les concentrations intra-cellulaires et les ratios Fe/C des espèces étudiées présentent des valeurs très faibles qui décroissent conjointement à une disponibilité en fer décroissante, les diatomées présentant des ratios Fe/C significativement plus faibles que les autres espèces. Ce ratio s'étend de 1.4 à 4.9 $\mu\text{molFe/molC}$ pour 4 espèces de diatomées et de 2.4 à 4.2 $\mu\text{molFe/molC}$ pour l'espèce *Fragilariopsis kerguelensis*, gamme de valeurs en accord avec notre paramétrisation ainsi qu'avec les valeurs citées par Sarthou *et al.* (2005). Généralement,

Table III.1: comparaison des valeurs des quotas en fer optimum, maximum, minimum, de la valeur maximale du rapport Chl/C des diatomées et de la préférence alimentaire du microzooplancton pour les diatomées entre la paramétrisation par défaut du modèle PISCES et la nouvelle paramétrisation rendant compte de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation par le fer dans l'océan Austral

Paramètres	Valeur par défaut	Valeur modifiée	Unités
Quota optimum de fer des diatomées, $\theta_{opt}^{Fe,D}$	7	3	$\mu\text{molFe/molC}$
Quota maximum de fer des diatomées, $\theta_{max}^{Fe,D}$	40	20	$\mu\text{molFe/molC}$
Quota minimum de Fer des diatomées, $\theta_{min}^{Fe,D}$	-	2	$\mu\text{molFe/molC}$
Valeur maximale du rapport Chl/C des diatomées, $\theta_{max}^{Chl,D}$	0.05	0.04	mgChl/mgC
Préférence alimentaire du microzooplancton pour les diatomées	0.5	0.6	-

le taux de croissance du phytoplancton est associé à une limitation antagoniste du fer et de la lumière. Moins il y a de lumière, plus le phytoplancton a besoin de fer pour synthétiser de la matière organique. Les résultats des expériences effectuées par [Strzepek et al. \(2012\)](#) en laboratoire sur plusieurs espèces de diatomées récoltées dans diverses régions de l'océan Austral, montrent une photo-acclimatation de ces espèces aux conditions environnementales en adaptant la taille de leur cellule à la co-limitation fer-lumière. Pour une limitation en lumière importante, les diatomées n'ont pas besoin de plus de fer pour activer leur production. Au delà de la photo-acclimatation, cette paramétrisation suggère une acclimatation éco-systémique des diatomées à la disponibilité environnementale en fer, telle l'adaptation observée près de estuaires ou des régions côtières ([Sunda et Huntsman, 1995, 1997](#); [Fung et al., 2000](#)). Ceci reflète les ajustements physiologiques intra-cellulaires des diatomées à leur écosystème. En effet, les conditions limitantes et extrêmes de l'océan Austral façonnent la biodiversité et les processus endémiques, adaptatifs et évolutifs de leurs métabolismes.

III.3.2 Contrôle de la biomasse des diatomées

La valeur du rapport maximal de Chl/C des diatomées est diminuée de 25% (Tableau III.3.1) par rapport à la valeur par défaut de la version standard de PISCES avec pour effet de réduire l'efficacité photosynthétique des diatomées en été. L'intérêt est d'augmenter la limitation par la lumière au printemps afin de simuler un taux de croissance des diatomées plus long tout en conservant une intensité d'initiation du bloom de printemps conforme aux observations.

Pour contrôler l'augmentation de la biomasse des diatomées induite par la levée partielle de sa limitation par le fer, la paramétrisation de la préférence alimentaire du microzooplancton a été augmentée de 20% passant d'une valeur de 0.5 à 0.6 (Tableau III.3.1). Augmenter cette valeur accroît la pression de broutage du microzooplancton sur les diatomées et permet de rester en accord avec les

observations qui décrivent une faculté d’adaptation communautaire du zooplancton à la croissance du phytoplancton sur le plateau de Kerguelen (Carlotti *et al.*, 2015) ainsi que dans d’autres régions océaniques où sont observées des efflorescences de diatomées (Sherr et Sherr, 2007). En effet, dans la paramétrisation standard, le mésozooplancton a une préférence alimentaire exclusive pour les diatomées avec une valeur fixée à 1 et qui ne peut être augmentée. Dans un deuxième temps, cet ajustement permet aussi de diminuer la biomasse hivernale des diatomées. Toutefois ce contrôle hivernal est tempéré par la dilution inhérente à l’augmentation du mélange des eaux de surface infléchissant la probabilité de rencontre proie-prédateur. Ce processus est avancé comme hypothèse d’initiation des efflorescences sous le nom de Disturbance Recovery Hypothesis (Behrenfeld et Boss, 2014). La dilution décroît la biomasse du zooplancton et initie une augmentation de la biomasse intégrée du phytoplancton le long de la couche de mélange. Ici, l’ajustement de la préférence alimentaire permet de contenir la biomasse des diatomées en hiver et de réduire leur contribution aux variations des concentrations de DIC et de fer dans la couche de mélange à cette saison. Cela permet de contribuer plus nettement à l’équilibre hivernal mélange-solubilité pour la $p\text{CO}_2$ et de garder le caractère intense de l’efflorescence induit par une disponibilité en fer plus élevée au printemps.

III.3.3 Limitation hivernale de la production primaire

Dans la version par défaut, T_{dark}^P est fixé à 2 jours pour le nano-phytoplancton et 4 jours pour les diatomées (équation II.2.19, paragraphe II.2.4). C’est le nombre de jours que le phytoplancton peut passer hors de la zone euphotique avant d’être affecté par cette pénalisation. T_{dark} (équation II.2.20, paragraphe II.2.4) est une estimation du temps de résidence d’une cellule de phytoplancton dans la zone non éclairée de la couche de mélange en supposant un coefficient de diffusion vertical de $1\text{m}^2/\text{s}$. Cette pénalisation du temps de survie hors de la zone euphotique est effective principalement entre mai et fin août (Figure III.9). Pour diminuer la biomasse hivernale du phytoplancton, nous fixons la valeur de K_z à $0.001\text{m}^2/\text{s}$ et les valeurs de T_{dark}^P pour les deux espèces de phytoplancton à 1 réduisant le temps de survie de chaque cellule entraînée hors de la zone euphotique. Cet ajustement de la pénalisation des couches de mélange profond par rapport à la profondeur de la zone euphotique permet d’accroître le contraste de production primaire entre l’hiver et le printemps et d’augmenter la restauration hivernale du fer dans la couche de mélange.

III.3.4 Résultats de la nouvelle paramétrisation

La contribution de la nouvelle paramétrisation à la variabilité de la production primaire et de la pompe biologique associée (NEWPARAM) est comparée à l’ancienne paramétrisation (OLDPARAM). La concentration initiale en fer à la surface de l’expérience OLDPARAM a été fixée à 0.5nmol/l soit une concentration 3.8 fois supérieure à celle observée au-dessus du plateau au cours de la période estivale. La production primaire et la pompe biologique sont ainsi artificiellement stimulées par cette disponibilité en fer. Dans le cas NEWPARAM, la concentration initiale à la surface en fer vaut 0.22nmol/l soit deux fois supérieure aux observations estivales et susceptible de correspondre à une gamme de concentration hivernale réaliste. Le tableau III.3.1 récapitule les valeurs par défaut et modifiées des paramètres pour ces deux expériences.

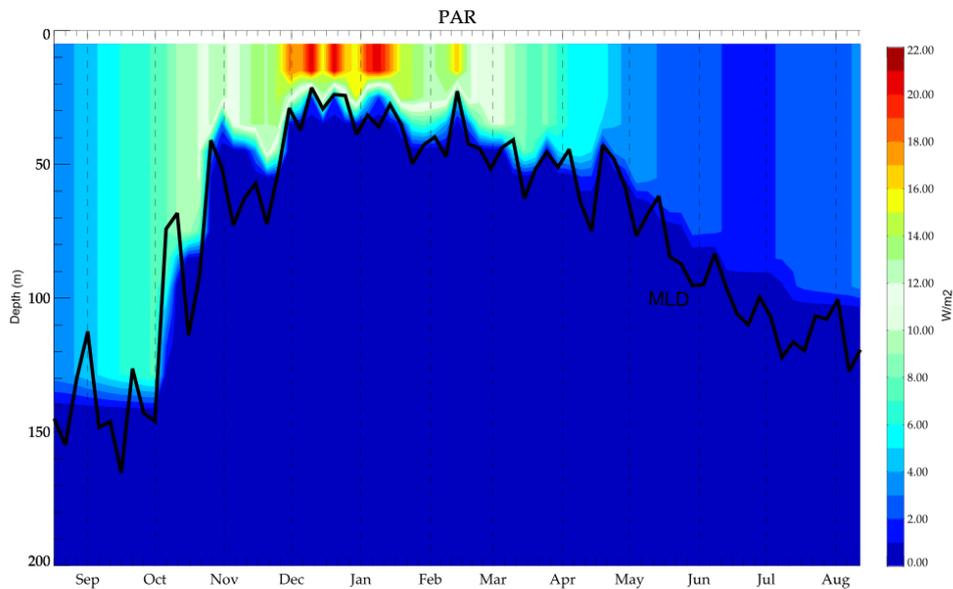


Fig. III.9: profil saisonnier de la radiation photosynthétique disponible (PAR) calculée à partir du flux solaire incident à la station. Profondeur de la couche de mélange associée (MLD, noire).

Dans l'expérience NEWPARAM, le cycle saisonnier de la chlorophylle totale de surface décrit des valeurs maximales d'environ 1.5 mg/m^3 , dans la gamme des valeurs maximales de la chlorophylle de surface mesurée par Seawifs et 0.5 mg/m^3 inférieure à celles estimées à partir des données MODIS-Aqua (Figure III.10a). L'efflorescence du phytoplancton lors de la période de production décrit un double pic de valeurs maximales entre les mois de novembre et le mois de décembre contrairement aux observations qui présentent une croissance constante de l'efflorescence à cette période. Le premier pic apparaît au début du mois de novembre principalement piloté par l'efflorescence du nanophytoplancton (Figures III.11a, III.11b) puis la production primaire diminue rapidement. Cette chute de production est associée à une très forte limitation par la lumière (Figures III.10c, III.10d) elle-même concomitante avec une déstratification marquée de la couche de mélange. La profondeur de cette dernière passe de 45 m à 75 m, plus de 30 m sous la zone euphotique et reste supérieure à la profondeur de la couche éclairée durant presque un mois, de la fin du mois d'octobre à la fin du mois de novembre (Figure III.9). L'ajustement de la paramétrisation de la pénalisation du mélange profond par rapport à la profondeur de la couche euphotique induit une forte mortalité du phytoplancton entraîné dans cette interzone, résultat que l'on retrouve sur les profils saisonniers des taux de croissance réalisés des deux groupes de phytoplancton (Figures III.11c, III.11d). Cette pénalisation est inhérente au profil de la couche de mélange prescrit dans le modèle. Or, la profondeur de la couche de mélange peut présenter une variabilité interannuelle importante et le profil prescrit décrire un biais singulier qui ne constitue pas nécessairement un état climatologique réaliste de la variabilité de sa profondeur à cette saison. Ainsi, il est probable que l'approfondissement marqué de la couche de mélange au mois de novembre soit excessivement pénalisant pour la production primaire

au cours de ce mois par rapport aux observations. Ensuite, un deuxième pic émerge au début du mois de décembre piloté cette fois par la production primaire des diatomées, atteint un maximum à la mi-janvier et diminue progressivement jusqu’au mois de mai (Figure III.11b). L’efflorescence simulée des diatomées contraste fortement avec celle du nanophytoplancton. Elle s’établit durablement dans le temps par opposition aux pics de courte durée des mois de novembre et décembre du nanophytoplancton. Ainsi, mis à part l’effondrement de la concentration de la chlorophylle de surface au milieu du mois de novembre, le profil saisonnier de la chlorophylle de surface totale suit ceux décrits par les deux produits d’observations satellites et ce, jusqu’au début du mois de mai (Figure III.10a). La limitation hivernale par la lumière est très marquée du mois de juin au début du mois d’octobre (Figures III.10c, III.10d) pénalisant exclusivement la production primaire. Les nutriments et le fer notamment ne sont limitants qu’à la période de forte production (Figures III.10e, III.10f, III.10g, III.10h). Cette limitation hivernale de la lumière est potentiellement trop marquée pour la latitude de la station. La limitation nutritive présente une contribution plus marquée pour les diatomées que pour le nanophytoplancton (Figures III.10e, III.10f), ce que l’on retrouve dans les profils saisonniers des taux de croissance des deux espèces (Figures III.11c, III.11d) avec une valeur annuelle moyenne de 0.15/jour pour les diatomées et de 0.2/jour pour le nanophytoplancton. Les diatomées sont aussi partiellement limitées par le silicium à partir du mois de février (Figure III.12a). Le comportement du modèle rejoint le régime de limitation par le silicium observé dans ce secteur (Lo Monaco *et al.*, 2014) contrairement au test OLDPARAM. En hiver, le test NEWPARAM simule de faibles valeurs de concentration de chlorophylle totale à la surface, significativement plus faibles que les concentrations observées. Ce biais est directement induit par la pénalisation des couches hivernales de mélange profond et confirme le comportement trop restrictif de cette paramétrisation. Toutefois, au regard des concentrations en nutriments à la surface, on constate que cette pénalisation permet de restaurer à des concentrations supérieures au test OLDPARAM, les concentrations en NO_3 et PO_4 au mois d’août (Figures III.12c, III.12d). Pour le silicium (Si) et le fer, les concentrations au mois d’août sont pratiquement identiques dans les deux expériences, mais décrivent une saisonnalité différente avec une augmentation significative de la concentration en silicium entre le mois de mai et le mois d’août (Figure III.12a). Cette augmentation est plus faible pour le fer et atteint une valeur hivernale supérieure de $0.015 \mu\text{mol}/\text{m}^3$ par rapport à la valeur du cas OLDPARAM (Figure III.12b). Ce résultat suggère que la limitation hivernale de la production primaire par les couches de mélange profond peut jouer un rôle non négligeable dans la restauration à la surface en nutriments. Un ajustement idoine de cette paramétrisation mérite d’être exploré dans une configuration 3D, en particulier dans des configurations à plus haute résolution.

Lorsque l’on compare les termes de limitation entre les deux paramétrisations sans distinction du type de phytoplancton, on constate un glissement d’un régime de limitation majoritairement nutritif pour l’expérience OLDPARAM à un régime de limitation principalement contrôlé par la lumière pour l’expérience NEWPARAM (Figures III.10c, III.10d, III.10e, III.10f). La concentration de surface du mésozooplancton dont la préférence alimentaire est exclusive pour les diatomées est étonnamment moins élevée dans l’expérience NEWPARAM que dans l’expérience OLDPARAM. Il en est de même pour le microzooplancton, excepté pour le pic de biomasse de surface nettement corrélé au début de l’efflorescence des diatomées (Figures III.11e, III.11f). Cela suggère que la biomasse des diatomées du test NEWPARAM est moins élevée que celle simulée dans l’expérience OLDPARAM.

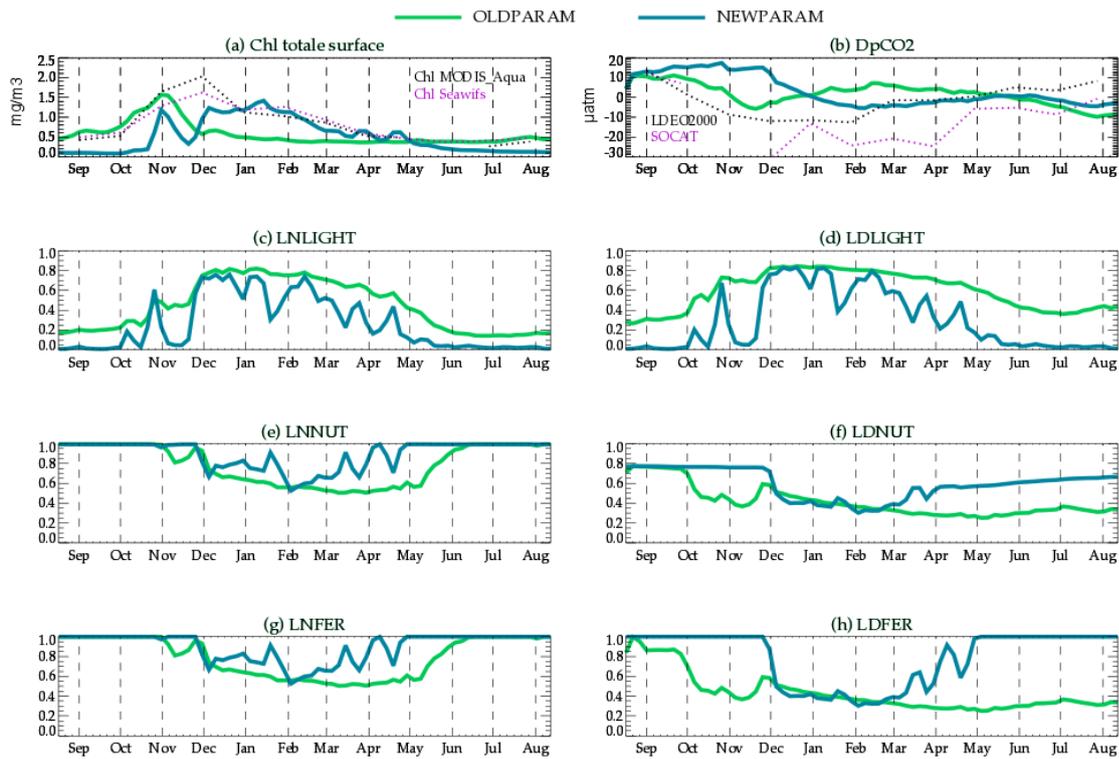


Fig. III.10: comparaison entre la nouvelle paramétrisation de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation dans l'océan Austral, NEWPARAM (bleu) et la paramétrisation standard du modèle PISCES, OLDPARAM (vert). (a) concentration de chlorophylle totale de surface, (b) différence de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 (DpCO_2), (c, e, g) termes de limitation par la lumière (LNLIGHT), par les nutriments (LNNUT) et par le fer (LNFER) pour le nanophytoplancton, respectivement, (d, f, h) termes de limitation par la lumière (LDLIGHT), par les nutriments (LDNUT) et par le fer (LDFER) pour les diatomées, respectivement. En pointillé : (a), les concentrations de chlorophylle de surface estimées à partir des données satellites MODIS-Aqua (noir) et SeaWiFS (rouge), (b) les différences de pression partielle océan-atmosphère de CO_2 des données d'observations LDEO2000 (noir) et SOCAT (rouge) centrées sur l'année 2000.

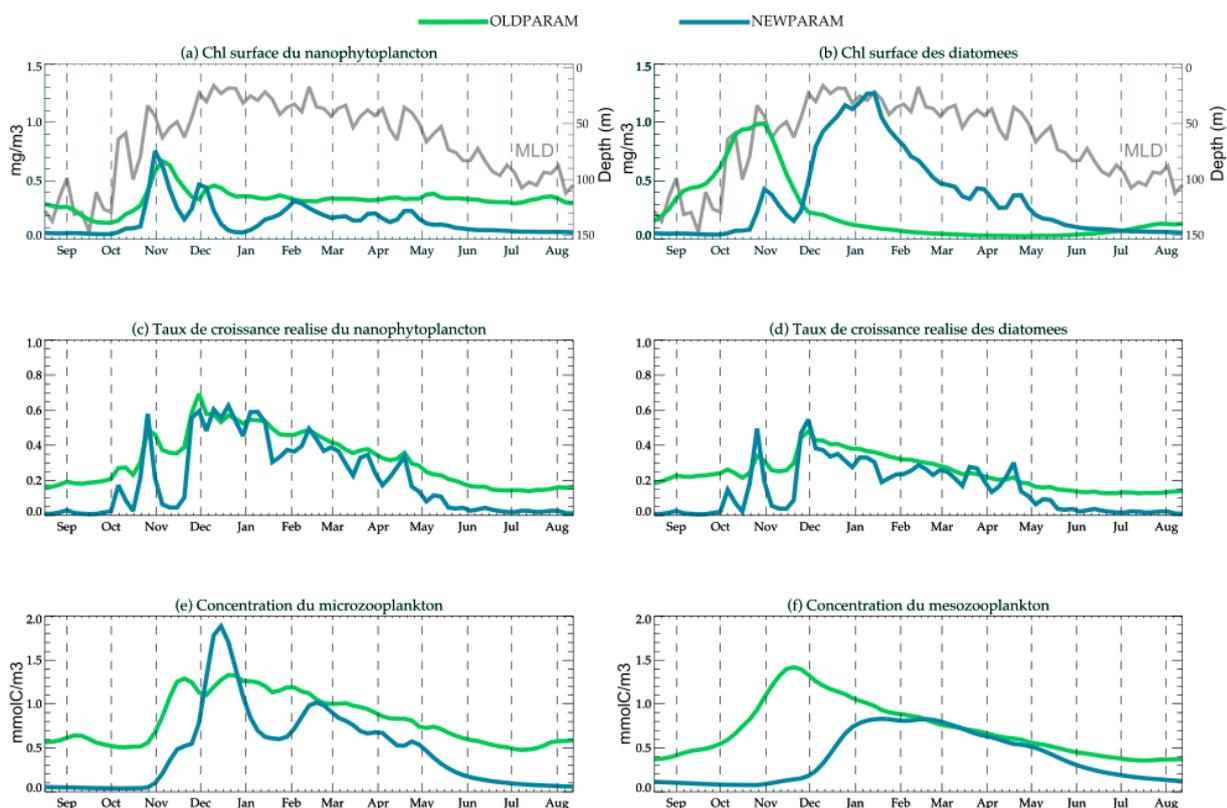


Fig. III.11: comparaison entre la nouvelle paramétrisation de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation de l'océan Austral, NEWPARAM (bleu) et la paramétrisation standard du modèle PISCES, OLDPARAM (vert). (a) concentration de chlorophylle à la surface du nanophytoplancton, (b) concentration de chlorophylle à la surface des diatomées, (c) taux de croissance réalisé du nanophytoplancton, (d) taux de croissance réalisé des diatomées, (e) concentration à la surface du microzooplankton, (f) concentration à la surface du mésozooplankton. (a) et (b), en gris clair, profondeur de la couche de mélange (MLD).

La pompe biologique simulée dans l'expérience NEWPARAM infléchit la $p\text{CO}_2$ à partir du début du mois de décembre jusqu'à la moitié du mois de février et diminue la $p\text{CO}_2$ de surface d'environ $25 \mu\text{atm}$ (Figure III.10b). Cette contribution se situe dans la gamme décrite par les observations du LDEO mais est moins importante que celle des observations SOCAT qui est de l'ordre $40 \mu\text{atm}$. Toutefois, le résultat décrit par les données d'observations SOCAT est à considérer avec précaution car il peut présenter des biais interannuels importants entre les données, de plus les observations sont, pour le moment, manquantes pour les mois d'octobre et novembre dans cette zone (Bakker *et al.*, 2013). L'initiation de cette pompe présente un retard de 3 mois par rapport aux observations, contrairement à l'expérience OLDPARAM. Le pic d'efflorescence du début du mois de novembre du nanophytoplancton bien qu'intense ne dure pas assez longtemps pour contribuer à l'initiation de la pompe biologique. La biomasse produite par la classe de taille du nanophytoplancton n'est pas suffisamment élevée pour diminuer significativement les valeurs de la $p\text{CO}_2$ de surface. Entre le mois de mars et le mois de juin, les rôles conjugués de la pompe biologique, du mélange et de la pompe de solubilité décrivent assez fidèlement le cycle saisonnier observé par la climatologie du LDEO, les observations SOCAT décrivant une plus grande variabilité. À la fin de l'hiver, entre le mois de juillet

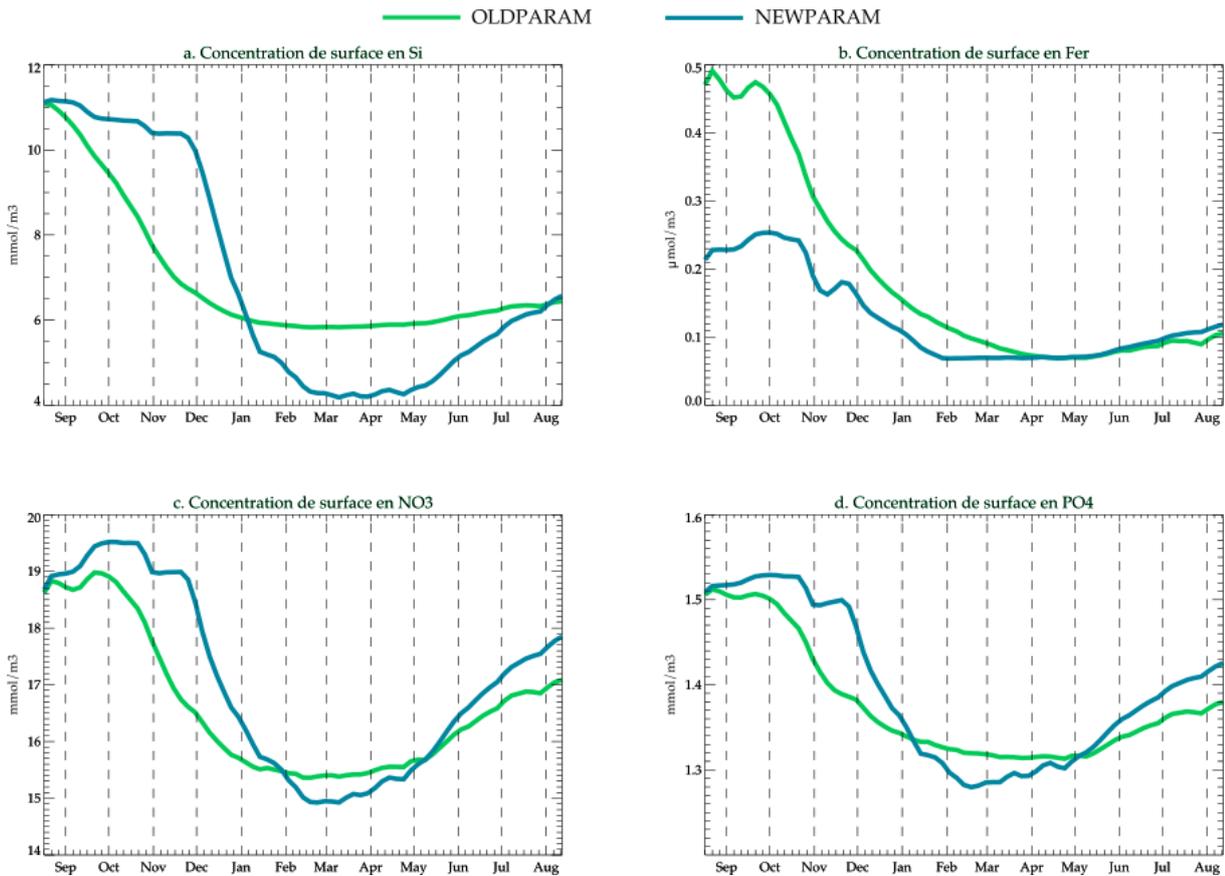


Fig. III.12: comparaison des concentrations en nutriments à la surface entre la nouvelle paramétrisation de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation du plateau de Kerguelen, NEWPARAM (bleu) et la paramétrisation standard du modèle PISCES, OLDPARAM (vert). (a) concentration de surface en Si, (b) concentration de surface en fer, (c) concentration de surface en NO_3 , (d) concentration de surface en PO_4 .

et le mois d'août, la pompe de solubilité semble prendre le pas sur le mélange et ne permet de pas rétablir la valeur initiale de la $p\text{CO}_2$. Toutefois, cet écart est plus faible dans la NEWPARAM ($-7 \mu\text{atm}$) que dans la OLDPARAM ($-15 \mu\text{atm}$) mais peut être mis en lien avec le délai simulé de la pompe biologique par l'expérience NEWPARAM. Les contributions de l'advection et de la diffusion latérale ainsi que l'éventuelle sous-estimation de la profondeur maximale de la couche de mélange sont aussi à prendre en considération dans le ré-alimentation hivernal de DIC dans la couche de surface.

III.4 Conclusions

Les processus biologiques peuvent être résumés comme suit : captation de la lumière, absorption des nutriments et fixation du carbone. C'est ce que j'ai tenté de paramétrer pour simuler la contribution de ces processus sur la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ au travers de la pompe biologique dans les conditions spécifiques de limitation de l'océan Austral et du plateau de Kerguelen plus particulièrement. La configuration 1D du modèle de NEMO-PISCES s'est avérée être un outil d'étude et de prospection idéal dans ce contexte sans toutefois prétendre conduire à un bilan exhaustif des

différentes dynamiques qui contribuent à la variabilité de la $p\text{CO}_2$. Une paramétrisation spécifique a pu être mise en place et s'est effectuée en deux temps : une étude de sensibilité de certains processus et une étude diagnostique de la mise au point de cette paramétrisation. Les résultats obtenus ont permis de mettre en exergue plusieurs points :

- la pompe biologique est principalement pilotée par la production primaire des diatomées à cette station.
- un ajustement de la sensibilité des diatomées à la gamme de disponibilité en fer représentative du plateau de Kerguelen permet de simuler une pompe biologique dont la contribution à la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ est significative, en assez bon accord avec les observations.
- l'ajustement mis en place opère un glissement de la limitation du taux de croissance du phytoplancton d'un régime de limitation sensiblement contrôlé par les nutriments vers un régime de limitation sensiblement contrôlé par la lumière.
- la pénalisation par les couches de mélange profond bien que trop limitante dans le cadre de la configuration 1D offre une réponse potentielle dans la représentation des processus qui contribuent à la restauration du contenu en nutriments dans la couche de mélange.

L'ajustement de la paramétrisation du ratio Fe/C des diatomées tend à valider l'hypothèse de stratégies d'adaptation de ce groupe du phytoplancton à la disponibilité en fer dans l'océan Austral. Cette hypothèse qui doit être testée dans une configuration 3D du modèle NEMO-PISCES peut influencer sur l'évaluation de la production primaire simulée dans tout le bassin austral ainsi que sur l'export de carbone associé. Ceci peut conduire à ré-évaluer la contribution de l'océan Austral dans l'estimation des budgets de carbone contemporains et futurs ainsi qu'à s'interroger sur la capacité d'adaptation et d'évolution des écosystèmes et du phytoplancton dans le contexte du changement climatique. Par ailleurs, la variabilité en automne et en hiver de la $p\text{CO}_2$ est intrinsèquement liée à celle de la couche de mélange et de la compétition qui se joue avec la pompe de solubilité. Les vitesses des phases de déstratification et de stratification de la couche de surface préconditionnent temporellement l'entraînement de nutriments et de DIC de la sub-surface vers la surface. Dans l'océan Austral, ces vitesses et leurs intensités sont en parties contrôlées par les variations de régime de tension de vent et contribuent significativement à la variabilité des concentrations de DIC et des nutriments dans la couche de mélange. Ceci a pour effet d'impacter l'initiation des efflorescences de phytoplancton (Rodgers *et al.*, 2014) ainsi que d'alimenter et maintenir l'intensité estivale de la production primaire (Nicholson *et al.*, 2016). Ainsi, imposer différents profils saisonniers de cette couche de mélange associés à différentes profondeurs hivernales maximales aurait apporté un éclairage instructif de la contribution de cette dynamique à la variabilité de la production primaire et de l'incidence de leur couplage sur la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$. Cela aurait permis de réaliser un diagnostique plus complet sur la contribution de ces deux processus à la variabilité des échanges air-mer de CO_2 .

Variabilité saisonnière de la pression partielle de CO₂ dans l'océan Austral : le rôle-clé de l'adaptation des diatomées à la faible disponibilité en fer

Dans ce chapitre, j'aborde la question spécifique de l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation en fer de l'océan Austral au moyen d'une configuration 3D du modèle de biogéochimie marine et de circulation océanique générale NEMO-PISCES. Cette étude fait l'objet d'un article soumis pour publication¹. Le cheminement méthodologique des expériences de modélisation réalisées au moyen de la configuration 1D du modèle NEMO-PISCES nous a conduit à prendre en compte et à paramétrer, entre autres, une adaptation particulière des diatomées dans l'océan Austral. Les expériences 1D ont permis de valider, en partie, cette hypothèse, mais ont révélé des limites du fait des processus non résolus par l'approximation réalisée.

IV.1 Introduction

L'océan Austral est une région-clé pour le cycle du carbone et le système climatique qui contribue de façon significative à l'absorption du dioxyde de carbone naturel (Metzl, 2009; Takahashi *et al.*, 2009) et anthropogénique (Sabine *et al.*, 2004; Khatiwala *et al.*, 2013). Mais, il demeure une région avec de fortes incertitudes concernant l'ordre de grandeur de cette absorption et des contributeurs à cette absorption, en raison du faible nombre d'observations à l'échelle de la saison (Lenton *et al.*, 2006; Metzl *et al.*, 2006; Gruber *et al.*, 2009; Lenton *et al.*, 2013). Dans cette région, la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ est pilotée par la combinaison de processus biologique, physique et thermodynamique agissant à différentes échelles de temps, de la saison aux échelles de temps plus petites, et également extrêmement variables spatialement (Lenton *et al.*, 2006; Takahashi *et al.*, 2012; Resplandy *et al.*, 2014; Monteiro *et al.*, 2015; Shadwick *et al.*, 2015). Dans ce contexte, modéliser et résoudre pour l'océan Austral l'équilibre entre ces différentes composantes reste un défi majeur. L'importante gamme de variations de la phase et de l'amplitude des cycles saisonniers de la $p\text{CO}_2$ simulée par les modèles du CMIP5 dans l'océan Austral suggèrent que ceux-ci divergent fortement dans la re-

1. Person R., Aumont O., and Lévy M. Seasonal variability of $p\text{CO}_2$ in the Southern Ocean : The key role of diatoms adaptation to low iron. Soumis à Geophysical Research Letter

présentation de la contribution relative de ces processus (Anav *et al.*, 2013; Lenton *et al.*, 2013). Les raisons qui concourent à ces divergences ne sont pas claires et les causes semblent varier en fonction de chaque modèle. Une étude récente (Mongwe *et al.*, 2016) vient de proposer un cadre méthodologique afin de comprendre les raisons de ces différences significatives. Elle a ainsi démontré que la production primaire et l'entraînement hivernal de CO₂ simulés par le modèle NEMO-PISCES dans l'océan Austral étaient sous-estimées par rapport à la contribution thermodynamique.

L'océan Austral présente une singularité biogéochimique remarquable ; c'est une région océanique High Nutrient Low Chlorophyll (HNLC), c'est-à-dire une région où une grande disponibilité en macro-nutriments est associée à une biomasse de phytoplancton relativement faible. Comme avancé par Martin *et al.* (1990), et confirmé par les expériences de fertilisation artificielle à mésoéchelle (Boyd *et al.*, 2007), la faible disponibilité en fer est, en grande partie, responsable de la limitation du taux de croissance du phytoplancton dans cette région. Dans l'océan Austral, la production primaire est principalement due aux diatomées dont la production primaire représente jusqu'à 89% de la production totale (Rousseaux et Gregg, 2013). Des études en laboratoire suggèrent que les diatomées du bassin austral ont développé une stratégie originale d'adaptation aux conditions de limitations environnementales (Strzepek *et al.*, 2011, 2012). Plus spécifiquement, dans les cultures, les concentrations intracellulaires en fer et les rapports de concentration interne Fe/C ont révélé des valeurs exceptionnellement faibles, au moins deux fois plus faibles que celles estimées pour d'autres diatomées océaniques (Strzepek *et al.*, 2011). Comparées aux diatomées des latitudes tempérées, les diatomées de l'océan Austral nécessitent des concentrations intracellulaires en fer et des rapports de concentration interne Fe/C plus faibles pour atteindre des taux de croissance comparables, leurs besoins en fer diminuant ou restant relativement constants à mesure que la lumière décroît (Strzepek *et al.*, 2012).

Cette stratégie d'adaptation n'est, pour l'instant, pas prise en compte dans les modèles de biogéochimie marine. Elle pourrait avoir un impact significatif sur la pompe biologique et sur la variabilité saisonnière des échanges air-mer de CO₂, mais cette contribution n'a pas encore été évaluée. Dans cette étude, nous montrons que ce comportement singulier des diatomées de l'océan Austral, lorsqu'il est implémenté dans un modèle de biogéochimie et de circulation océanique global, améliore significativement la phase et l'amplitude du cycle saisonnier de la chlorophylle de surface et de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral.

IV.2 Méthode

Le modèle hydrodynamique et biogéochimique NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean) version 3.6 (Madec, 2008) a été utilisé pour cette étude. Le modèle couple le code dynamique de l'océan OPA (Madec, 2008), le modèle de glace de mer LIM2 (Timmermann *et al.*, 2005), et le modèle de biogéochimie marine PISCES (Aumont *et al.*, 2015). Nous avons utilisé NEMO dans une configuration qui couvre l'océan à l'échelle globale avec une résolution nominale de 2° et avec une augmentation de la résolution latitudinale à 0.5° à l'équateur (grille ORCA2). La grille verticale est discrétisée sur 31 niveaux avec 10 niveaux dans les 100 premiers mètres et adopte un schéma à pas partiel de coordonnée z. Le mélange latéral le long des surfaces isopycnales est calculé comme dans Lengaigne *et al.* (2003). Les instabilités baroclines suivent la paramétrisation de Gent et Mc Williams (1990) et le mélange vertical est paramétré en utilisant le schéma de l'énergie cinétique turbulente (Gaspar *et al.*, 1990) modifié par Madec (2008).

L'état dynamique saisonnier de l'océan simulé par NEMO est prescrit au modèle PISCES suivant un mode *offline* comme décrit dans [Aumont et al. \(2015\)](#). PISCES simule les premiers niveaux trophiques des écosystèmes marins avec deux compartiments de phytoplancton (diatomées et nanophytoplancton), deux classes de taille de zooplancton (microzooplancton et mésozooplancton) ainsi que les cycles biogéochimiques du carbone et des principaux nutriments (N, P, Fe et Si). Les formulations de la croissance du phytoplancton dans PISCES-v2 ([Aumont et al., 2015](#)) adoptent une approche mixte des modèles de Monod et de quota : le taux de croissance du phytoplancton est limité par la disponibilité externe en N, P et Si et par la disponibilité interne en fer (quota en fer) ce qui signifie que le quota interne en fer est variable. Le terme de limitation par le fer des diatomées est modélisé selon une formulation classique de quota :

$$L_{\text{Fe}}^P = \min \left(1, \max \left(0, \frac{\theta^{\text{Fe},P} - \theta_{\text{min}}^{\text{Fe},P}}{\theta_{\text{opt}}^{\text{Fe},P}} \right) \right) \quad (\text{IV.2.1})$$

où $\theta^{\text{Fe},P}$ est le quota en fer du phytoplancton (P). Dans cette équation, le quota minimum en fer, $\theta_{\text{min}}^{\text{Fe},P}$, désigne les besoins minimum en fer du phytoplancton pour la photosynthèse, la respiration et la réduction des nitrites et nitrates. Dans la version standard du modèle, $\theta_{\text{min}}^{\text{Fe},P}$ suit la paramétrisation proposée par [Flynn et Hipkin \(1999\)](#), laquelle prédit des valeurs typiquement comprises entre 7 et 15 $\mu\text{molFe/molC}$ pour les diatomées de l'océan Austral.

Afin de prendre en compte l'adaptation spécifique des diatomées à la faible disponibilité en fer dans l'océan Austral, nous avons modifié la formulation de $\theta_{\text{min}}^{\text{Fe},P}$ au sud de 30°S. Plus spécifiquement, nous avons fixé $\theta_{\text{min}}^{\text{Fe},P}$ à une valeur constante de 2 $\mu\text{molFe/molC}$ au sud de 45°S. Cette valeur correspond à la plus petite valeur du rapport Fe/C estimée dans les études en laboratoire de [Strzepek et al. \(2011\)](#) pour quatre types de diatomées de l'océan Austral. Le choix d'une valeur constante du quota Fe/C reflète l'indépendance de celui-ci par rapport à la lumière dans les diatomées de l'océan Austral ([Strzepek et al., 2012](#)). Une zone de transition a été définie entre 30°S et 45°S où une interpolation linéaire a été appliquée entre les valeurs de $\theta_{\text{min}}^{\text{Fe},P}$ calculées par le modèle selon [Flynn et Hipkin \(1999\)](#) et la valeur minimum fixée.

NEMO-PISCES est initialisé à partir des climatologies annuelles du World Ocean Atlas pour les nutriments, des climatologies annuelles GLODAP pour le DIC et l'alcalinité et en condition de concentration de CO₂ atmosphérique préindustrielle (280 ppm). Deux expériences du modèle ont été réalisées : une avec la paramétrisation standard du modèle (CTL) et l'autre avec les modifications décrites au-dessus (PHYSIO). Chaque configuration du modèle a été intégrée sur une période de 3000 ans afin d'atteindre l'état d'équilibre des échanges air-mer de CO₂. Dans la continuité de ces runs de spin-up, les deux expériences ont été forcées avec des concentrations de CO₂ atmosphériques historiques où les concentrations de CO₂ atmosphériques augmentent de 287.3 ppm (année 1860) jusqu'à 378.6 ppm (année 2010).

La contribution relative des processus thermodynamiques, biologiques et physiques au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ a été décomposée en deux facteurs principaux : d'un côté, l'effet de solubilité (contribution thermodynamique), de l'autre côté, les facteurs biologiques et physiques. La contribution relative de la température (effet de solubilité) a été calculée selon la formulation de [Takahashi et al. \(1993\)](#) :

$$\frac{(\partial pCO_2 / \partial T)}{pCO_2} = 0.0423^\circ C^{-1} \quad (IV.2.2)$$

La contribution biologique et physique a été déduite par soustraction du facteur thermodynamique des valeurs saisonnières de pCO_2 .

Pour évaluer le comportement du modèle, nous avons utilisé les produits de distribution de la chlorophylle de surface dans l'océan Austral issues des images standards cartographiées MODIS-Aqua de niveau 3 (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) couvrant la période 2002-2011 traitées par le Goddard Space Flight Center et projetées sur une grille régulière de 9km. Les données ont été ré-estimées avec un algorithme amélioré, spécifiquement adapté pour l'océan Austral de 30°S à 80°S (Johnson *et al.*, 2013). Une climatologie mensuelle à partir de ces données a été calculée pour effectuer des comparaisons des états moyens saisonniers avec les sorties du modèle. Les mois pour lesquels la couverture spatiale des données est inférieure à 15% de la couverture totale des observations ont été estimés comme étant insuffisamment échantillonnés pour fournir une valeur moyenne significative et donc supprimés.

Nous avons aussi utilisé des cartes mensuelles reconstruites de pCO_2 (Landschützer *et al.*, 2014) extrapolées à partir de la base de données d'observations synthétisées dans la version 2 du Surface Ocean Carbon Atlas (Bakker *et al.*, 2013). Ce jeu de données a une résolution spatiale de 1°x1° et couvre la période 1998-2011. Une climatologie mensuelle moyenne centrée sur l'année 2005 a été calculée pour extraire la tendance saisonnière de la variabilité interannuelle. Nous avons également utilisé la climatologie des observations de surface de la pCO_2 de Takahashi *et al.* (2009). Ce jeu de données a une résolution spatiale de 4°x5° et les valeurs de pCO_2 sont corrigées pour l'année de référence 2000. Pour comparer les observations aux sorties du modèle, nous avons calculé les anomalies saisonnières de la ΔpCO_2 ($pCO_2^{océan} - pCO_2^{atm}$) pour les deux climatologies dérivées des observations et pour les deux expériences du modèle. La valeur moyenne annuelle de la ΔpCO_2 a été soustraite de ces anomalies afin de ne retenir que les déviations saisonnières.

Les valeurs mensuelles moyennes de la ΔpCO_2 et de la chlorophylle de surface (CHL) pour les observations et les sorties du modèle ont été moyennées sur l'ensemble de l'océan Austral (SO) et défini comme la totalité de la région océanique située au sud du front subtropical. La région SO a été décomposée en trois sous-régions, la zone subantarctique (SAZ), la zone polaire (PZ) et la zone antarctique (AZ). Les frontières entre ces régions ont été déterminées à partir de la définition des fronts hydrologiques proposées par Orsi *et al.* (1995) pour le front subtropical (STF), le front subantarctique (SAF) et le front polaire (PF). La SAZ est comprise entre le STF et le SAF, la PZ entre la SAF et la PF et l'AZ entre le PF et la ligne de côte Antarctique.

IV.3 Résultats

Globalement, dans l'océan Austral, la phase et l'amplitude du cycle saisonnier de la ΔpCO_2 simulées dans l'expérience PHYSIO sont significativement plus proches des observations que celles de l'expérience CTL (Figure IV.1a). Alors que l'expérience CTL simule un cycle saisonnier caractérisé par deux faibles maximums aux mois d'octobre et de janvier, le cycle saisonnier de l'expérience PHYSIO décrit une amplitude plus importante avec un maximum prononcé au mois d'octobre et un minimum au mois de février. L'amplitude du cycle saisonnier de la ΔpCO_2 de l'expérience PHYSIO

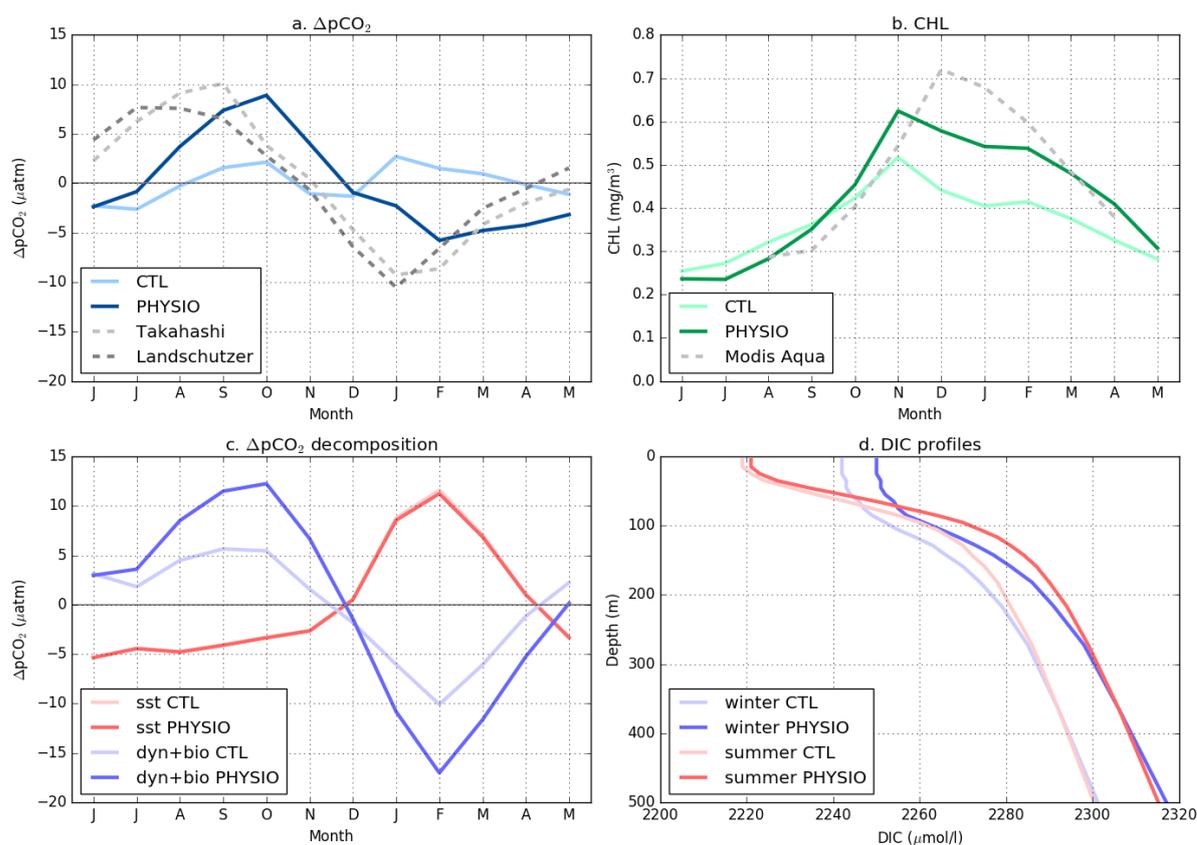


Fig. IV.1: cycles saisonniers de juin à mai dans l’océan Austral (au sud du front subtropical) de (a) la différence de pression partielle de CO_2 entre l’océan et l’atmosphère $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{océan}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$) à partir des observations (lignes pointillées grises), de l’expérience CTL (bleu clair) et de l’expérience PHYSIO (bleu foncé), (b) la concentration de surface de chlorophylle (mg/m^3) à partir des observations satellites (ligne pointillée grise), de l’expérience CTL (vert clair) et de l’expérience PHYSIO (vert foncé), (c) des contributions relatives thermodynamique (sst) et biologique et dynamique (dyn+bio) au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$; le facteur thermodynamique est représenté en rouge clair pour l’expérience CTL et en rouge foncé pour l’expérience PHYSIO et les facteurs biologique et physique en bleu clair pour l’expérience CTL et en bleu foncé pour l’expérience PHYSIO, et (d) les profils verticaux de DIC en été (rouge) et en hiver (bleu) pour l’expérience CTL (couleurs claires) et pour l’expérience PHYSIO (couleurs foncées). Les données mensuelles dans les zones de couverture de glace ne sont pas prises en compte.

est néanmoins plus faible (de l’ordre de $5 \mu\text{atm}$) que celles estimées à partir des observations, et les valeurs extrêmes présentent un retard d’un mois. Les concentrations de chlorophylle de surface simulées dans l’expérience PHYSIO sont plus proches des observations avec un cycle saisonnier plus contrasté et plus large que dans l’expérience CTL (Figure IV.1b). Toutefois, le pic estival d’efflorescence apparaît un mois plus tôt et est sous-estimé d’environ $0.1 \text{ mg}/\text{m}^3$.

L’efflorescence plus longue et plus forte de l’expérience PHYSIO induit une absorption par photosynthèse de DIC plus intense que dans l’expérience de CTL. L’augmentation de cette absorption est associée à un export de carbone plus important qui génère un gradient vertical de DIC plus fort (Figure IV.1d). Cette pompe biologique a un impact majeur sur l’évolution saisonnière de la $p\text{CO}_2$, car

elle modifie l'équilibre entre les facteurs biologique, physique et thermodynamique qui pilotent cette variabilité. Ceci peut s'observer dans la décomposition réalisée entre le contrôle thermodynamique de la $p\text{CO}_2$ (c'est-à-dire l'effet de la solubilité lié au taux de variation relatif de la température de surface de l'eau de mer) et celui des autres facteurs, c'est-à-dire la consommation du DIC par l'activité biologique et les apports physiques de DIC dans la couche de mélange (Figure IV.1c).

En été (de décembre à février), les températures plus chaudes tendent à augmenter la $p\text{CO}_2$ océanique. Cet effet thermodynamique est compensé par l'absorption biologique de DIC qui tend à diminuer la $p\text{CO}_2$ de surface. Dans l'expérience PHYSIO, l'effet biologique est plus fort que l'effet thermodynamique entraînant une diminution de la $p\text{CO}_2$. Dans l'expérience de CTL, une absorption biologique plus faible, mais un effet thermodynamique similaire, résulte en une faible augmentation de la $p\text{CO}_2$. En hiver (de juin à octobre), l'effet thermodynamique est moins variable qu'en été et la $p\text{CO}_2$ augmente en réponse à l'apport physique de DIC, essentiellement par entraînement. Cet apport physique est plus important dans l'expérience PHYSIO et provient de l'intensification estivale du gradient vertical de DIC générée par l'augmentation de la production primaire. Le retour à des profils hivernaux quasi identiques entre les deux expériences conforte cette interprétation.

L'amplitude plus large du cycle saisonnier de la $\Delta p\text{CO}_2$ dans l'expérience PHYSIO par rapport à l'expérience CTL dépend directement des contributions conjuguées et plus importantes de l'absorption biologique en été et de l'apport physique de DIC en hiver. L'augmentation de ces contributions se situe dans le même ordre de grandeur, autour de 7 μatm . Il est à noter que le retard d'un mois du maximum de la $\Delta p\text{CO}_2$ dans l'expérience PHYSIO peut résulter d'une stratification trop tardive de la couche de mélange. Ceci est suggéré par la diminution de la $\Delta p\text{CO}_2$ au début du mois de septembre dans les observations (Figure IV.1a) alors que le mélange hivernal dans les deux expériences du modèle reste actif jusqu'au début du mois d'octobre (Figure IV.1c).

Ce comportement moyen est cependant contrasté entre les trois provinces hydrologiques SAZ, PZ et SAZ (Figure 4.2). Les différences les plus significatives entre les deux expériences se situent dans la SAZ et la PZ (Figure IV.2a et IV.2b).

Le cycle saisonnier de la $\Delta p\text{CO}_2$ observé dans la SAZ (Figure IV.2a) est caractérisé par un double pic qui est représentatif de la transition entre les eaux chaudes oligotrophes des régions subtropicales et les eaux plus productives de la SAZ comme observé dans la partie australe de l'océan Indien (Metz, 2009; Merlivat *et al.*, 2015). Le pic estival est produit par le réchauffement des eaux de surface (effet de solubilité) alors que le maximum en hiver est dû au mélange vertical avec les eaux de subsurface riches en DIC. Dans l'expérience PHYSIO, le pic estival est plus petit et le pic hivernal plus grand que dans l'expérience de CTL. Ceci souligne un changement entre un régime biologique sensiblement plus fort en été et une augmentation de la contribution du mélange hivernal (Figure IV.2d). L'expérience PHYSIO simule une pompe biologique dans la même gamme d'efficacité que les observations, les amplitudes saisonnières de leurs cycles étant similaires.

Dans la PZ, le cycle saisonnier de la $\Delta p\text{CO}_2$ de l'expérience de CTL décrit une double pic (Figure IV.2b) qui contraste fortement avec les observations qui sont caractérisées par un minimum en été suivi d'un seul maximum en hiver. Ceci montre que la pompe biologique et le mélange hivernal contrôlent l'évolution saisonnière de la $\Delta p\text{CO}_2$ dans les observations, mais, que dans l'expérience de CTL, ils ne sont pas assez forts pour compenser l'effet de la solubilité du CO₂. En comparaison, le cycle saisonnier de l'expérience PHYSIO montre un meilleur accord avec les observations, la contribution

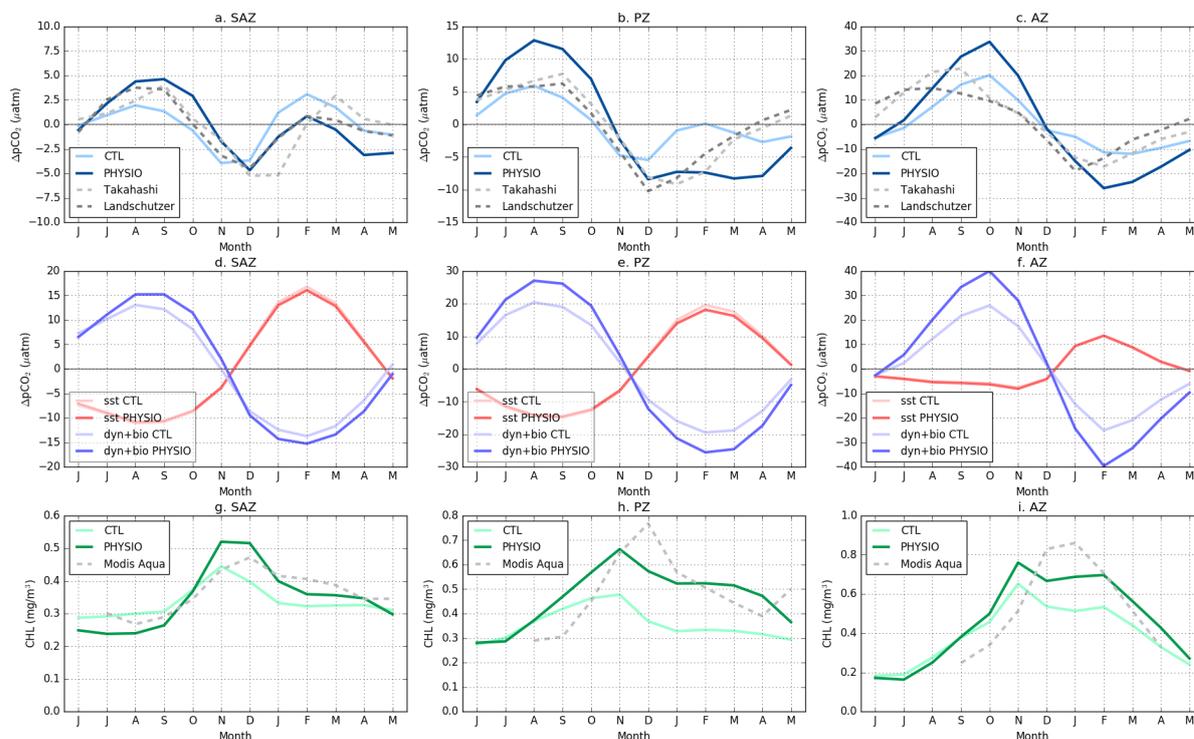


Fig. IV.2: cycles saisonniers de juin à mai des moyennes zonales de (a, b, c) la différence de pression partielle de CO_2 entre l'océan et l'atmosphère $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{océan}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$), (d, e, f) des contributions relatives thermodynamique (sst) et biologique et dynamique (dyn+bio) au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ et (g, h, i) de la concentration de surface de chlorophylle (mg/m^3) à partir des observations satellitaires (ligne pointillée grise), de l'expérience CTL (vert clair) et de l'expérience PHYSIO (vert foncé). Dans les panneaux (a, b, c), les lignes pointillées grises montrent les observations, les lignes bleu clair l'expérience CTL, les lignes bleu foncé l'expérience PHYSIO. Dans les panneaux (d, e, f), le facteur thermodynamique est représenté en rouge clair pour l'expérience CTL et en rouge foncé pour l'expérience PHYSIO, les facteurs biologique et physique sont en bleu clair pour l'expérience CTL et en bleu foncé pour l'expérience PHYSIO. Les panneaux du côté gauche (a, d, g) correspondent à la zone subantarctique (SAZ), les panneaux du milieu (b, e, h) à la zone polaire (PZ) et les panneaux du côté droit (c, f, i) à la zone antarctique (AZ). Les données mensuelles dans les zones de couverture de glace ne sont pas prises en compte.

relative de la biologie et du mélange hivernal augmentant significativement (Figure IV.2e). En particulier, le cycle saisonnier ne décrit plus le double pic de l'expérience CTL. Cependant, des différences demeurent. L'amplitude prédite de l'évolution saisonnière de la $\Delta p\text{CO}_2$ est supérieure d'environ 30% aux observations. De plus, alors que l'augmentation de la $\Delta p\text{CO}_2$ observée débute au mois de janvier, celle simulée augmente seulement après le mois d'avril. Ce biais dans l'expérience PHYSIO est produit par la durée excessive de l'efflorescence estivale de phytoplancton (Figure IV.2h). Mais, ceci peut aussi provenir d'un plus faible et plus tardif approfondissement de la couche de mélange qui induirait un entraînement insuffisant de DIC des eaux riches de subsurface au début de l'automne.

Dans l'AZ (IV.2c), l'amplitude du cycle saisonnier de $\Delta p\text{CO}_2$ simulée dans l'expérience PHYSIO est respectivement de 1.5 et 1.7 fois plus grande que celles des climatologies de Takahashi et de Landschützer. En revanche, l'amplitude du cycle saisonnier de la $\Delta p\text{CO}_2$ simulée dans l'expérience de CTL est plus faible. Ceci suggère que la diminution biologique du DIC au cours de la saison d'efflorescence est trop importante dans l'expérience PHYSIO (Figure IV.2f). Or, dans cette expérience, les variations saisonnières de la chlorophylle de surface sont légèrement sous-estimées par rapport aux observations (IV.2i). Ces résultats apparemment contradictoires peuvent résulter du fait que le modèle prédit un ordre de grandeur réaliste de la production primaire, mais que l'export de carbone vers les couches plus profondes de l'océan est trop efficace. En fait, les observations ont montré que l'océan Austral est caractérisé par un faible rendement du transfert vertical de cet export et dont les causes restent indéterminées (Maiti *et al.*, 2013).

La Figure IV.3 montre la moyenne annuelle des flux air-mer de CO₂ pour l'année 2010, pour les trois domaines zonaux et pour tout l'océan Austral. Pour être cohérent avec les résultats rapportés par Landschützer *et al.* (2015), nous avons calculé les flux air-mer de CO₂ intégrés par zone, c'est-à-dire sans considérer les provinces hydrologiques, et nous avons défini la SAZ de 35°S à 50°S, la PZ de 50°S à 55°S, l'AZ de 55°S à 80°S et SO au sud de 35°S. Les observations et les flux intégrés des modèles sont calculés en utilisant la formulation du coefficient de transfert de gaz proposé par Wanninkhof (1992).

Le fait de prendre en compte l'adaptation physiologique des diatomées à la disponibilité limitée en fer augmente l'absorption du carbone et cela a un impact significatif sur le budget annuel des échanges air-mer de CO₂ dans chaque zone (Figure IV.3). La plus forte contribution de la composante biologique dans l'expérience PHYSIO augmente la pompe du carbone dans la SAZ et la PZ par rapport à ce qu'elle est dans l'expérience CTL. Dans ces deux régions, les moyennes annuelles des flux sont respectivement de 0.15 PgC/an et 0.1 PgC/an plus élevées que les observations mais restent dans la gamme d'incertitude estimée à ± 0.15 PgC/an. Le principal désaccord entre les observations et les deux expériences se situe dans l'AZ. Le dégazage de CO₂ de la mer vers l'atmosphère des flux de carbone est plus important que celui estimé à partir des observations. Il est près de 6 fois supérieur pour l'expérience PHYSIO. La nouvelle paramétrisation n'améliore pas les performances du modèle : au contraire, elle les dégrade même substantiellement. L'augmentation du dégazage de carbone dans l'expérience PHYSIO s'explique par un export de carbone plus élevé vers l'océan profond dans la SAZ et la PZ, carbone qui est ensuite entraîné vers la surface par upwelling dans l'AZ. Globalement, les flux air-mer de CO₂ estimés dans l'expérience PHYSIO sur l'ensemble de l'océan Austral sont légèrement sous-estimés (en raison principalement de la représentation biaisée de la source de carbone dans l'AZ), mais sont plus proches de ceux estimés à partir des observations que dans l'expérience de CTL.

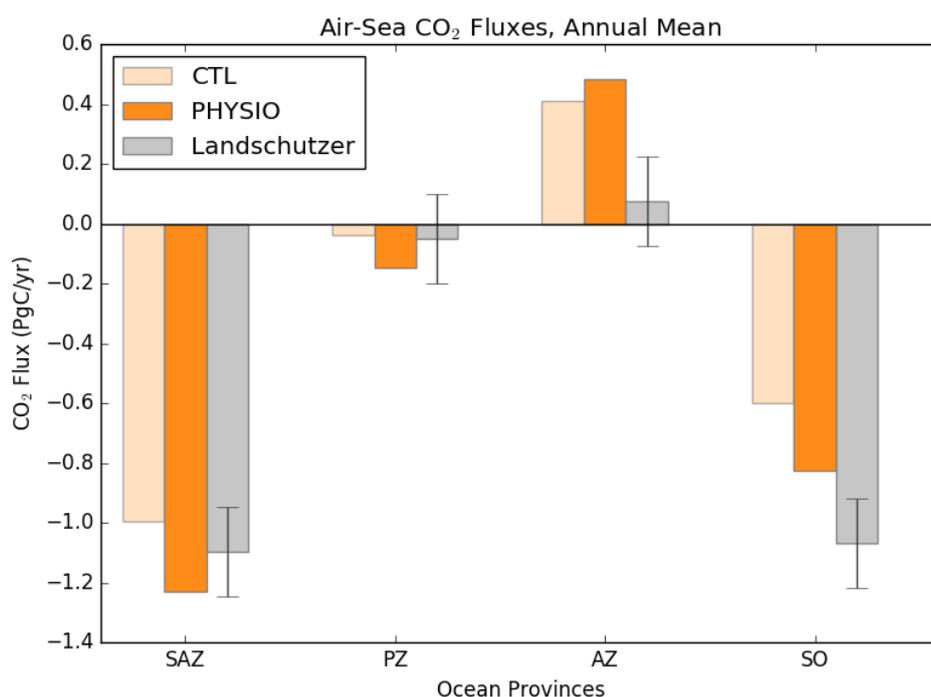


Fig. IV.3: comparaison par zones des moyennes annuelles des flux air-mer de CO₂ en PgC/an entre l'expérience CTL (orange clair), l'expérience PHYSIO (orange foncé) et les observations (gris clair) pour l'année 2010. En gris foncé, en surimpression, les barres d'erreurs des observations.

IV.4 Discussion

Prendre en compte la stratégie d'adaptation des diatomées aux faibles concentrations en fer de l'océan Austral permet d'améliorer la représentation de l'équilibre subtil entre les contributions biologique, dynamique et thermodynamique à la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ dans le modèle de biogéochimie PISCES. Résoudre correctement la contribution relative de chaque processus pour chaque province hydrologique est une tâche ardue en raison de la forte sensibilité de la $\Delta p\text{CO}_2$ à ces contributions. Nous avons partiellement réconcilié le modèle avec la variabilité saisonnière observée de la $p\text{CO}_2$ et de la chlorophylle de surface dans la SAZ, la PZ et, plus largement, sur l'ensemble de l'océan Austral. En été, la production primaire élevée et le faible mélange vertical dans la couche supérieure océanique contrôlent les faibles valeurs de $p\text{CO}_2$; en hiver, la faible production primaire et le mélange intense induisent de fortes valeurs de $p\text{CO}_2$ contrebalançant l'effet de la solubilité dans ces deux régions et sur tout le bassin austral.

Notre étude suggère que le taux de croissance des diatomées pourrait être plus efficace qu'anticipé jusqu'à maintenant dans les eaux HNLC de l'océan Austral. Cette efficacité est la conséquence de la faculté d'adaptation physiologique des diatomées aux faibles concentrations en fer et de leur aptitude à maintenir un taux de croissance relativement élevé malgré cette faible disponibilité en fer (Strzeppek *et al.*, 2011). Cette caractéristique physiologique particulière, et jusqu'à présent non prise en compte par les modèles de biogéochimie, favorise les diatomées par rapport aux autres espèces du phytoplancton et permet d'entretenir une pompe biologique plus active avec un impact majeur

sur la saisonnalité de la $p\text{CO}_2$ de surface. Cette adaptation a été modélisée en adoptant une paramétrisation très simple, mais qui améliore significativement le comportement du modèle. C'est une première étape prometteuse dans notre compréhension du rôle crucial joué par la composante biologique pour le cycle du carbone dans cette région (Arrigo *et al.*, 1998; Marinov *et al.*, 2006).

Néanmoins, dans l'AZ, nos résultats montrent un désaccord dans la représentation du cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ entre le modèle et les observations, car le modèle surestime l'amplitude des variations saisonnières de la $p\text{CO}_2$. Cependant, la couverture des données en automne et en hiver dans cette région est particulièrement éparse et insuffisante pour apporter un éclairage satisfaisant aux données du segment hivernal et à son évolution (Bakker *et al.*, 2013). En conséquence de cette couverture insuffisante des observations, spécialement à la saison de faible production du phytoplancton, le cycle saisonnier observé doit être considéré avec précaution.

Bien que des incertitudes subsistent, nous avons montré que les diatomées ont un rôle décisif dans la variabilité des flux air-mer de CO₂. La formulation simple, adoptée dans notre étude de modélisation, a révélé une grande sensibilité de la chlorophylle et de la $p\text{CO}_2$ de surface à la manière dont est appréhendé et paramétré le comportement physiologique du phytoplancton à la disponibilité en fer. Néanmoins, à ces résultats s'adjoignent d'évidents problèmes non résolus. Notre paramétrisation ne s'appuie pas sur une compréhension éprouvée et robuste des processus physiologiques impliqués. Nous avons imposé une seule valeur de quota minimum en fer pour les diatomées dans une région limitée par le fer au sud de 45°S. En fait, l'océan Austral est caractérisé par une forte hétérogénéité spatiale et temporelle reflétée par une forte variabilité des valeurs des quotas Fe/C (Twining *et al.*, 2004). De plus, notre étude se réfère aux résultats de seulement deux études laboratoires (Strzpek *et al.*, 2011, 2012). Comment cette stratégie d'adaptation opère et évolue en fonction de la disponibilité en fer, pour quelles espèces et quelle est la disparité régionale de cette stratégie sont des questions qui doivent être traitées afin de résoudre correctement cette réponse adaptative à l'échelle du bassin de l'océan Austral.

Les diatomées sont un groupe majeur dans les environnements marins et un groupe de phytoplancton-clé pour le cycle du carbone (Smetacek, 1999). Notre étude de modélisation suggère que ce groupe peut contrôler en grande partie l'évolution saisonnière de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral. Il est, par conséquent, crucial de mieux comprendre la physiologie de ses représentants ainsi que leur distribution spatiale et temporelle dans cette région. Néanmoins, d'autres espèces peuvent aussi jouer un rôle important dans l'océan Austral comme les *Phaeocystis* (Arrigo *et al.*, 1999; DiTullio *et al.*, 2000) ou avoir développé des stratégies d'adaptation semblables pour s'acclimater aux conditions spécifiques de l'océan Austral, mais des études dédiées font, jusqu'à présent, défaut sur ces aspects. Malheureusement, distinguer la contribution relative de chaque espèce ou groupe à l'assimilation du carbone est une question en suspens en raison du manque important d'observations dans l'océan Austral. En effet, les réseaux planctoniques sont largement inconnus dans l'océan global et leur complexité demeure loin d'être modélisée (Guidi *et al.*, 2016).

IV.5 Conclusion

Nos résultats éclairent le rôle potentiellement déterminant de la physiologie des diatomées sur la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral. Dans cette région, les diatomées semblent être capables d'adapter très efficacement leurs besoins intracellulaires en fer à la faible disponibilité en fer. Notre modèle suggère que cette stratégie adaptative joue un rôle-clé pour l'assimilation du carbone dans la couche supérieure océanique ainsi que pour son transfert vers l'océan profond. Résoudre la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral a été possible en découplant la disponibilité en fer des besoins intracellulaires du phytoplancton dans le modèle PISCES. Cela démontre la nécessité de simuler les caractéristiques spécifiques de la biologie aux échelles régionales ou des bassins. Pour progresser dans notre compréhension des processus qui contrôlent les cycles du fer et du carbone dans l'océan Austral, il est nécessaire de maintenir des observations *in situ* associées à des expériences en laboratoire axées sur les processus. Il est aussi essentiel d'étudier si cette stratégie d'adaptation des diatomées peut être effective dans d'autres régions limitées par le fer comme dans le Pacifique nord. Un tel effort est indispensable si l'on veut améliorer la capacité prédictive des modèles de biogéochimie océanique. Comment les processus biologiques et la structure de l'écosystème planctonique dans l'océan Austral vont répondre au changement climatique et aux facteurs de stress associés sont des questions centrales pour quantifier l'évolution future du puits de carbone océanique et des ressources des niveaux trophiques supérieurs (Bopp *et al.*, 2013; Gattuso *et al.*, 2015). Une étude récente (Boyd *et al.*, 2015a) suggère que le changement climatique pourrait accroître la production primaire et l'abondance des diatomées fortement silicifiées dans la SAZ désignant les diatomées comme de possibles acteurs de premier plan d'autant plus importants pour le futur. Ceci met en avant la nécessité d'améliorer rapidement notre compréhension du fonctionnement de ce groupe de phytoplancton.

-§-

Synthèse, conclusions et perspectives

La variabilité saisonnière de la pression partielle de dioxyde de carbone à la surface de l'océan Austral dépend des processus dynamiques et biologiques océaniques qui la caractérisent. Ceux-ci ne contribuent pas uniformément aux variations de la $p\text{CO}_2$, la distribution de leur contribution relative étant très variable dans le temps et dans l'espace. De plus, ces processus peuvent concourir de manière antagoniste à cette variabilité rendant complexe leur évaluation à partir des observations ainsi que leur représentation par les modèles de biogéochimie marine. L'étude menée ici s'est fixée comme objectif de mieux comprendre et de distinguer plus justement les contributions relatives de chaque processus aux variations saisonnières de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral. Comme l'a révélé [Dufour \(2011\)](#), le cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ simulé par le modèle NEMO-PISCES (version 3.2) dans ce bassin décrivait une saisonnalité quasiment en opposition de phase par rapport aux observations (Figure V.1). Ceci révélait une incohérence de la capacité prédictive du modèle, en particulier dans l'intégration de la région australe dans les bilans de carbone globaux. Dans ce contexte, la problématique proposée était de savoir quels processus concouraient au biais simulé de la variabilité saisonnière de la $p\text{CO}_2$ par le modèle NEMO-PISCES dans l'océan Austral par rapport aux observations disponibles et de proposer des solutions susceptibles de le résoudre.

V.1 Production primaire dans l'océan Austral : les rôles essentiels du fer et des diatomées

Des différents processus qui contribuent à la variabilité de la $p\text{CO}_2$ dans l'océan Austral, le compartiment biologique et son fonctionnement ont principalement été étudiés au travers de la dynamique de la production primaire. Les différentes étapes de cette étude m'ont conduit vers l'étude des cycles biogéochimiques marins du carbone et du fer. Je me suis intéressé au rôle déterminant de ce dernier, métal trace et micronutriment essentiel à l'activation de la production primaire. J'ai démontré que la production primaire et la pompe biologique étaient sous-estimées par le modèle et que cette sous-estimation était directement liée au rôle du fer et à sa disponibilité. Toutefois, bien que la disponibilité prescrite semble se situer dans une gamme de concentration cohérente avec les observations, la production primaire simulée ne permet pas d'exporter suffisamment de carbone de la couche de surface et de contribuer de façon significative aux échanges de CO_2

à l'interface air-mer. Les différents diagnostics et tests de sensibilité réalisés m'ont conduit à ne pas seulement considérer cette notion de disponibilité, mais à m'intéresser à l'utilisation du fer disponible. Plus spécifiquement, j'ai exploré la réponse physiologique du phytoplancton par rapport à la disponibilité en fer. Cette réponse traduit la demande en fer du phytoplancton pour répondre à ses besoins physiologiques. J'ai tout d'abord distingué les deux groupes de phytoplancton modélisés en montrant que la classe de taille du groupe des diatomées contrôlait nettement l'intensité de la pompe biologique à la station Kerguelen. Ce résultat rejoint ceux obtenus avec un autre modèle de biogéochimie marine et incluant un autre groupe de phytoplancton présent dans cette région, les coccolithophoridés (Pasquer *et al.*, 2015). J'ai alors implémenté dans le modèle de biogéochimie marine PISCES la faculté d'adaptation des diatomées, d'une part, aux conditions environnementales de limitation en fer et, d'autre part, à la lumière de l'océan Austral. La prise en compte de cette adaptation est effective en considérant la variabilité du contenu intracellulaire du rapport Fe/C (quota) du phytoplancton. Adopter le formalisme de modèle de quota proposé par (Droop, 1983) pour le fer permet de découpler la disponibilité en fer des besoins en fer dans le modèle de biogéochimie. Le quota Fe/C des diatomées présente une gamme de valeurs très large (Sarhou *et al.*, 2008; Marchetti *et al.*, 2006) qui reflète les conditions environnementales de chaque écosystème et traduit la grande variation des besoins en fer nécessaires à la croissance des différentes espèces de ce groupe d'algues eucaryotes. Or, chez les diatomées de l'océan Austral, ce rapport est significativement plus faible que pour d'autres espèces tels que les *Phaeocystis*, largement présents, eux aussi, dans le bassin austral (Strzepek *et al.*, 2011, 2012). L'ajustement du quota Fe/C des diatomées a été effectué en s'appuyant sur les résultats des études de Strzepek *et al.* (2011) et Strzepek *et al.* (2012). J'ai adopté, dans le modèle, une formulation simple de cette caractéristique en fixant la valeur minimum de Fe/C à une valeur constante. Cette valeur constante traduit l'indépendance de sa variabilité par rapport à la quantité de fer et de lumière disponible, synthétisant les résultats des deux études précédemment citées. Les résultats obtenus ont permis de révéler la contribution non négligeable de l'adaptation physiologique des diatomées aux facteurs environnementaux et son incidence sur la distribution et l'évolution temporelle des échanges air-mer de CO₂. J'ai ainsi réduit le biais décrit par le modèle par rapport aux observations au niveau de la variabilité saisonnière de la pCO₂ (Figure V.1), ce qui était l'objectif premier, mais j'ai aussi amélioré l'intégration du compartiment biologique et de sa dynamique aux latitudes australes, tout en considérant les dynamiques des différentes provinces hydrologiques.

La limitation par le fer est un facteur environnemental crucial qui détermine la dynamique des écosystèmes dans l'océan Austral. Cette dynamique a pu être simulée en ajustant le rapport Fe/C des diatomées à leur environnement selon une approche simple révélant un autre aspect déterminant. Considérer le rapport Fe/C dans un modèle de biogéochimie marine est essentiel, car ce paramètre physiologique permet de relier de façon bilatérale et non disjointe les cycles biogéochimiques du fer et du carbone à la production primaire. Cette prise en compte est nécessaire lorsque l'on s'intéresse à la singularité de la dynamique biogéochimique de l'océan Austral. Une surestimation par les modèles de biogéochimie de la demande en fer par le phytoplancton conduit à une sous-estimation de la

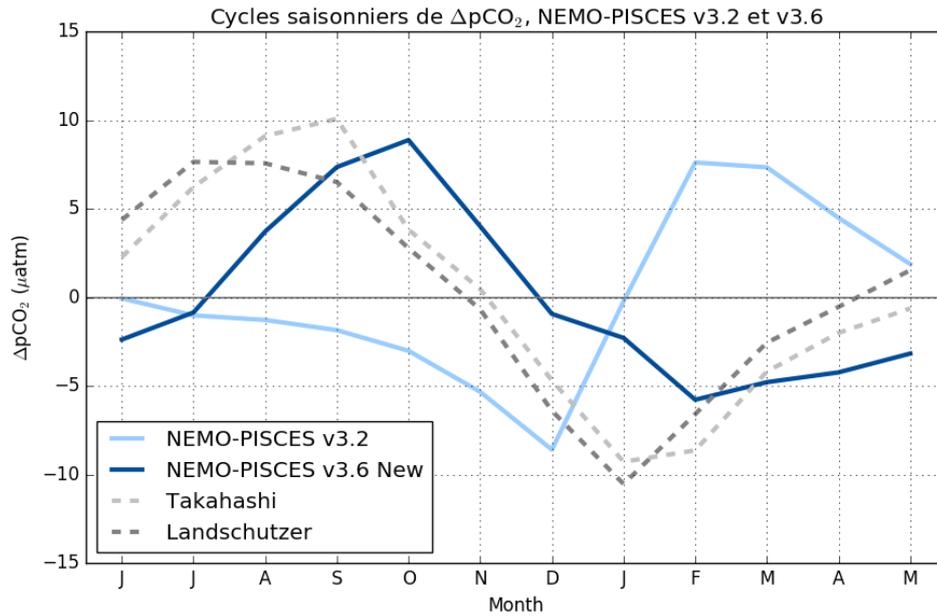


Fig. V.1: comparaison des cycles des anomalies saisonnières de $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{océan}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$) dans l'océan Austral entre la version 3.2 de NEMO-PISCES (bleu clair) utilisée au début de cette étude et la version 3.6 (bleu foncé) prenant en compte l'adaptation physiologique des diatomées aux conditions de limitation de l'océan Austral. En pointillé, les observations issues des climatologies de Takahashi (gris clair) et de Landschützer (gris foncé). On constate une meilleure adéquation du modèle aux observations.

production primaire et de l'export de carbone associé. La contribution de la production primaire à la variabilité des flux air-mer de CO₂ peut ainsi être largement sous-estimée quand bien même les concentrations de chlorophylle simulées à la surface se situent dans la gamme des concentrations observées.

Dans le contexte de la modélisation des cycles biogéochimiques marins, l'étude apporte un nouvel éclairage sur la prise en compte des variations des caractéristiques physiologiques des différentes espèces de phytoplancton. Ainsi, la réévaluation de la composante biologique australe dans le modèle a également permis d'introduire, à l'échelle globale, la dépendance thermique du rapport Chl/C du phytoplancton suivant la paramétrisation établie par Geider (1987) pour les deux groupes de phytoplancton. L'introduction de cette paramétrisation du rapport Chl/C conduisait jusqu'à présent à diminuer les concentrations de chlorophylle de surface à des niveaux moyens trop faibles dans l'océan Austral. Désormais, ce biais entre le modèle et les observations n'est plus de mise.

V.2 La zone Antarctique : une dynamique opaque à résoudre

Ces résultats encourageants ont toutefois montré un biais entre le modèle et les observations pour la $p\text{CO}_2$. A mesure que les divergences entre modèle et observations se réduisent, des désaccords ont émergé dans la zone Antarctique, non sur la phase de la saisonnalité de la $p\text{CO}_2$ mais sur son amplitude. En effet, bien que la production primaire décrive une saisonnalité en bon accord avec les

observations sur l'ensemble du bassin austral, l'accord entre cette dernière et le cycle du carbone ne permet pas de simuler l'amplitude saisonnière que décrivent les observations disponibles de $p\text{CO}_2$. Ceci amène à avancer plusieurs hypothèses pour expliquer les discordances entre modèle et observations :

- l'ajustement de la physiologie des diatomées implémenté dans cette étude ne se justifie plus ou, tout du moins, dans une moindre mesure le long des côtes du continent Antarctique comme le suggèrent les résultats de [Trimborn et al. \(2015\)](#). En effet, les sources en fer issues de la fonte de la calotte glaciaire constituent un facteur environnemental de limitation plus faible que dans les régions hauturières.
- Un autre aspect concerne la distribution des différentes espèces de diatomées. Dans le modèle, cette distribution est uniforme, englobant les différentes classes de taille de diatomées. Or, dans l'océan Austral, on distingue plusieurs classes de taille ([Poulton et al., 2007](#)) que l'on peut séparer en deux classes de taille principales, les petites et les grandes diatomées. L'export de carbone associé à ces deux classes de taille n'est pas le même et leur distribution régionale peut conduire à des différences significatives ([Armand et al., 2008b](#)) non représentées par le modèle.
- Dans l'approximation réalisée de la paramétrisation de la pénalisation des couches de mélange profond, la valeur du coefficient de diffusion verticale (K_z) est fixée à une valeur constante. Or, sa valeur varie significativement dans le temps et dans l'espace aux échelles saisonnières, imposant différents régimes de pénalisation sur le temps de survie du phytoplancton en dehors de la zone euphotique. Ceci peut avoir une influence substantielle sur la saisonnalité de la production primaire et de la $p\text{CO}_2$ ([Rodgers et al., 2014](#)).
- Dans le modèle, l'export de carbone augmente proportionnellement à l'intensification de la production primaire. Ce comportement semble être un biais pour les modèles ([Maiti et al., 2013](#)) qui relie linéairement la production primaire à l'export de carbone. Or, les observations *in situ* dans l'océan Austral suggèrent un rapport décorrélé entre ces deux processus soulignant une diminution de l'export de carbone lorsque la production primaire augmente. Ceci pourrait expliquer le biais simulé de l'amplitude saisonnière de la $p\text{CO}_2$ dans la zone Antarctique (AZ). En effet, une partie du CO_2 rejetés en hiver dans l'AZ est issu de l'export de carbone des zones subantarctique et polaire intensifiant son rôle de source hivernale de CO_2 pour l'atmosphère.
- La faible résolution spatiale de la configuration globale utilisée ne rend pas compte de l'activité de plus petite échelle qui règne dans l'océan Austral en particulier dans les zones de fronts. Or, les dynamiques océaniques de mésoéchelle et de submésoéchelle contribuent fortement à la variabilité de la production primaire ([Levy et al., 2014](#); [McGillicuddy, 2016](#)). Ainsi, les échelles de temps caractéristiques des processus dynamiques de submésoéchelle sont similaires aux échelles de temps de la croissance du phytoplancton ([Mahadevan, 2016](#)). Ces processus ne sont pas explicitement simulés dans la configuration globale, ce qui conduit à une sous-estimation de leur contribution.
- Enfin, le comportement du modèle dans ce secteur océanique au regard de sa dynamique biogéochimique est peut être plus réaliste que ne le suggèrent les observations disponibles. Des observations complémentaires permettront d'éclairer ce point.

V.3 Les modèles d'étude du climat : une réponse potentielle aux désaccords

Cette étude s'inscrit dans le cadre de la réalisation de projections climatiques effectuées pour les rapports septennaux du GIEC au moyen de différents modèles de climat. Elle apporte un nouvel éclairage sur la contribution du compartiment biologique austral dans le système climatique. Jusqu'à présent, aucun diagnostic spécifique n'avait été réalisé pour expliquer les divergences existant entre les différents modèles dans la représentation des cycles saisonniers des flux de CO₂ dans cette région. Toutefois, les analyses de [Anav et al. \(2013\)](#) et [Lenton et al. \(2013\)](#) suggèrent que la production primaire simulée par les modèles se situe dans une gamme d'adéquation raisonnable avec les observations, excluant ainsi potentiellement ce compartiment pour expliquer les biais simulés. Leurs analyses désignent la température et le mélange de la couche de surface comme sources probables de ces désaccords. Mais, cette déduction de premier ordre est en réalité simpliste par rapport à la problématique, comme le suggère notre étude. En effet, il est difficile de mettre en lien direct et selon un rapport linéaire, d'une part, la pompe biologique et le cycle saisonnier des flux air-mer de CO₂, et d'autre part, la production primaire. Par ailleurs, la paramétrisation mise en place suggère que l'entraînement hivernal de DIC vers la surface est significativement piloté par l'export estival de carbone généré par la production primaire. Ceci crée une forte corrélation entre la contribution relative de la production primaire et celle du mélange hivernal. Il est, par conséquent, difficile de dresser un bilan exhaustif de la réponse biaisée de tel ou tel processus au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ pour ces différents modèles. La solution proposée fonctionne pour le modèle de l'IPSL, mais ne saurait constituer une solution suffisante et/ou nécessaire pour les autres modèles. Elle est néanmoins une piste potentielle dont j'ai démontré le rôle et la contribution. Notons que la mise en place d'un formalisme de diagnostic de la saisonnalité des flux air-mer de CO₂ à partir du modèle du modèle NEMO-PISCES a été proposé par [Mongwe et al. \(2016\)](#). Il conviendra de l'étendre à tous les modèles couplés d'étude du climat.

Cette étude contextualise le rôle déterminant des diatomées dans les cycles océanique et atmosphérique du carbone dans l'océan Austral. Elle met en avant la nécessité d'accroître notre connaissance de ce groupe de phytoplancton qui contribue pour près de 20% de la photosynthèse planétaire ([Nelson et al., 1995](#)) et dont la prolifération, comme celle des coccolithophoridés ou des dinoflagellés, a contribué à diminuer nettement les concentrations de CO₂ atmosphérique ([Falkowski et al., 2004](#); [Katz et al., 2005](#)). Plus largement, c'est ce compartiment biologique, son influence majeure ainsi que sa diversité qu'il est nécessaire de représenter au mieux dans les modèles de projection climatique.

V.4 Perspectives

V.4.1 Les facteurs physiologiques à l'échelle globale

La continuité logique de cette étude serait d'étendre la prise en compte de cet ajustement physiologique des diatomées à d'autres régions tels que le secteur subarctique du Pacifique nord et de l'Atlantique nord. En effet, des valeurs significativement faibles du rapport Fe/C de plusieurs espèces de diatomées océaniques (par opposition aux espèces côtières) de ces régions ont été mesurées ([Sunda](#)

et al., 1991; Strzepek et Harrison, 2004; Marchetti *et al.*, 2006). D'autres paramètres physiologiques décrivent des variations importantes de leurs valeurs. Ces variables s'ajustent ou évoluent en réponse aux conditions environnementales et aux facultés d'adaptation des cellules de phytoplancton (Boyd, 2002). Il est ainsi envisageable d'étendre le protocole établi à la variabilité d'autres paramètres physiologiques tels que le rapport photosynthèse-irradiance, le taux de croissance maximum, les rapports C/N, P/N, Si/C (Sarhou *et al.*, 2005; Strzepek *et al.*, 2011) ou les constantes de demi-saturation et de l'assimilation du carbone (Trimborn *et al.*, 2015). Un ajustement de ces paramètres aux principaux traits des écosystèmes des principales régions océaniques permettrait, dans une approche composite, d'intégrer de façon plus synthétique le compartiment biologique au sein d'une configuration globale. Toutefois, les paramètres physiologiques des principales structures communautaires du phytoplancton sont encore largement sous documentés pour être exploités par les modèles de biogéochimie.

L'étude a été réalisée dans le cadre d'un état climatologique moyen de la dynamique de l'océan. Les résultats obtenus suggèrent que la biologie semble contrôler dans une mesure importante les flux hivernaux de DIC issus de la dynamique physique. Une deuxième étape consisterait donc à étendre l'étude de cette paramétrisation à l'impact de la variabilité interannuelle des processus dynamiques de l'océan sur la production primaire et la variabilité des flux air-mer de CO₂. Ceci permettrait de quantifier la contribution relative des termes de transport (advection latérale, advection verticale, diffusion latérale, diffusion verticale) sur la production primaire et d'apporter un diagnostic plus exhaustif du rôle de ces différents processus au sein du cycle saisonnier des échanges de carbone à l'interface air-mer dans l'océan Austral.

V.4.2 Adaptation physiologique et changement climatique

Le rôle de mitigation de l'océan est essentiel face à l'augmentation rapide des concentrations atmosphériques de CO₂ issues des activités humaines. Les modèles de projection climatique sont des outils indispensables pour l'évaluer et il est crucial d'améliorer pour chaque compartiment, sa capacité prédictive. Rouage-clé au sein du système climatique, l'évolution du rôle de l'océan Austral soulève de nombreuses questions en raison d'importantes incertitudes et zones d'ombres qui entourent sa compréhension et son fonctionnement. L'étude qui a été menée a permis d'améliorer sensiblement l'influence du compartiment biologique dans cette région en éclairant le rôle des diatomées, groupe du phytoplancton majoritairement présent dans ce bassin, mais aussi dans d'autres régions. Une série d'expériences selon des scénarios de projection climatique différents prenant en compte cette adaptation des diatomées à la disponibilité en fer devra être réalisée afin de réévaluer la contribution de l'océan Austral dans les bilans globaux de carbone contemporain et futur ainsi que l'évolution de son rôle dans le système Terre.

Toutefois, la prise en compte de la physiologie adaptative de ce groupe du phytoplancton introduit des questions plus ciblées quant à leur faculté d'adaptation face au changement climatique. Le groupe des diatomées n'a cessé d'évoluer depuis le début du Jurassique, leur évolution étant influencée par leur symbiose avec les bactéries dont elles partagent des gènes leur permettant de s'adapter à de nouvelles niches écologiques (Armbrust, 2009). Comment va évoluer ce groupe, mais aussi les structures des écosystèmes marins dans le contexte du changement climatique actuel est une question qui doit être adressée pour réaliser des projections climatiques pertinentes.

Pour modéliser l'impact du changement climatique sur les structures communautaires de phytoplancton, il faut, en premier lieu, s'intéresser aux facteurs environnementaux qui façonnent ces structures. Les facteurs-clés qui contrôlent la biodiversité et le taux de croissance algale sont : la température, la lumière, les nutriments, le carbone et les métaux traces. Il convient de déterminer l'importance relative de chacun de ces facteurs sur la croissance de chaque groupe de phytoplancton, et ce, pour chaque région et écosystème caractéristique (Boyd *et al.*, 2010). L'évolution de ces facteurs conditionne la réponse physiologique des différents groupes de phytoplancton avec, pour conséquence, une modification possible de la répartition et de la composition de la structure communautaire de chaque groupe (Dutkiewicz *et al.*, 2013). Cette évaluation est complexe ; les facteurs environnementaux ne concourent pas dans la même proportion à l'adaptation des caractéristiques physiologiques (Boyd *et al.*, 2015a). L'évolution conjointe de ces facteurs peut présenter une forme de synergie ou agir de façon antagoniste selon le groupe de phytoplancton considéré et ainsi amplifier, diminuer voire annuler l'impact du changement climatique sur les différents groupes fonctionnels de phytoplancton (Boyd *et al.*, 2015a). Selon que l'on considère un facteur ou l'effet corrélé de plusieurs facteurs, les résultats divergent sur l'évolution du phytoplancton face au changement climatique. Concernant le groupe des diatomées de l'océan Austral, celui-ci pourrait voir sa croissance stimulée par l'effet interactif de l'augmentation de la température et de l'apport de fer (Boyd *et al.*, 2015a). Toutefois, l'augmentation de la lumière disponible dans la couche de surface liée à la stratification croissante des eaux de surface par le réchauffement pourrait induire une diminution de la disponibilité des nutriments et pénaliserait, aux hautes latitudes, la croissance des diatomées (Marinov *et al.*, 2010). Une étude en laboratoire suggère qu'une augmentation de la $p\text{CO}_2$ favoriserait la production primaire des grandes diatomées dans les zones naturellement fertilisées par le fer (Hoppe *et al.*, 2013). Ceci conduirait, dans ces régions, à un changement taxonomique des diatomées faiblement silicifiées vers une prédominance des diatomées fortement silicifiées et augmenterait la pompe biologique. Un autre aspect du changement climatique concerne la disponibilité biologique du fer. Un réchauffement des eaux de surface pourrait diminuer cette disponibilité (Sunda et Huntsman, 2011). L'étude de Shi *et al.* (2010) suggère que la diminution du pH à la surface diminuerait aussi la disponibilité de fer biologique et affecterait ainsi la croissance des diatomées.

Ce bref aperçu de la problématique de l'impact du changement climatique sur le compartiment biologique permet d'appréhender sa complexité mais aussi les questions ouvertes qu'elle sous-tend. Comment interagissent les facteurs environnementaux sur les groupes de phytoplancton ? Comment vont évoluer ces facteurs ? Des facteurs de limitation autres que la lumière ou le fer émergeront-ils pour les diatomées de l'océan Austral ? Observera-t-on un changement des sources de fer dans l'océan Austral ? Quels sont les seuils d'adaptation physiologique des diatomées et des autres espèces du phytoplancton face à une perturbation climatique rapide ? Comment passe-t-on de l'équilibre d'un écosystème à un autre équilibre ? Comment un changement de la structure des communautés peut-il affecter significativement la disponibilité de la source biotique de fer ?

Voici quelques questions auxquelles des réponses doivent être apportées pour intégrer plus justement le rôle du phytoplancton dans les principaux cycles biogéochimiques marins ainsi que son évolution dans le cadre du changement climatique à l'échelle du système Terre. L'estimation de la contribution du phytoplancton dans la mitigation de l'effet de serre est un enjeu crucial pour les modèles de climat.

V.5 Pour conclure

Nous le voyons, il est complexe d'implémenter, dans une configuration globale, une paramétrisation qui rende compte de singularités physiologiques du phytoplancton elles-mêmes reflets de la diversité des écosystèmes. Celles-ci sont d'une très grande variété dont on ne dispose que d'une vision parcellaire tant la biodiversité qui les caractérise est riche, variée et foisonnante et dont les évolutions sont d'autant plus opaques. Cependant, l'outil de modélisation offre l'opportunité de tester et d'éprouver la contribution et l'évolution de cette diversité physiologique sur les cycles biogéochimiques selon différents scénarios et hypothèses et d'évaluer son rôle dans le cycle du carbone. Les résultats de cette étude suggèrent que les développements des modèles de biogéochimie marine vers des modèles de quota pour l'ensemble des nutriments considérés est le cheminement logique pour représenter au mieux les singularités spécifiques de chaque groupe ou espèce de phytoplancton. Toutefois, cette évolution des modèles de biogéochimie aura un coût en temps exponentiel inhérent à l'augmentation du nombre croissant des paramètres à ajuster, des variables à calculer et du temps de calcul nécessaire pour les simuler.

Tout au long de cette étude et de l'approche multidisciplinaire nécessaire pour l'aborder tant au niveau des processus fondamentaux que des outils, c'est le monde du vivant que j'ai exploré numériquement et plus particulièrement celui du phytoplancton. Ce dernier est le lien indispensable entre les éléments inorganiques, fondations de la matière organique et la diversité de la vie marine. Jusqu'au sommet de la prédation marine se transfère la synthèse algale du phytoplancton permettant ainsi de constituer les ressources halieutiques qui représentent, par an, 80 millions de tonnes de la production mondiale des zones océaniques exploitées (FAO, 2013). La production primaire contrôle la distribution océanique des éléments tels que les N, P, Si et fer et exerce, au travers de la pompe biologique, une contribution majeure au cycle biogéochimique du carbone. Cette contribution s'observe dans l'évolution temporelle des échanges air-mer des flux de CO₂ dont la distribution est fonction de la dynamique océanique et des cycles biogéochimiques. Ceci renvoie naturellement au paradigme établi par Vernadsky, père de la biogéochimie : « la vie sur Terre dont l'évolution complexe dépend de manière évidente des facteurs environnementaux est elle-même un agent majeur des changements planétaires » (Vernadsky 1924 *in* Quéguiner (2013a)).

-§-

Bibliographie

- ANAV, A., FRIEDLINGSTEIN, P., KIDSTON, M., BOPP, L., CIAIS, P., COX, P., JONES, C., JUNG, M., MYNENI, R. et ZHU, Z. (2013). Evaluating the Land and Ocean Components of the Global Carbon Cycle in the CMIP5 Earth System Models. *Journal of Climate*, 26(18):6801–6843. [I.8](#), [IV.1](#), [V.3](#)
- ARMAND, L. K., CORNET-BARTHAUX, V., MOSSERI, J. et QUÉGUINER, B. (2008a). Late summer diatom biomass and community structure on and around the naturally iron-fertilised Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):653–676. [III.2.5](#), [III.3.1](#)
- ARMAND, L. K., CROSTA, X., QUÉGUINER, B., MOSSERI, J. et GARCIA, N. (2008b). Diatoms preserved in surface sediments of the northeastern Kerguelen Plateau. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):677–692. [I.9](#), [III.3.1](#), [V.2](#)
- ARMBRUST, E. V. (2009). The life of diatoms in the world's oceans. *Nature*, 459(7244):185–192. [V.4.2](#)
- ARRIGO, K. R., ROBINSON, D. H., WORTHEN, D. L., DUNBAR, R. B., DITULLIO, G. R., VANWOERT, M. et LIZOTTE, M. P. (1999). Phytoplankton Community Structure and the Drawdown of Nutrients and CO₂ in the Southern Ocean. *Science*, 283(5400):365–367. [I.1.2](#), [IV.4](#)
- ARRIGO, K. R. et van DIJKEN, G. L. (2003). Phytoplankton dynamics within 37 Antarctic coastal polynya systems. *Journal of Geophysical Research*, 108(C8). [I.1.2](#)
- ARRIGO, K. R., van DIJKEN, G. L. et STRONG, A. L. (2015). Environmental controls of marine productivity hot spots around Antarctica. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 120(8):5545–5565. [I.1.2](#)
- ARRIGO, K. R., WEISS, A. M. et SMITH, W. O. (1998). Physical forcing of phytoplankton dynamics in the southwestern Ross Sea. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 103(C1):1007–1021. [IV.4](#)
- AUMONT, O. et BOPP, L. (2006). Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(2):n/a–n/a. [I.2.3](#), [II.2.3](#), [II.4.1](#)
- AUMONT, O., ETHÉ, C., TAGLIABUE, A., BOPP, L. et GEHLEN, M. (2015). Pisces-v2 : an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies. *Geoscientific Model Development*, 8(8):2465–2513. [II.2.3](#), [II.4.2](#), [IV.2](#)

- BAKKER, D. C. E., PFEIL, B., SMITH, K., HANKIN, S., OLSEN, A., ALIN, S. R., COSCA, C., HARASAWA, S., KOZYR, A., NOJIRI, Y., O'BRIEN, K. M., SCHUSTER, U., TELSZEWSKI, M., TILBROOK, B., WADA, C., AKL, J., BARBERO, L., BATES, N., BOUTIN, J., CAI, W.-J., CASTLE, R. D., CHAVEZ, F. P., CHEN, L., CHIERICI, M., CURRIE, K., de BAAR, H. J. W., EVANS, W., FEELY, R. A., FRANSSON, A., GAO, Z., HALES, B., HARDMAN-MOUNTFORD, N., HOPPEMA, M., HUANG, W.-J., HUNT, C. W., HUSS, B., ICHIKAWA, T., JOHANNESSEN, T., JONES, E. M., JONES, S. D., JUTTERSTRÖM, S., KITIDIS, V., KÖRTZINGER, A., LANDSCHTZER, P., LAUVSET, S. K., LEFÈVRE, N., MANKE, A. B., MATHIS, J. T., MERLIVAT, L., METZL, N., MURATA, A., NEWBERGER, T., ONO, T., PARK, G.-H., PATERSON, K., PIERROT, D., RÍOS, A. F., SABINE, C. L., SAITO, S., SALISBURY, J., SARMA, V. V. S. S., SCHLITZER, R., SIEGER, R., SKJELVAN, I., STEINHOFF, T., SULLIVAN, K., SUN, H., SUTTON, A. J., SUZUKI, T., SWEENEY, C., TAKAHASHI, T., TJIPUTRA, J., TSURUSHIMA, N., van HEUVEN, S. M. A. C., VANDEMARK, D., VLAHOS, P., WALLACE, D. W. R., WANNINKHOF, R. et WATSON, A. J. (2013). An update to the Surface Ocean CO₂ Atlas (SOCAT version 2). *Earth System Science Data Discussions*, 6(2):465–512. [II.5.1](#), [III.3.4](#), [IV.2](#), [IV.4](#)
- BARBEAU, K., RUE, E. L., BRULAND, K. W. et BUTLER, A. (2001). Photochemical cycling of iron in the surface ocean mediated by microbial iron(iii)-binding ligands. *Nature*, 413(6854):409–413. [I.2.3](#)
- BARBERO, L., BOUTIN, J., MERLIVAT, L., MARTIN, N., TAKAHASHI, T., SUTHERLAND, S. C. et WANNINKHOF, R. (2011). Importance of water mass formation regions for the air-sea CO₂ flux estimate in the Southern Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 25(1):n/a–n/a. [I.6](#)
- BEHRENFELD, M. J. et BOSS, E. S. (2014). Resurrecting the Ecological Underpinnings of Ocean Plankton Blooms. *Annual Review of Marine Science*, 6(1):167–194. [II.3](#), [III.3.2](#)
- BLAIN, S., QUÉGUINER, B., ARMAND, L., BELVISO, S., BOMBLED, B., BOPP, L., BOWIE, A., BRUNET, C., BRUSSAARD, C., CARLOTTI, F., CHRISTAKI, U., CORBIÈRE, A., DURAND, I., EBERSBACH, F., FUDA, J.-L., GARCIA, N., GERRINGA, L., GRIFFITHS, B., GUIGUE, C., GUILLERM, C., JACQUET, S., JEANDEL, C., LAAN, P., LEFÈVRE, D., LO MONACO, C., MALITS, A., MOSSERI, J., OBERNOSTERER, I., PARK, Y.-H., PICHERAL, M., PONDAVEN, P., REMENYI, T., SANDRONI, V., SARTHOU, G., SAVOYE, N., SCOUARNEC, L., SOUHOUT, M., THUILLER, D., TIMMERMANS, K., TRULL, T., UITZ, J., van BEEK, P., VELDHUIS, M., VINCENT, D., VIOLLIER, E., VONG, L. et WAGENER, T. (2007). Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature*, 446(7139):1070–1074. [I](#), [I.2.2](#), [I.9](#), [III.1](#), [III.1](#)
- BLAIN, S., SARTHOU, G. et LAAN, P. (2008). Distribution of dissolved iron during the natural iron-fertilization experiment KEOPS (Kerguelen Plateau, Southern Ocean). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):594–605. [I.1.2](#), [I.2.2](#), [III.1](#), [III.2.3](#)
- BOPP, L., LÉVY, M., RESPLANDY, L. et SALLÉE, J. B. (2015). Pathways of anthropogenic carbon subduction in the global ocean. *Geophysical Research Letters*, 42(15):6416–6423. [III.2.3](#)
- BOPP, L., RESPLANDY, L., ORR, J. C., DONEY, S. C., DUNNE, J. P., GEHLEN, M., HALLORAN, P., HEINZE, C., ILYINA, T., SÉFÉRIAN, R., TJIPUTRA, J. et VICHI, M. (2013). Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century : projections with CMIP5 models. *Biogeosciences*, 10(10):6225–6245. [IV.5](#)
- BORRIONE, I. et SCHLITZER, R. (2013). Distribution and recurrence of phytoplankton blooms around South Georgia, Southern Ocean. *Biogeosciences*, 10(1):217–231. [I.1.2](#), [I.2.2](#)
- BOSS, E. et BEHRENFELD, M. (2010). In situ evaluation of the initiation of the North Atlantic phytoplankton bloom. *Geophysical Research Letters*, 37(18):n/a–n/a. [II.3](#)

- BOWIE, A. R., LANNUZEL, D., REMENYI, T. A., WAGENER, T., LAM, P. J., BOYD, P. W., GUIEU, C., TOWNSEND, A. T. et TRULL, T. W. (2009). Biogeochemical iron budgets of the Southern Ocean south of Australia : Decoupling of iron and nutrient cycles in the subantarctic zone by the summertime supply : SOUTHERN OCEAN BIOGEOCHEMICAL IRON BUDGETS. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(4):n/a–n/a. [I.2.3](#)
- BOWIE, A. R., MALDONADO, M. T., FREW, R. D., CROOT, P. L., ACHTERBERG, E. P., MANTOURA, R. F. C., WORSFOLD, P. J., LAW, C. S. et BOYD, P. W. (2001). The fate of added iron during a mesoscale fertilisation experiment in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 48(11):2703–2743. [I.2.3](#)
- BOYD, P., DILLINGHAM, P., MCGRAW, C., ARMSTRONG, E., CORNWALL, C., FENG, Y.-y., HURD, C., GAULT-RINGOLD, M., ROLEDA, M., TIMMINS-SCHIFFMAN, E. et NUNN, B. (2015a). Physiological responses of a Southern Ocean diatom to complex future ocean conditions. *Nature Climate Change*. [I.7](#), [IV.5](#), [V.4.2](#)
- BOYD, P. W. (2002). Environmental factors controlling phytoplankton processes in the Southern Ocean. *Journal of Phycology*, 38(5):844–861. [I.2.3](#), [III.3](#), [V.4.1](#)
- BOYD, P. W., ARRIGO, K. R., STRZEPEK, R. et van DIJKEN, G. L. (2012a). Mapping phytoplankton iron utilization : Insights into Southern Ocean supply mechanisms. *Journal of Geophysical Research*, 117(C6). [I.2.1](#)
- BOYD, P. W. et ELLWOOD, M. J. (2010). The biogeochemical cycle of iron in the ocean. *Nature Geoscience*, 3(10):675–682. [I](#), [I.2.3](#)
- BOYD, P. W., JICKELLS, T., LAW, C. S., BLAIN, S., BOYLE, E. A., BUESSELER, K. O., COALE, K. H., CULLEN, J. J., de BAAR, H. J. W., FOLLOWS, M., HARVEY, M., LANCELOT, C., LEVASSEUR, M., OWENS, N. P. J., POLLARD, R., RIVKIN, R. B., SARMIENTO, J., SCHOEMANN, V., SMETACEK, V., TAKEDA, S., TSUDA, A., TURNER, S. et WATSON, A. J. (2007). Mesoscale Iron Enrichment Experiments 1993–2005 : Synthesis and Future Directions. *Science*, 315(5812):612–617. [IV.1](#)
- BOYD, P. W., STRZEPEK, R., CHISWELL, S., CHANG, H., DEBRUYN, J. M., ELLWOOD, M., KEENAN, S., KING, A. L., MAAS, E. W., NODDER, S., SANDER, S. G., SUTTON, P., TWINING, B. S., WILHELM, S. W. et HUTCHINS, D. A. (2012b). Microbial control of diatom bloom dynamics in the open ocean. *Geophysical Research Letters*, 39(18):n/a–n/a. [I.2.3](#)
- BOYD, P. W., STRZEPEK, R., FU, F. et HUTCHINS, D. A. (2010). Environmental control of open-ocean phytoplankton groups : Now and in the future. *Limnology and Oceanography*, 55(3):1353–1376. [V.4.2](#)
- BOYD, P. W., STRZEPEK, R. F., ELLWOOD, M. J., HUTCHINS, D. A., NODDER, S. D., TWINING, B. S. et WILHELM, S. W. (2015b). Why are biotic iron pools uniform across high- and low-iron pelagic ecosystems? *Global Biogeochemical Cycles*, 29(7):1028–1043. [I.2.3](#)
- BOYD, P. W., WATSON, A. J., LAW, C. S., ABRAHAM, E. R., TRULL, T., MURDOCH, R., BAKKER, D. C., BOWIE, A. R., BUESSELER, K. O., CHANG, H. et OTHERS (2000). A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature*, 407(6805):695–702. [I.2.3](#), [III.3.1](#)
- BOZEC, Y., BAKKER, D. C., HARTMANN, C., THOMAS, H., BELLERBY, R. G., NIGHTINGALE, P. D., RIEBELSELL, U., WATSON, A. J. et de BAAR, H. J. (2005). The CO₂ system in a Redfield context during an iron enrichment experiment in the Southern Ocean. *Marine Chemistry*, 95(1-2):89–105. [I.2.3](#)

- BRULAND, K. W., ORIANI, K. J. et COWEN, J. P. (1994). Reactive trace metals in the stratified central North Pacific. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(15):3171–3182. [I.2.3](#)
- BUITENHUIS, E. T. et GEIDER, R. J. (2010). A model of phytoplankton acclimation to iron-light colimitation. *Limnology and Oceanography*, 55(2):714. [II.2.4](#)
- CARLOTTI, F., JOUANDET, M.-P., NOWACZYK, A., HARMELIN-VIVIEN, M., LEFÈVRE, D., GUILLOU, G., ZHU, Y. et ZHOU, M. (2015). Mesozooplankton structure and functioning during the onset of the Kerguelen phytoplankton bloom during the Keops2 survey. *Biogeosciences Discussions*, 12(3):2381–2427. [III.2.4](#), [III.3.2](#)
- CARLOTTI, F., THIBAUT-BOTHA, D., NOWACZYK, A. et LEFÈVRE, D. (2008). Zooplankton community structure, biomass and role in carbon fluxes during the second half of a phytoplankton bloom in the eastern sector of the Kerguelen Shelf (January–February 2005). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):720–733. [I.9](#), [III.2.4](#)
- CHISHOLM, S. W. (2000). Stirring times in the Southern Ocean. *Nature*, 407(6805):685–687. ([document](#)), [I.4](#)
- CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA, A., DEFRIES, R., GALLOWAY, J., HEIMANN, M. et OTHERS (2014). Carbon and other biogeochemical cycles. *In Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pages 465–570. Cambridge University Press. [I](#)
- COALE, K. H., JOHNSON, K. S., CHAVEZ, F. P., BUESSELER, K. O., BARBER, R. T., BRZENSKI, M. A., COCHLAN, W. P., MILLERO, F. J., FALKOWSKI, P. G., BAUER, J. E., WANNINKHOF, R. H., KUDELA, R. M., ALTABET, M. A., HALES, B. E., TAKAHASHI, T., LANDRY, M. R., BIDIGARE, R. R., WANG, X., CHASE, Z., STRUTTON, P. G., FRIEDERICH, G. E., GORBUNOV, M. Y., LANCE, V. P., HILTING, A. K., HISCOCK, M. R., DEMAREST, M. et HISCOCK, W. T. (2004). Southern Ocean Iron Enrichment Experiment : Carbon Cycling in High- and Low-Si Waters. *Science*, 304(5669):408–414. [I.2.3](#)
- COMISO, J. C., MCCLAIN, C. R., SULLIVAN, C. W., RYAN, J. P. et LEONARD, C. L. (1993). Coastal Zone Color Scanner pigment concentrations in the Southern Ocean and relationships to geophysical surface features. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 98(C2):2419–2451. [I.1.2](#)
- CUNNINGHAM, S. A. (2003). Transport and variability of the Antarctic Circumpolar Current in Drake Passage. *Journal of Geophysical Research*, 108(C5). [I.1.2](#)
- de BAAR, H., GERRINGA, L., LAAN, P. et TIMMERMANS, K. (2008). Efficiency of carbon removal per added iron in ocean iron fertilization. *Marine Ecology Progress Series*, 364:269–282. [III.3.1](#)
- de BAAR, H. J. W. (2005). Synthesis of iron fertilization experiments : From the Iron Age in the Age of Enlightenment. *Journal of Geophysical Research*, 110(C9). [I](#), [III.3.1](#)
- DICKSON, A. G. (1990). Thermodynamics of the dissociation of boric acid in synthetic seawater from 273.15 to 318.15 K. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 37(5):755–766. [I.5](#)
- DICKSON, A. G. et MILLERO, F. J. (1987). A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 34(10):1733–1743. [I.5](#)
- DiTULLIO, G. R., GREBMEIER, J. M., ARRIGO, K. R., LIZOTTE, M. P., ROBINSON, D. H., LEVENTER, A., BARRY, J. P., VANWOERT, M. L. et DUNBAR, R. B. (2000). Rapid and early export of *Phaeocystis antarctica* blooms in the Ross Sea, Antarctica. *Nature*, 404(6778):595–598. [IV.4](#)

- DROOP, M. R. (1983). 25 Years of Algal Growth Kinetics A Personal View. *Botanica marina*, 26(3):99–112. [II.2.3](#), [III.3.1](#), [V.1](#)
- DUFOUR, C. (2011). *Rôle des tourbillons océaniques dans la variabilité récente des flux air-mer de CO₂ dans l'océan Austral*. Sciences de la Terre, Université de Grenoble, Grenoble. ([document](#)), [II.1](#), [V](#)
- DUPRAT, L. P. A. M., BIGG, G. R. et WILTON, D. J. (2016). Enhanced Southern Ocean marine productivity due to fertilization by giant icebergs. *Nature Geoscience*, 9(3):219–221. [I.2.3](#)
- DUTKIEWICZ, S., SCOTT, J. R. et FOLLOWS, M. J. (2013). Winners and losers : Ecological and biogeochemical changes in a warming ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(2):463–477. [V.4.2](#)
- EPPLEY, R. W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery bulletin*, 70(4). ([document](#)), [I.2.1](#), [I.3](#), [II.2.4](#)
- FAHRBACH, E., ROHARDT, G., SCHEELE, N., SCHRÖDER, M., STRASS, V. et WISOTZKI, A. (1995). Formation and discharge of deep and bottom water in the northwestern Weddell Sea. *Journal of Marine Research*, 53(4):515–538. [I.1.2](#)
- FALKOWSKI, P. G., KATZ, M. E., KNOLL, A. H., QUIGG, A., RAVEN, J. A., SCHOFIELD, O. et TAYLOR, F. J. R. (2004). The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science*, 305(5682):354–360. [V.3](#)
- FEELY, R. A., SABINE, C. L., KITACK, L., BERELSON, W., KLEYPAS, J., FABRY, V. J. et MILLERO, F. J. (2004). Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 305(5682):362–366. [I.7](#)
- FERRARI, R., MERRIFIELD, S. T. et TAYLOR, J. R. (2015). Shutdown of convection triggers increase of surface chlorophyll. *Journal of Marine Systems*, 147:116–122. [II.3](#)
- FIELD, C. B., BEHRENFELD, M. J., RANDERSON, J. T. et FALKOWSKI, P. (1998). Primary production of the biosphere : integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374):237–240. [I.2.2](#)
- FIEUX, M. (2010). *L'océan planétaire*. Paris, presse de l'ensta édition. [I.1.1](#)
- FLYNN, K. J. et HIPKIN, C. R. (1999). Interactions between iron, light, ammonium, and nitrate : insights from the construction of a dynamic model of algal physiology. *Journal of Phycology*, 35(6):1171–1190. [II.2.4](#), [II.4.3](#), [IV.2](#)
- FOSTER, T. D. et MIDDLETON, J. H. (1980). Bottom water formation in the western Weddell Sea. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 27(5):367–381. [I.1.2](#)
- FREW, R. D., HUTCHINS, D. A., NODDER, S., SANUDO-WILHELMY, S., TOVAR-SANCHEZ, A., LEBLANC, K., HARE, C. E. et BOYD, P. W. (2006). Particulate iron dynamics during FeCycle in subantarctic waters southeast of New Zealand. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(1):n/a–n/a. [I.2.3](#)
- FRIEDLINGSTEIN, P., DUFRESNE, J., COX, P. M. et RAYNER, P. (2003). How positive is the feedback between climate change and the carbon cycle? *Tellus B*, 55(2):692–700. [I](#)
- FRÖLICHER, T. L., SARMIENTO, J. L., PAYNTER, D. J., DUNNE, J. P., KRASTING, J. P. et WINTON, M. (2015). Dominance of the southern ocean in anthropogenic carbon and heat uptake in cmip5 models. *Journal of Climate*, 28(2):862–886. [I.7](#)
- FRÖLICHER, T. L., SARMIENTO, J. L., PAYNTER, D. J., DUNNE, J. P., KRASTING, J. P. et WINTON, M. (2015). Dominance of the Southern Ocean in Anthropogenic Carbon and Heat Uptake in CMIP5 Models. *Journal of Climate*, 28(2):862–886. [I.7](#)

- FUNG, I. Y., MEYN, S. K., TEGEN, I., DONEY, S. C., JOHN, J. G. et BISHOP, J. K. (2000). Iron supply and demand in the upper ocean. *Global Biogeochem. Cycles*, 14(1):281–295. [I.2.3](#), [III.3.1](#), [III.3.1](#)
- GASPAR, P., GRÉGORIS, Y. et LEFEVRE, J.-M. (1990). A Simple Eddy Kinetic Model for simulations of the Oceanic Vertical Mixing : Tests at Station Papa and Long-Term Upper Ocean Study Site. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 95(C9):16179–16193. [II.4.1](#), [IV.2](#)
- GATTUSO, J.-P., MAGNAN, A., BILLE, R., CHEUNG, W. W. L., HOWES, E. L., JOOS, E., ALLEMAND, D., BOPP, L., COOLEY, S. R., EAKIN, C. M., HOEGH-GULDBERG, O., KELLY, R. P., PORTNER, H.-O., ROGERS, A. D., BAXTER, J. M., LAFFOLEY, D., OSBORN, D., RANKOVIC, A., ROCHETTE, J., SUMAILA, U. R., TREYER, S. et TURLEY, C. (2015). Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, 349(6243):aac4722–aac4722. [IV.5](#)
- GEIDER, R. J. (1987). Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria : implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist*, 106(1):1–34. [II.4.3](#), [V.1](#)
- GEIDER, R. J., MACINTYRE, H. L. et KANA, T. M. (1996). A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 41(1):1–15. [III.2.1](#)
- GEIDER, R. J., MACINTYRE, H. L. et KANA, T. M. (1998). A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnology and Oceanography*, 43(4):679–694. [II.4.3](#)
- GEIDER, R. J., PLATT, T. et RAVEN, J. A. (1986). Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms : a synthesis. *Mar Ecol Prog Ser*, 30:93–104. [II.4.3](#)
- GENT, P. R. et MC WILLIAMS, J. C. (1990). Isopycnal Mixing in Ocean Circulation Models. *Journal of Physical Oceanography*, 20(1):150–155. [II.4.1](#), [IV.2](#)
- GILLE, S. T., CARRANZA, M. M. et CAMBRA, R. (2014). Wind-induced upwelling in the Kerguelen Plateau region. *Biogeosciences*, 11(22):6389–6400. [I.6](#)
- GRUBER, N., GLOOR, M., MIKALOFF FLETCHER, S. E., DONEY, S. C., DUTKIEWICZ, S., FOLLOWS, M. J., GERBER, M., JACOBSON, A. R., JOOS, E., LINDSAY, K., MENEMENLIS, D., MOUCHET, A., MÜLLER, S. A., SARMIENTO, J. L. et TAKAHASHI, T. (2009). Oceanic sources, sinks, and transport of atmospheric CO₂. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(1):n/a–n/a. [I](#), [I.7](#), [IV.1](#)
- GUIDI, L., CHAFFRON, S., BITTNER, L., EVEILLARD, D., LARHLIMI, A., ROUX, S., DARZI, Y., AUDIC, S., BERLINE, L., BRUM, J. R., COELHO, L. P., ESPINOZA, J. C. I., MALVIYA, S., SUNAGAWA, S., DIMIER, C., KANDELS-LEWIS, S., PICHERAL, M., POULAIN, J., SEARSON, S., STEMMANN, L., NOT, F., HINGAMP, P., SPEICH, S., FOLLOWS, M., KARP-BOSS, L., BOSS, E., OGATA, H., PESANT, S., WEISSENBACH, J., WINCKER, P., ACINAS, S. G., BORK, P., de VARGAS, C., IUDICONE, D., SULLIVAN, M. B., RAES, J., KARSENTI, E., BOWLER, C. et GORSKY, G. (2016). Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature*, 532(7600):465–470. [IV.4](#)
- GUINET, C., XING, X., WALKER, E., MONESTIEZ, P., MARCHAND, S., PICARD, B., JAUD, T., AUTHIER, M., COTTÉ, C., DRAGON, A. C., DIAMOND, E., ANTOINE, D., LOVELL, P., BLAIN, S., D'ORTENZIO, F. et CLAUSTRE, H. (2013). Calibration procedures and first dataset of Southern Ocean chlorophyll a profiles collected by elephant seals equipped with a newly developed CTD-fluorescence tags. *Earth System Science Data*, 5(1):15–29. [II.5](#), [II.5.2](#)
- HALL, A. et VISBECK, M. (2002). Synchronous variability in the Southern Hemisphere atmosphere, sea ice, and ocean resulting from the Annular Mode*. *Journal of Climate*, 15(21):3043–3057. [I.7](#)

- HOPPE, C. J. M., HASSLER, C. S., PAYNE, C. D., TORTELL, P. D., ROST, B. et TRIMBORN, S. (2013). Iron Limitation Modulates Ocean Acidification Effects on Southern Ocean Phytoplankton Communities. *PLoS ONE*, 8(11):e79890. [V.4.2](#)
- ITO, T., BRACCO, A., DEUTSCH, C., FRENZEL, H., LONG, M. et TAKANO, Y. (2015). Sustained growth of the Southern Ocean carbon storage in a warming climate. *Geophysical Research Letters*, 42(11):4516–4522. [I.7](#)
- JOHNSON, K. S., GORDON, R. M. et COALE, K. H. (1997). What controls dissolved iron concentrations in the world ocean? *Marine Chemistry*, 57(3):137–161. [I.2.3](#)
- JOHNSON, R., STRUTTON, P. G., WRIGHT, S. W., MCMINN, A. et MEINERS, K. M. (2013). Three improved satellite chlorophyll algorithms for the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 118(7):3694–3703. [II.5.2](#), [IV.2](#)
- JOUANDET, M. P., BLAIN, S., METZL, N., BRUNET, C., TRULL, T. W. et OBERNOSTERER, I. (2008). A seasonal carbon budget for a naturally iron-fertilized bloom over the Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):856–867. [I.2.2](#), [III.3.1](#)
- KATZ, M. E., WRIGHT, J. D., MILLER, K. G., CRAMER, B. S., FENNEL, K. et FALKOWSKI, P. G. (2005). Biological overprint of the geological carbon cycle. *Marine Geology*, 217(3-4):323–338. [V.3](#)
- KHATIWALA, S., PRIMEAU, F. et HALL, T. (2009). Reconstruction of the history of anthropogenic CO₂ concentrations in the ocean. *Nature*, 462(7271):346–349. [I](#)
- KHATIWALA, S., TANHUA, T., MIKALOFF FLETCHER, S., GERBER, M., DONEY, S. C., GRAVEN, H. D., GRUBER, N., MCKINLEY, G. A., MURATA, A., RÍOS, A. F. et SABINE, C. L. (2013). Global ocean storage of anthropogenic carbon. *Biogeosciences*, 10(4):2169–2191. [IV.1](#)
- KORB, R., WHITEHOUSE, M., ATKINSON, A. et THORPE, S. (2008). Magnitude and maintenance of the phytoplankton bloom at South Georgia : a naturally iron-replete environment. *Marine Ecology Progress Series*, 368:75–91. [I.1.2](#), [I.2.2](#)
- LANDSCHÜTZER, P., GRUBER, N., BAKKER, D. C. E. et SCHUSTER, U. (2014). Recent variability of the global ocean carbon sink. *Global Biogeochemical Cycles*, 28(9):927–949. [\(document\)](#), [II.5.1](#), [II.6](#), [IV.2](#)
- LANDSCHÜTZER, P., GRUBER, N., HAUMANN, F. A., RÖDENBECK, C., BAKKER, D. C., VAN HEUVEN, S., HOPPEMA, M., METZL, N., SWEENEY, C., TAKAHASHI, T. et OTHERS (2015). The reinvigoration of the Southern Ocean carbon sink. *Science*, 349(6253):1221–1224. [I](#), [I.7](#), [IV.3](#)
- LAVAUD, J., STRZEPEK, R. F. et KROTH, P. G. (2007). Photoprotection capacity differs among diatoms : possible consequences on the spatial distribution of diatoms related to fluctuations in the underwater light climate. *Limnology and Oceanography*, 52(3):1188–1194. [III.3](#)
- LE QUÉRE, C., MORIARTY, R., ANDREW, R. M., PETERS, G. P., CIAIS, P., FRIEDLINGSTEIN, P., JONES, S. D., SITCH, S., TANS, P., ARNETH, A., BODEN, T. A., BOPP, L., BOZEC, Y., CANADELL, J. G., CHINI, L. P., CHEVALLIER, F., COSCA, C. E., HARRIS, I., HOPPEMA, M., HOUGHTON, R. A., HOUSE, J. I., JAIN, A. K., JOHANNESSEN, T., KATO, E., KEELING, R. F., KITIDIS, V., KLEIN GOLDEWIJK, K., KOVEN, C., LANDA, C. S., LANDSCHÜTZER, P., LENTON, A., LIMA, I. D., MARLAND, G., MATHIS, J. T., METZL, N., NOJIRI, Y., OLSEN, A., ONO, T., PENG, S., PETERS, W., PFEIL, B., POULTER, B., RAUPACH, M. R., REGNIER, P., RÖDENBECK, C., SAITO, S., SALISBURY, J. E., SCHUSTER, U., SCHWINGER, J., SÉFÉRIAN, R., SEGSCHEIDER, J., STEINHOFF, T., STOCKER, B. D., SUTTON, A. J., TAKAHASHI, T., TILBROOK, B., van der WERF, G. R., VIOVY, N., WANG, Y.-P., WANNINKHOF, R., WILTSHIRE, A. et ZENG, N. (2015). Global carbon budget 2014. *Earth System Science Data*, 7(1):47–85. [I](#)

- LE QUÉRÉ, C., RAUPACH, M. R., CANADELL, J. G., Marland et AL., G., Le Quéré et AL., C., Le Quéré et AL., C., RAUPACH, M. R., CANADELL, J. G., MARLAND, G., BOPP, L., CIAIS, P., CONWAY, T. J., DONEY, S. C., FEELY, R. A., FOSTER, P., FRIEDLINGSTEIN, P., GURNEY, K., HOUGHTON, R. A., HOUSE, J. I., HUNTINGFORD, C., LEVY, P. E., LOMAS, M. R., MAJKUT, J., METZL, N., OMETTO, J. P., PETERS, G. P., PRENTICE, I. C., RANDERSON, J. T., RUNNING, S. W., SARMIENTO, J. L., SCHUSTER, U., SITCH, S., TAKAHASHI, T., VIOVY, N., van der WERF, G. R. et WOODWARD, F. I. (2009). Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nature Geoscience*, 2(12):831–836. [I](#)
- LE QUÉRÉ, C., RODENBECK, C., BUITENHUIS, E. T., CONWAY, T. J., LANGENFELDS, R., GOMEZ, A., LABUSCHAGNE, C., RAMONET, M., NAKAZAWA, T., METZL, N., GILLETT, N. et HEIMANN, M. (2007). Saturation of the Southern Ocean CO₂ Sink Due to Recent Climate Change. *Science*, 316(5832):1735–1738. [I](#), [I.7](#)
- LENGAIGNE, M., MADEC, G., MENKES, C. et ALORY, G. (2003). Impact of isopycnal mixing on the tropical ocean circulation. *Journal of Geophysical Research*, 108(C11). [II.4.1](#), [IV.2](#)
- LENTON, A. et MATEAR, R. J. (2007). Role of the Southern Annular Mode (SAM) in Southern Ocean CO₂ uptake. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(2):n/a–n/a. [I.7](#)
- LENTON, A., MATEAR, R. J. et TILBROOK, B. (2006). Design of an observational strategy for quantifying the Southern Ocean uptake of CO₂. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(4):n/a–n/a. [I](#), [IV.1](#)
- LENTON, A., TILBROOK, B., LAW, R. M., BAKKER, D., DONEY, S. C., GRUBER, N., ISHII, M., HOPPEMA, M., LOVENDUSKI, N. S., MATEAR, R. J., MCNEIL, B. I., METZL, N., MIKALOFF FLETCHER, S. E., MONTEIRO, P. M. S., RÖDENBECK, C., SWEENEY, C. et TAKAHASHI, T. (2013). Sea–air CO₂ fluxes in the Southern Ocean for the period 1990–2009. *Biogeosciences*, 10(6):4037–4054. ([document](#)), [I.7](#), [I.9](#), [I.8](#), [IV.1](#), [V.3](#)
- LEVY, M., BOPP, L., KARLESKIND, P., RESPLANDY, L., ETHE, C. et PINSARD, F. (2013). Physical pathways for carbon transfers between the surface mixed layer and the ocean interior. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(4):1001–1012. ([document](#)), [I.8](#), [III.2.3](#)
- LEVY, M., JAHN, O., DUTKIEWICZ, S. et FOLLOWS, M. J. (2014). Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence. *Limnology & Oceanography : Fluids & Environments*, 4(0):67–84. [V.2](#)
- LEVY, M. et MARTIN, A. P. (2013). The influence of mesoscale and submesoscale heterogeneity on ocean biogeochemical reactions. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(4):1139–1150. [II.4.1](#)
- LLORT, J. (2015). *Bloom phenology, mechanisms and future change in the Southern Ocean*. Global changes, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6. [II.3](#)
- LLORT, J., LÉVY, M., SALLÉE, J.-B. et TAGLIABUE, A. (2015). Onset, intensification, and decline of phytoplankton blooms in the Southern Ocean. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 72(6):1971–1984. [II.3](#), [II.3.4](#)
- LO MONACO, C., METZL, N., D’OVIDIO, E., LLORT-JORDI, J. et RIDAME, C. (2014). Rapid establishment of the CO₂ sink associated with Kerguelen’s bloom observed during the KEOPS2/OISO20 cruise. *Biogeosciences Discussions*, 11(12):17543–17578. [I.2.2](#), [I.6](#), [II.3.2](#), [III.1](#), [III.2.2](#), [III.2.3](#), [III.3.4](#)
- LO MONACO, C., METZL, N., POISSON, A., BRUNET, C. et SCHAUER, B. (2005). Anthropogenic CO in the Southern Ocean : Distribution and inventory at the Indian-Atlantic boundary (World Ocean Circulation Experiment line I6). *Journal of Geophysical Research*, 110(C6). [III.2.3](#)

- LONGHURST, A. R. et HARRISON, W. G. (1989). The biological pump : profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22(1):47–123. [I.2.2](#)
- LOVENDUSKI, N. S., GRUBER, N. et DONEY, S. C. (2008). Toward a mechanistic understanding of the decadal trends in the Southern Ocean carbon sink. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(3):n/a–n/a. [I](#)
- LOVENDUSKI, N. S., GRUBER, N., DONEY, S. C. et LIMA, I. D. (2007). Enhanced CO₂ outgassing in the Southern Ocean from a positive phase of the Southern Annular Mode. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(2):n/a–n/a. [I.7](#)
- LÉVY, M. (2015). Exploration of the critical depth hypothesis with a simple NPZ model. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil*, 72(6):1916–1925. [II.3](#), [II.3.4](#)
- LÉVY, M., IOVINO, D., RESPLANDY, L., KLEIN, P., MADEC, G., TRÉGUIER, A.-M., MASSON, S. et TAKAHASHI, K. (2012). Large-scale impacts of submesoscale dynamics on phytoplankton : Local and remote effects. *Ocean Modelling*, 43-44:77–93. [II.4.1](#)
- MADEC, G. (2008). NEMO ocean engine. *Note du pole de modélisation de l'Institut Pierre-Simon Laplace, France*, 27:1–217. [II.2.2](#), [II.4.1](#), [II.4.1](#), [IV.2](#)
- MAHADEVAN, A. (2016). The Impact of Submesoscale Physics on Primary Productivity of Plankton. *Annual Review of Marine Science*, 8(1):161–184. [II.4.1](#), [V.2](#)
- MAITI, K., CHARETTE, M. A., BUESSELER, K. O. et KAHRU, M. (2013). An inverse relationship between production and export efficiency in the Southern Ocean. *Geophysical Research Letters*, 40(8):1557–1561. [IV.3](#), [V.2](#)
- MAJKUT, J. D., CARTER, B. R., FROLICHER, T. L., DUFOUR, C. O., RODGERS, K. B. et SARMIENTO, J. L. (2014). An observing system simulation for Southern Ocean carbon dioxide uptake. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 372(2019): 20130046–20130046. [I](#)
- MARCHETTI, A., MALDONADO, M. T., LANE, E. S. et HARRISON, P. J. (2006). Iron requirements of the pennate diatom *Pseudonitzschia* : Comparison of oceanic (high-nitrate, low-chlorophyll waters) and coastal species. *Limnology and oceanography*, 51(5):2092–2101. [V.1](#), [V.4.1](#)
- MARINOV, I., DONEY, S. C. et LIMA, I. D. (2010). Response of ocean phytoplankton community structure to climate change over the 21st century : partitioning the effects of nutrients, temperature and light. *Biogeosciences*, 7(12):3941–3959. [V.4.2](#)
- MARINOV, I., GNANADESIKAN, A., TOGGWEILER, J. R. et SARMIENTO, J. L. (2006). The Southern Ocean biogeochemical divide. *Nature*, 441(7096):964–967. [IV.4](#)
- MARSHALL, J. et SPEER, K. (2012). Closure of the meridional overturning circulation through Southern Ocean upwelling. *Nature Geoscience*, 5(3):171–180. [I.1.2](#)
- MARTIN, H. J., FITZWATER, E. S. et GORDON, R. M. (1990). Iron Deficiency Limits Phytoplankton Growth in Antarctic Waters. *Global Biogeochemical Cycles*, 4(1):5–12. [I.2.3](#), [IV.1](#)
- MARTIN, J. H. (1990). Glacial-interglacial CO₂ change : The iron hypothesis. *Paleoceanography*, 5(1):1–13. [I.2.3](#)
- MARTIN, J. H., FITZWATER, E. S., GORDON, R. M., HUNTER, C. N. et TANNER, S. J. (1993). Iron, primary production and carbon-nitrogen flux studies during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 40(1):115–134. [I.2.3](#)

- MARTIN, J. H. et GORDON, R. M. (1988). Northeast Pacific iron distributions in relation to phytoplankton productivity. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 35(2):177–196. [I.2.3](#)
- MCGILlicuddy, D. J. (2016). Mechanisms of Physical-Biological-Biogeochemical Interaction at the Oceanic Mesoscale. *Annual Review of Marine Science*, 8(1):125–159. [II.4.1](#), [V.2](#)
- MCGILlicuddy, D. J., ROBINSON, A. R., SIEGEL, D. A., JANNASCH, H. W., JOHNSON, R., DICKEY, T. D., MCNEIL, J., MICHAELS, A. F. et KNAP, A. H. (1998). Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea. *Nature*, 394(6690):263–266. [II.4.1](#)
- MEASURES, C. I., LANDING, W. M., BROWN, M. T. et BUCK, C. S. (2008). High-resolution Al and Fe data from the Atlantic Ocean CLIVAR-CO2 Repeat Hydrography A16n transect : Extensive linkages between atmospheric dust and upper ocean geochemistry : A16n TRACE ELEMENTS. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(1):n/a–n/a. [I.2.3](#)
- MEASURES, C. I. et VINK, S. (2001). Dissolved Fe in the upper waters of the Pacific sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 48(19):3913–3941. [I.2.3](#)
- MEHRBACH, C., CULBERSON, C. H., HAWLEY, J. E. et PYTKOWICZ, R. M. (1973). Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnology and Oceanography*, 18:897–907. [I.5](#)
- MERLIVAT, L., BOUTIN, J. et ANTOINE, D. (2015). Roles of biological and physical processes in driving seasonal air–sea CO2 flux in the Southern Ocean : New insights from CARIOCA pCO2. *Journal of Marine Systems*, 147:9–20. [IV.3](#)
- METZL, N. (2009). Decadal increase of oceanic carbon dioxide in Southern Indian Ocean surface waters (1991–2007). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 56(8-10):607–619. [I](#), [I.6](#), [IV.1](#), [IV.3](#)
- METZL, N., BRUNET, C., JABAUD-JAN, A., POISSON, A. et SCHAUER, B. (2006). Summer and winter air–sea CO2 fluxes in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 53(9):1548–1563. [I.6](#), [IV.1](#)
- METZL, N., POISSON, A., LOUANCHI, F., BRUNET, C., SCHAUER, B. et BRES, B. (1995). Spatio-temporal distributions of air–sea fluxes of CO2 in the Indian and Antarctic oceans. *Tellus B*, 47(1-2):56–69. [I.6](#)
- MIKALOFF FLETCHER, S. E., GRUBER, N., JACOBSON, A. R., DONEY, S. C., DUTKIEWICZ, S., GERBER, M., FOLLOWS, M., JOOS, F., LINDSAY, K., MENEMENLIS, D., MOUCHET, A., MÜLLER, S. A. et SARMIENTO, J. L. (2006). Inverse estimates of anthropogenic CO2 uptake, transport, and storage by the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(2):n/a–n/a. [I](#), [I.7](#)
- MIKALOFF FLETCHER, S. E., GRUBER, N., JACOBSON, A. R., GLOOR, M., DONEY, S. C., DUTKIEWICZ, S., GERBER, M., FOLLOWS, M., JOOS, F., LINDSAY, K., MENEMENLIS, D., MOUCHET, A., MÜLLER, S. A. et SARMIENTO, J. L. (2007). Inverse estimates of the oceanic sources and sinks of natural CO2 and the implied oceanic carbon transport. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(1):n/a–n/a. [I](#)
- MILLERO, F. J. (1995). Thermodynamics of the carbon dioxide system in the oceans. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59(4):661–677. [I.5](#)
- MONGIN, M., MOLINA, E. et TRULL, T. W. (2008). Seasonality and scale of the Kerguelen plateau phytoplankton bloom : A remote sensing and modeling analysis of the influence of natural iron fertilization in the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):880–892. [I.9](#)

- MONGIN, M. M., ABRAHAM, E. R. et TRULL, T. W. (2009). Winter advection of iron can explain the summer phytoplankton bloom that extends 1000 km downstream of the Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Journal of Marine Research*, 67(2):225–237. [I.9](#), [III.2.3](#)
- MONGWE, N. P., CHANG, N. et MONTEIRO, P. M. (2016). The seasonal cycle as a mode to diagnose biases in modelled CO₂ fluxes in the Southern Ocean. *Ocean Modelling*, 106:90–103. [IV.1](#), [V.3](#)
- MONOD, J. (1942). *Recherches sur la croissance des cultures bacteriennes*. Paris, hermann édition. [II.2.3](#), [II.2.4](#)
- MONTEIRO, P., SCHUSTER, U., HOOD, M., LENTON, A., METZL, N., OLSEN, A., ROGERS, K., SABINE, C., TAKAHASHI, T., TILBROOK, B. et OTHERS (2009). A global sea surface carbon observing system : assessment of changing sea surface CO₂ and air-sea CO₂ fluxes. *Proceedings of the "OceanObs, 9*. [I](#)
- MONTEIRO, P. M. S., GREGOR, L., LÉVY, M., MAENNER, S., SABINE, C. L. et SWART, S. (2015). Intraseasonal variability linked to sampling alias in air-sea CO₂ fluxes in the Southern Ocean. *Geophysical Research Letters*, 42(20):8507–8514. [I](#), [IV.1](#)
- MOORE, C. M., MILLS, M. M., ARRIGO, K. R., BERMAN-FRANK, I., BOPP, L., BOYD, P. W., GALBRAITH, E. D., GEIDER, R. J., GUIEU, C., JACCARD, S. L., JICKELLS, T. D., LA ROCHE, J., LENTON, T. M., MAHOWALD, N. M., MARAÑÓN, E., MARINOV, I., MOORE, J. K., NAKATSUKA, T., OSCHLIES, A., SAITO, M. A., THINGSTAD, T. F., TSUDA, A. et ULLOA, O. (2013). Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. *Nature Geoscience*, 6(9):701–710. [I.2.3](#)
- MOORE, J. K. et ABBOTT, M. R. (2000). Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical research*, 105(C12). [I.1.2](#)
- MOORE, J. K., DONEY, S. C., GLOVER, D. M. et FUNG, I. Y. (2002). Iron cycling and nutrient-limitation patterns in surface waters of the World Ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 49(1):463–507. [I.2.3](#)
- NELSON, D. M., TRÉGUIER, P., BRZENSKI, M. A., LEYNAERT, A. et QUÉGUINER, B. (1995). Production and dissolution of biogenic silica in the ocean : revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochemical Cycles*, 9(3):359–372. [V.3](#)
- NICHOLSON, S.-A., LÉVY, M., LLORT, J., SWART, S. et MONTEIRO, P. M. S. (2016). Investigation into the impact of storms on sustaining summer primary productivity in the Sub-Antarctic Ocean : Storms Sustain Summer Primary Production. *Geophysical Research Letters*, 43(17):9192–9199. [III.4](#)
- ORSI, H., A., WHITWORTH III, T. et NOWLIN JR, D., W. (1995). On the Meridional Extent and Fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 42(5):641–673. [I.1.2](#), [IV.2](#)
- PAREKH, P., FOLLOWS, M. J. et BOYLE, E. (2004). Modeling the global ocean iron cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, 18(1):n/a–n/a. [I.2.3](#)
- PARK, Y.-H., DURAND, I., KESTENARE, E., ROUGIER, G., ZHOU, M., D’OVIDIO, E., COTTÉ, C. et LEE, J.-H. (2014). Polar Front around the Kerguelen Islands : An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 119(10):6575–6592. [II.3.2](#)
- PARK, Y.-H., FUDA, J.-L., DURAND, I. et NAVEIRA GARABATO, A. C. (2008a). Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):582–593. [I.6](#)

- PARK, Y.-H., ROQUET, F., DURAND, I. et FUDA, J.-L. (2008b). Large-scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):566–581. ([document](#)), [I.11](#), [I.9](#)
- PASQUER, B., METZL, N., GOOSSE, H. et LANCELOT, C. (2015). What drives the seasonality of air–sea CO₂ fluxes in the ice-free zone of the Southern Ocean : A 1d coupled physical–biogeochemical model approach. *Marine Chemistry*, 177:554–565. [V.1](#)
- PLANQUETTE, H., SANDERS, R. R., STATHAM, P. J., MORRIS, P. J. et FONES, G. R. (2011). Fluxes of particulate iron from the upper ocean around the Crozet Islands : A naturally iron-fertilized environment in the Southern Ocean : FLUXES PARTICULATE IRON CROZET. *Global Biogeochemical Cycles*, 25(2):n/a–n/a. [I.2.2](#)
- POISSON, A., METZL, N., BRUNET, C., SCHAUER, B., BRES, B., RUIZ-PINO, D. et LOUANCHI, F. (1993). Variability of sources and sinks of CO₂ in the Western Indian and Southern Oceans during the year 1991. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 98(C12):22759–22778. [I.6](#)
- POLLARD, R. T., SALTER, I., SANDERS, R. J., LUCAS, M. I., MOORE, C. M., MILLS, R. A., STATHAM, P. J., ALLEN, J. T., BAKER, A. R., BAKKER, D. C. E., CHARETTE, M. A., FIELDING, S., FONES, G. R., FRENCH, M., HICKMAN, A. E., HOLLAND, R. J., HUGHES, J. A., JICKELLS, T. D., LAMPITT, R. S., MORRIS, P. J., NÉDÉLEC, F. H., NIELSDÓTTIR, M., PLANQUETTE, H., POPOVA, E. E., POULTON, A. J., READ, J. F., SEEYAVE, S., SMITH, T., STINCHCOMBE, M., TAYLOR, S., THOMALLA, S., VENABLES, H. J., WILLIAMSON, R. et ZUBKOV, M. V. (2009). Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. *Nature*, 457(7229):577–580. [I.1.2](#), [I.2.2](#)
- POULTON, A. J., MARK MOORE, C., SEEYAVE, S., LUCAS, M. I., FIELDING, S. et WARD, P. (2007). Phytoplankton community composition around the Crozet Plateau, with emphasis on diatoms and Phaeocystis. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(18-20):2085–2105. [V.2](#)
- QUÉGUINER, B. (2013a). *Introduction à la Biogéochimie*. Aix-Marseille Université, institut pytheas édition. [V.5](#)
- QUÉGUINER, B. (2013b). Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 90:43–54. [III.3.1](#)
- RATNARAJAH, L., MELBOURNE-THOMAS, J., MARZLOFF, M. P., LANNUZEL, D., MEINERS, K. M., CHEVER, F., NICOL, S. et BOWIE, A. R. (2016). A preliminary model of iron fertilisation by baleen whales and Antarctic krill in the Southern Ocean : Sensitivity of primary productivity estimates to parameter uncertainty. *Ecological Modelling*, 320:203–212. [I.2.3](#)
- RESPLANDY, L., BOUTIN, J. et MERLIVAT, L. (2014). Observed small spatial scale and seasonal variability of the CO₂ system in the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 11(1):75–90. [IV.1](#)
- RINTOUL, S. R. (2009). Antarctic circumpolar current. *In Encyclopedia of Ocean Sciences (Second Edition)*. Elsevier. OCLC : 254761735. ([document](#)), [I.1](#)
- RINTOUL, S. R. et SOKOLOV, S. (2001). Baroclinic transport variability of the Antarctic Circumpolar Current south of Australia. *Journal of Geophysical Research*, 106:2815–2832. [I.1.2](#)
- RODGERS, K. B., AUMONT, O., FLETCHER, S. M., PLANCHEREL, Y., BOPP, L., MONTÉGUT, C. D. B., IUDICONE, D., KEELING, R. F., MADEC, G. et WANNINKHOF, R. (2014). Strong sensitivity of Southern Ocean carbon uptake and nutrient cycling to wind stirring. *Biogeosciences*, 11(15):4077–4098. [III.4](#), [V.2](#)

- ROSSO, I., HOGG, A. M., STRUTTON, P. G., KISS, A. E., MATEAR, R., KLOCKER, A. et van SEBILLE, E. (2014). Vertical transport in the ocean due to sub-mesoscale structures : Impacts in the Kerguelen region. *Ocean Modelling*, 80:10–23. [I.6](#)
- ROUSSEAU, C. et GREGG, W. (2013). Interannual Variation in Phytoplankton Primary Production at A Global Scale. *Remote Sensing*, 6(1):1–19. [IV.1](#)
- RUE, E. L. et BRULAND, K. W. (1995). Complexation of iron (III) by natural organic ligands in the Central North Pacific as determined by a new competitive ligand equilibration/adsorptive cathodic stripping voltammetric method. *Marine Chemistry*, 50(1):117–138. [I.2.3](#)
- SABINE, C. L., FEELY, R. A., GRUBER, N., KEY, R. M., LEE, K., BULLISTER, J. L., WANNINKHOF, R., WONG, C., WALLACE, D. W., TILBROOK, B. et OTHERS (2004). The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science*, 305(5682):367–371. [I](#), [I.7](#), [IV.1](#)
- SALLÉE, J.-B., MATEAR, R. J., RINTOUL, S. R. et LENTON, A. (2012). Localized subduction of anthropogenic carbon dioxide in the Southern Hemisphere oceans. *Nature Geoscience*, 5(8):579–584. [III.2.3](#)
- SALLÉE, J.-B., WIENDERS, N., SPEER, K. et MORROW, R. (2006). Formation of subantarctic mode water in the southeastern Indian Ocean. *Ocean Dynamics*, 56(5-6):525–542. [I.1.2](#), [III.2.3](#)
- SARMIENTO, J. L., GLOOR, M., GRUBER, N., BEAULIEU, C., JACOBSON, A. R., MIKALOFF FLETCHER, S. E., PACALA, S. et RODGERS, K. (2010). Trends and regional distributions of land and ocean carbon sinks. *Biogeosciences*, 7(8):2351–2367. [I.7](#)
- SARMIENTO, J. L. et GRUBER, N. (2006). *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton, N. J., princeton university press édition. [I](#), [I.5](#), [I.5](#)
- SARMIENTO, J. L., GRUBER, N., BRZENSKI, M. A. et DUNNE, J. P. (2004). High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature*, 427(6969):56–60. [I.1.2](#)
- SARMIENTO, J. L., HUGHES, T. M. C., STOUFFER, R. J. et MANABE, S. (1998). Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming. *Nature*, 393(6682):245–249. [I](#), [I.7](#)
- SARTHOU, G., TIMMERMANS, K. R., BLAIN, S. et TRÉGUER, P. (2005). Growth physiology and fate of diatoms in the ocean : a review. *Journal of Sea Research*, 53(1):25–42. [II.4.3](#), [III.2.5](#), [III.3.1](#), [III.3.1](#), [V.4.1](#)
- SARTHOU, G., VINCENT, D., CHRISTAKI, U., OBERNOSTERER, I., TIMMERMANS, K. R. et BRUSSAARD, C. P. (2008). The fate of biogenic iron during a phytoplankton bloom induced by natural fertilisation : Impact of copepod grazing. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):734–751. [I.2.3](#), [V.1](#)
- SAVOYE, N., TRULL, T., JACQUET, S., NAVEZ, J. et DEHAIRS, F. (2008). 234th-based export fluxes during a natural iron fertilization experiment in the Southern Ocean (KEOPS). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5-7):841–855. [I.2.2](#)
- SCHUSTER, U., WATSON, A., BATES, N., CORBIERE, A., GONZALEZ-DAVILA, M., METZL, N., PIERROT, D. et SANTANA-CASIANO, M. (2009). Trends in North Atlantic sea-surface fCO₂ from 1990 to 2006. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 56(8-10):620–629. [I.7](#)
- SHADWICK, E. H., TRULL, T. W., TILBROOK, B., SUTTON, A. J., SCHULZ, E. et SABINE, C. L. (2015). Seasonality of biological and physical controls on surface ocean CO₂ from hourly observations at the Southern Ocean Time Series site south of Australia. *Global Biogeochemical Cycles*, 29(2):223–238. [I.2.2](#), [I.6](#), [IV.1](#)

- SHEA, D. J., TRENBERTH, K. E. et REYNOLDS, R. W. (1992). A global monthly sea surface temperature climatology. *Journal of Climate*, 5(9):987–1001. [II.5.1](#)
- SHERR, E. et SHERR, B. (2007). Heterotrophic dinoflagellates : a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 352:187–197. [III.3.2](#)
- SHI, D., XU, Y., HOPKINSON, B. M. et MOREL, F. M. M. (2010). Effect of Ocean Acidification on Iron Availability to Marine Phytoplankton. *Science*, 327(5966):676–679. [V.4.2](#)
- SMETACEK, V. (1999). Diatoms and the ocean carbon cycle. *Protist*, 150(1):25–32. [IV.4](#)
- SMETACEK, V. (2001). EisenEx : international team conducts iron experiment in Southern Ocean. *U.S. JGOFS Newsletter*, 11(1):11–14. [I.2.3](#)
- SMETACEK, V., ASSMY, P. et HENJES, J. (2004). The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. *Antarctic Science*, 16(4):541–558. [III.2.4](#)
- SMETACEK, V., KLAAS, C., STRASS, V. H., ASSMY, P., MONTRESOR, M., CISEWSKI, B., SAVOYE, N., WEBB, A., D’OVIDIO, F., ARRIETA, J. M., BATHMANN, U., BELLERBY, R., BERG, G. M., CROOT, P., GONZALEZ, S., HENJES, J., HERNDL, G. J., HOFFMANN, L. J., LEACH, H., LOSCH, M., MILLS, M. M., NEILL, C., PEEKEN, I., RÖTTGERS, R., SACHS, O., SAUTER, E., SCHMIDT, M. M., SCHWARZ, J., TERBRÜGGEN, A. et WOLF-GLADROW, D. (2012). Deep carbon export from a Southern Ocean iron-fertilized diatom bloom. *Nature*, 487(7407):313–319. [I.2.2](#), [III.3.1](#)
- SMITH, R. C., MARTINSON, D. G., STAMMERJOHN, S. E., IANNUZZI, R. A. et IRESON, K. (2008). Bellingshausen and western Antarctic Peninsula region : Pigment biomass and sea-ice spatial/temporal distributions and interannual variability. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(18-19):1949–1963. [I.1.2](#)
- SPEER, K., RINTOUL, S. R. et SLOYAN, B. (2000). The diabatic Deacon Cell*. *Journal of physical oceanography*, 30(12):3212–3222. ([document](#)), [I.2](#)
- STRZEPEK, R., MALDONADO, M., HIGGINS, J., HALL, J., SAFI, K., WILHELM, S. et BOYD, P. (2005). Spinning the “ferrous wheel” : The importance of the microbial community in an iron budget during the fecycle experiment. *Global biogeochemical cycles*, 19(4). [I.2.3](#)
- STRZEPEK, R. F. et HARRISON, P. J. (2004). Photosynthetic architecture differs in coastal and oceanic diatoms. *Nature*, 431(7009):689–692. [III.3](#), [V.4.1](#)
- STRZEPEK, R. F., HUNTER, K. A., FREW, R. D., HARRISON, P. J. et BOYD, P. W. (2012). Iron-light interactions differ in Southern Ocean phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 57(4):1182–1200. [II.4.3](#), [III.3.1](#), [IV.1](#), [IV.2](#), [IV.4](#), [V.1](#)
- STRZEPEK, R. F., MALDONADO, M. T., HUNTER, K. A., FREW, R. D. et BOYD, P. W. (2011). Adaptive strategies by Southern Ocean phytoplankton to lessen iron limitation : Uptake of organically complexed iron and reduced cellular iron requirements. *Limnology and Oceanography*, 56(6):1983–2002. [II.4.3](#), [III.3.1](#), [III.3.1](#), [IV.1](#), [IV.2](#), [IV.4](#), [V.1](#), [V.4.1](#)
- SUNDA, W. G. et HUNTSMAN, S. A. (1995). Iron uptake and growth limitation in oceanic and coastal phytoplankton. *Marine Chemistry*, 50(1-4):189–206. [III.3.1](#)
- SUNDA, W. G. et HUNTSMAN, S. A. (1997). Interrelated influence of iron, light and cell size on marine phytoplankton growth. *Nature*, 390(6658):389–392. [III.3.1](#)

- SUNDA, W. G. et HUNTSMAN, S. A. (2011). Interactive effects of light and temperature on iron limitation in a marine diatom : Implications for marine productivity and carbon cycling. *Limnology and Oceanography*, 56(4):1475–1488. [V.4.2](#)
- SUNDA, W. G., SWIFT, D. G. et HUNTSMAN, S. A. (1991). Low iron requirement for growth in oceanic phytoplankton. *Nature*, 351:55–57. [V.4.1](#)
- SVERDRUP, H. U. (1953). On Conditions for the Vernal Blooming of Phytoplankton. *Journal du Conseil*, 18(3):287–295. [II.3](#)
- SÉFÉRIAN, R., IUDICONE, D., BOPP, L., ROY, T. et MADEC, G. (2012). Water Mass Analysis of Effect of Climate Change on Air–Sea CO₂ Fluxes : The Southern Ocean. *Journal of Climate*, 25(11):3894–3908. [I.7](#)
- TAGLIABUE, A., BOPP, L., ROCHE, D. M., BOUTTES, N., DUTAY, J.-C., ALKAMA, R., KAGEYAMA, M., MICHEL, E. et PAILLARD, D. (2009). Quantifying the roles of ocean circulation and biogeochemistry in governing ocean carbon-13 and atmospheric carbon dioxide at the last glacial maximum. *Climate of the Past*, 5(4):695–706. [I.7](#)
- TAGLIABUE, A., MTSALI, T., AUMONT, O., BOWIE, A. R., KLUNDER, M. B., ROYCHOUDHURY, A. N. et SWART, S. (2012). A global compilation of dissolved iron measurements : focus on distributions and processes in the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 9(6):2333–2349. [I.1.2](#)
- TAGLIABUE, A., SALLÉE, J.-B., BOWIE, A. R., LÉVY, M., SWART, S. et BOYD, P. W. (2014). Surface-water iron supplies in the Southern Ocean sustained by deep winter mixing. *Nature Geoscience*, 7(4):314–320. ([document](#)), [I](#), [I.2.3](#), [I.6](#)
- TAKAHASHI, T., BROECKER, W. S. et LANGER, S. (1985). Redfield Ratio Based on Chemical Data from Isopycnal Surfaces. *Journal of Geophysical Research*, 90(C4):6907–6924. [II.2.3](#)
- TAKAHASHI, T., FEELY, R. A., WEISS, R. F., WANNINKHOF, R. H., CHIPMAN, D. W., SUTHERLAND, S. C. et TAKAHASHI, T. T. (1997). Global air-sea flux of CO₂ : An estimate based on measurements of sea–air pCO₂ difference. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(16):8292–8299. [II.5.1](#)
- TAKAHASHI, T., OLAFSSON, J. et GODDARD, J. G. (1993). Seasonal Variation of CO₂ and Nutrients. *Global Biogeochemical Cycles*, 7(4):843–878. [I.4](#), [IV.2](#)
- TAKAHASHI, T., SUTHERLAND, S. C., SWEENEY, C., POISSON, A., METZL, N., TILBROOK, B., BATES, N., WANNINKHOF, R., FEELY, R. A., SABINE, C. et OTHERS (2002). Global sea–air CO₂ flux based on climatological surface ocean pCO₂, and seasonal biological and temperature effects. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 49(9):1601–1622. ([document](#)), [II.5.1](#), [II.5](#)
- TAKAHASHI, T., SUTHERLAND, S. C., WANNINKHOF, R., SWEENEY, C., FEELY, R. A., CHIPMAN, D. W., HALES, B., FRIEDERICH, G., CHAVEZ, F., SABINE, C., WATSON, A., BAKKER, D. C., SCHUSTER, U., METZL, N., YOSHIKAWA-INOUE, H., ISHII, M., MIDORIKAWA, T., NOJIRI, Y., KÖRTZINGER, A., STEINHOF, T., HOPPEMA, M., OLAFSSON, J., ARNARSON, T. S., TILBROOK, B., JOHANNESSEN, T., OLSEN, A., BELLERBY, R., WONG, C., DELILLE, B., BATES, N. et de BAAR, H. J. (2009). Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO₂, and net sea–air CO₂ flux over the global oceans. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 56(8-10):554–577. ([document](#)), [I](#), [I.6](#), [II.5.1](#), [II.5](#), [IV.1](#), [IV.2](#)
- TAKAHASHI, T., SWEENEY, C., HALES, B., CHIPMAN, D., NEWBERGER, T., GODDARD, J., IANNUZZI, R. et SUTHERLAND, S. (2012). The Changing Carbon Cycle in the Southern Ocean. *Oceanography*, 25(3):26–37. [IV.1](#)

- TERRY, K. L., HIRATA, J. et LAWS, E. A. (1983). Light-limited growth of two strains of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin : Chemical composition, carbon partitioning and the diel periodicity of physiological processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 68(3):209–227. [II.4.3](#)
- THOMALLA, S. J., FAUCHEREAU, N., SWART, S. et MONTEIRO, P. M. S. (2011). Regional scale characteristics of the seasonal cycle of chlorophyll in the Southern Ocean. *Biogeosciences*, 8(10):2849–2866. [I.2.2](#), [III.2.2](#)
- THOMPSON, D. W. et SOLOMON, S. (2002). Interpretation of recent Southern Hemisphere climate change. *Science*, 296(5569):895–899. [I.7](#)
- TIMMERMANN, R., GOOSSE, H., MADEC, G., FICHEFET, T., ETHE, C. et DULIÈRE, V. (2005). On the representation of high latitude processes in the ORCA-LIM global coupled sea ice–ocean model. *Ocean Modelling*, 8(1-2):175–201. [II.2.2](#), [II.4.1](#), [IV.2](#)
- TRIMBORN, S., HOPPE, C. J., TAYLOR, B. B., BRACHER, A. et HASSLER, C. (2015). Physiological characteristics of open ocean and coastal phytoplankton communities of Western Antarctic Peninsula and Drake Passage waters. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 98:115–124. [V.2](#), [V.4.1](#)
- TWINING, B. S., BAINES, S. B., FISHER, N. S. et LANDRY, M. R. (2004). Cellular iron contents of plankton during the Southern Ocean Iron Experiment (SOFEX). *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 51(12):1827–1850. [IV.4](#)
- VAN BEEK, P., BOURQUIN, M., REYSS, J.-L., SOUHOUT, M., CHARETTE, M. A. et JEANDEL, C. (2008). Radium isotopes to investigate the water mass pathways on the Kerguelen Plateau (Southern Ocean). *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(5):622–637. [III.2.3](#)
- van der MERWE, P., BOWIE, A. R., QUÉROUÉ, F., ARMAND, L., BLAIN, S., CHEVER, F., DAVIES, D., DEHAIRS, F., PLANCHON, E., SARTHOU, G., TOWNSEND, A. T. et TRULL, T. W. (2015). Sourcing the iron in the naturally fertilised bloom around the Kerguelen Plateau : particulate trace metal dynamics. *Biogeosciences*, 12(3):739–755. [I.2.3](#)
- VOLK, T. et HOFFERT, M. I. (1985). Ocean carbon pumps : Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂ : Natural Variations Archean to Present*, pages 99–110. [I.2.2](#)
- WAGENER, T., GUIEU, C., LOSNO, R., BONNET, S. et MAHOWALD, N. (2008). Revisiting atmospheric dust export to the Southern Hemisphere ocean : Biogeochemical implications. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2):n/a–n/a. [I.2.3](#)
- WANNINKHOF, R. (1992). Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean. *Journal of Geophysical Research : Oceans (1978–2012)*, 97(C5):7373–7382. [I.4](#), [IV.3](#)
- WEDEPOHL, K. H. (1995). The composition of the continental crust. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59(7):1217–1232. [I.2.3](#)
- WEISS, R. F. (1974). Carbon dioxide in water and seawater : the solubility of a non-ideal gas. *Marine Chemistry*, 2(3):203–215. [I.5](#)
- WHITWORTH III, T. (1983). Monitoring the transport of the Antarctic circumpolar current at Drake Passage. *Journal of Physical Oceanography*, 13(11):2045–2057. [I.1.2](#)

WHITWORTH III, T. et PETERSON, R. G. (1985). Volume transport of the Antarctic Circumpolar Current from bottom pressure measurements. *Journal of Physical Oceanography*, 15(6):810–816. [1.1.2](#)



Annexe

Seasonal variability of $p\text{CO}_2$ in the Southern Ocean : the key role of diatoms adaptation to low iron.

Manuscrit soumis à Geophysical Research Letters le 26/10/2016.

22 1. Introduction

23 The Southern Ocean is a key region for the global carbon cycle and the climate system, contributing
24 significantly to the uptake of both anthropogenic [*Sabine et al.*, 2004; *Khatiwala et al.*, 2013] and
25 natural carbon dioxide (CO₂) [*Metzl et al.*, 2006; *Takahashi et al.*, 2009]. But large uncertainties
26 remain regarding the drivers and magnitude of this uptake, in part due to the poor coverage of
27 observations at the seasonal time scale [*Lenton et al.*, 2006; *Metzl et al.*, 2006; *Gruber et al.*, 2009;
28 *Lenton et al.*, 2013]. The seasonal variability of pCO₂ is driven by a combination of biological,
29 physical and thermodynamical processes acting at different time scales, from seasonal to
30 subseasonal, and are also extremely variable in space [*Lenton et al.*, 2006; *Takahashi et al.*, 2012;
31 *Resplandy et al.*, 2014; *Shadwick et al.*, 2015; *Monteiro et al.*, 2015]. Modeling and disentangling
32 the balance between these different processes in the Southern Ocean has proved challenging. The
33 large spread in the phasing and amplitude of the pCO₂ seasonal cycles in different parts of the
34 Southern Ocean simulated by CMIP5 models is suggestive that models diverge in their
35 representation of the relative contribution of these processes [*Anav et al.*, 2013; *Lenton et al.*, 2013].
36 Reasons are unclear and causes seem to vary along each CMIP5 model. A recent study provided a
37 methodological framework to elucidate the reason for such large differences and demonstrated that
38 biology and the winter entrainment of CO₂ of an ocean biogeochemical model were underestimated
39 against the thermodynamic contribution (solubility effect) [*Mongwe et al.*, 2016].

40 An important specificity of the Southern Ocean is that it is the largest High Nutrient Low
41 Chlorophyll (HNLC) oceanic region, i.e. where large availability in macro-nutrients is associated
42 with relatively weak phytoplankton biomass. As hypothesized by *Martin et al.* (1990), and
43 confirmed by mesoscale Fe fertilization [*Boyd et al.*, 2007], insufficient iron is largely responsible
44 for limited phytoplankton growth in this region. Phytoplankton primary production in the Southern
45 Ocean is mainly due to diatoms, which have been estimated to contribute to as much as 89%
46 [*Rousseaux and Gregg*, 2013]. Laboratory culture studies suggest that diatom species in the
47 Southern Ocean have developed a specific adaptation strategy to local environmental conditions
48 [*Strzepek et al.*, 2011; *Strzepek et al.*, 2012]. More specifically in these cultures, the intracellular Fe
49 content and Fe:C ratios of four Southern Ocean diatoms were found to display exceptionally low
50 values, at least two fold lower than currently reported for oceanic algal species [*Strzepek et al.*,

51 2011]. When compared to diatom species of temperate latitudes, Southern Ocean diatoms were
52 found to require lower cellular iron concentrations and Fe:C ratios to achieve comparable growth
53 rates, their iron requirements decreasing or remaining relatively constant with decreasing light
54 [*Strzepek et al.*, 2012].

55 This adaptive strategy is currently not accounted for in biogeochemical models. It could have a
56 significant impact on both the biological pump and the seasonal variability of the air-sea CO₂
57 exchange but this impact has not been yet assessed. In this study, we show that this singular
58 Southern Ocean diatoms behavior, when implemented in a global ocean biogeochemical model,
59 significantly improves the phase and amplitude of the seasonal cycle of surface chlorophyll and
60 pCO₂ in the Southern Ocean.

61 2. Method

62 We used the hydrodynamical and biogeochemical model NEMO (Nucleus for European Modelling
63 of the Ocean) version 3.6 [*Madec*, 2008]. The model couples the ocean dynamical code OPA
64 [*Madec*, 2008], the sea-ice model LIM2 [*Timmermann et al.*, 2005], and the marine biogeochemical
65 model Pelagic Interaction Scheme for Carbon and EcosystemStudies (PISCES) [*Aumont et al.*,
66 2015]. We used NEMO in a configuration that covers the global ocean with a nominal horizontal
67 resolution of 2° with increased 0.5° latitudinal resolution at the equator (ORCA2 grid). The vertical
68 grid has 31 levels with 10 levels in the upper 100 m and adopts a partial step z-coordinate scheme.
69 Lateral mixing along isopycnal surfaces is computed as in *Lengaigne et al.* (2003). Baroclinic
70 instabilities follow the *Gent and McWilliams* [1990] parametrization and vertical mixing is
71 parameterized using the turbulent kinetic energy scheme [*Gaspar et al.*, 1990] as modified by
72 *Madec* [2008].

73 The dynamical state of the ocean simulated by NEMO drives the PISCES model in an offline mode
74 as described in *Aumont et al.* (2015). PISCES simulates the lower trophic levels of the marine
75 ecosystem with two phytoplankton compartments (diatoms and nanophytoplankton), two
76 zooplankton size-classes (microzooplankton and mesozooplankton) and the biogeochemical cycles
77 of carbon and of the main nutrients (N, P, Fe, and Si). Formulations of phytoplankton growth in
78 PISCES-v2 [*Aumont et al.*, 2015] adopt a mixed Monod-quota approach: Phytoplankton growth rate

79 is limited by the external availability in N, P and Si and by the internal availability in iron (Fe
80 quota), which means that the iron quota is variable. The iron limitation term of diatoms is modeled
81 according to a classical quota formulation:

$$L_{Fe}^P = \min\left(1, \max\left(0, \frac{\theta^{Fe,P} - \theta_{min}^{Fe,P}}{\theta_{opt}^{Fe,P}}\right)\right)$$

82 where $\theta^{Fe,P}$ is the Fe quota of phytoplankton (P). In this equation, the minimum iron quota, $\theta_{min}^{Fe,P}$,
83 denotes the minimum iron requirement of phytoplankton to achieve photosynthesis, respiration and
84 nitrate/nitrite reduction. In the standard version of the model, $\theta_{min}^{Fe,P}$ follows the parametrization
85 proposed by *Flynn and Hipkin* (1999) which predicts values typically comprised between 7 and 15
86 $\mu\text{molFe/molC}$ for diatoms in the Southern Ocean.

87 In order to account for the specific adaptation of diatoms to low iron environment in the Southern
88 Ocean, we modified the formulation of $\theta_{min}^{Fe,P}$ South of 30°S. More specifically, we fixed
89 $\theta_{min}^{Fe,P}$ at a constant value of 2 $\mu\text{molFe/molC}$ south of 45°S. This corresponds to the smallest ratio
90 that has been estimated in the culture studies of *Strzepek et al.* (2011) for four Southern Ocean
91 diatom types. The choice of a constant value reflects the independent light behavior displayed by
92 Southern Ocean diatoms [*Strzepek et al.*, 2012]. A transition zone was defined between 30°S and
93 45°S where a linear interpolation was applied between $\theta_{min}^{Fe,D}$ computed along *Flynn and Hipkin*
94 (1999) and the fixed minimum value.

95 The model was initialized with World Ocean Atlas annual climatologies for nutrients, GLODAP
96 annual climatologies for DIC and alkalinity and with preindustrial atmospheric CO₂ concentration
97 (280 ppm). Two model experiments have been performed: One with the standard version of the
98 model (CTL) and the other with the modifications described above (PHYSIO). Each model
99 configuration has been integrated for 3000 years to achieve a balanced state for the air-sea CO₂
100 fluxes. Following these spin-up runs, both experiments have been forced by historical atmospheric
101 CO₂ concentrations where atmospheric CO₂ concentration increased from 287.3 ppm (year 1860) to
102 378.6 ppm (year 2010).

103 The relative contribution of the thermodynamical, biological and physical processes to the seasonal
104 cycle of pCO₂ was decomposed into two main drivers of its variability: On one hand the solubility
105 effect and on the other hand the biological and physical factors. The relative contribution of

106 temperature (solubility effect) was computed following the formulation of *Takahashi et al.* (1993):

$$\frac{(\partial pCO_2/\partial T)}{pCO_2} = 0.0423 \text{ } ^\circ C^{-1}$$

107 The biological and physical relative contribution were deducted from the thermodynamical factor
108 and the seasonal values of pCO_2 .

109 To evaluate the model behavior, we used surface chlorophyll distribution from MODIS-Aqua
110 (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) Standard Mapped Images – Level 3 products
111 from 2002–2011 distributed by the Goddard Space Flight Center, projected onto a regular spatial
112 grid of 9 km and reprocessed with an algorithm adapted for the Southern Ocean (30°S–80°S)
113 [*Johnson et al.*, 2013]. A monthly climatology was computed for comparison with model outputs.
114 Months for which the spatial coverage of the data is less than 15% of the total area are assumed to
115 be insufficiently sampled to derive a meaningful mean value and are omitted. We used
116 reconstructed monthly maps of pCO_2 [*Landschützer et al.*, 2014] extrapolated from observations
117 synthesized in the Surface Ocean Carbon Atlas (SOCAT) version 2 (v2) [*Bakker et al.*, 2014]
118 database. This dataset has a spatial resolution of 1°x1° and covers the period from 1998 to 2011. A
119 monthly mean climatology centered on the year 2005 was computed to extract the seasonal cycle
120 trend from the inter-annual variability. We also used the climatology of surface pCO_2 observations
121 from *Takahashi et al.* (2009). This dataset has a resolution of 4°x5° and pCO_2 values are corrected
122 for the reference year 2000. To compare observations and model outputs, we have computed the
123 seasonal anomalies in ΔpCO_2 in the two climatologies derived from observations and in the two
124 model experiments. The annual mean value of ΔpCO_2 has been subtracted from these anomalies to
125 only retain the seasonal deviations.

126 The monthly mean values of ΔpCO_2 and surface chlorophyll (CHL) for observations and model
127 outputs were averaged over the SO region, defined as the entire oceanic region located south of the
128 Sub-Tropical Front (STF). The SO region was further decomposed into three sub-regions, the Sub-
129 Antarctic Zone (SAZ), the Polar Zone (PZ) and the Antarctic Zone (AZ). The boundaries between
130 these regions were determined from the front definitions proposed by *Orsi et al.* [1995] for the Sub-
131 Antarctic Front (SAF) and the Polar Front (PF). The SAZ lies between the STF and the SAF, the PZ
132 between the SAF and the PF and the AZ between the PF and the Antarctic coastline.

134 Globally, in the Southern Ocean, the phase and the amplitude of the seasonal cycle of $\Delta p\text{CO}_2$
135 simulated in the PHYSIO experiment are significantly closer to observations than those in the CTL
136 experiment (Figure 1a). Whereas the CTL experiment simulates a seasonal cycle characterized by
137 two low maximums in October and January, the seasonal cycle in the PHYSIO experiment has a
138 larger amplitude and exhibits a marked maximum in October and a minimum in February. The
139 $\Delta p\text{CO}_2$ seasonal cycle amplitude in the PHYSIO experiment is however smaller (by 5 μatm) than
140 that estimated from observations and one month belatedly. The surface chlorophyll concentrations
141 simulated in the PHYSIO experiment are closer to observations with a more contrasted seasonal
142 cycle than the CTL experiment (Figure 1b). Yet the summer peak bloom occurs one month too
143 early and is underestimated by about $0.1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$.

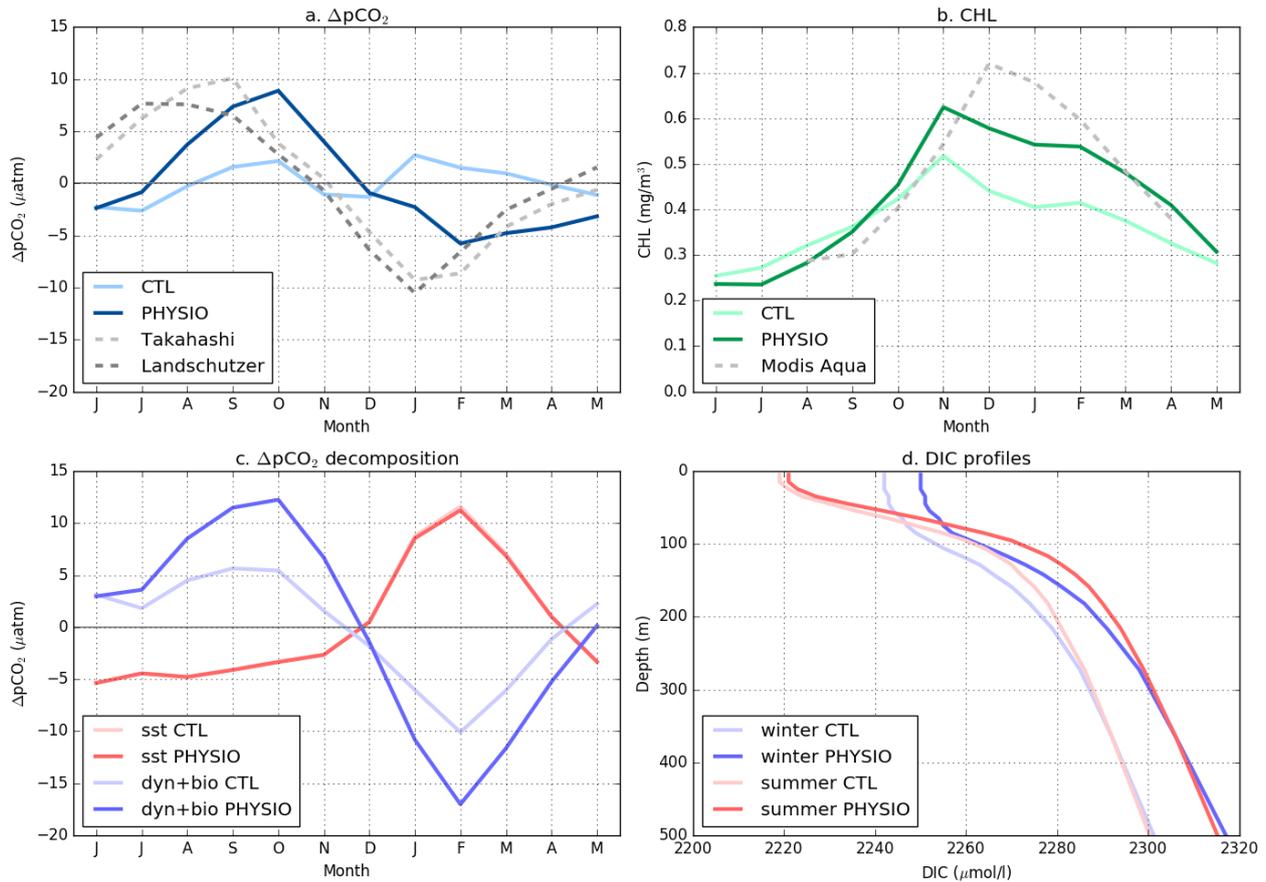


Figure 1. Seasonal cycles from June to May in the Southern Ocean (South of the Sub-Tropical Front) of (a) $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{ocean}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$) from observations (dashed lines, grey), CTL experiment (light blue) and PHYSIO experiment (dark blue), (b) surface chlorophyll concentration (mg/m^3) from remote sensing observations (dashed line, grey), CTL experiment (light green) and PHYSIO experiment (dark green), (c) thermodynamical (sst) and both biological and dynamical (dyn+bio) relative contributions to the seasonal cycle of $p\text{CO}_2$; The light red (CTL) and the dark red (PHYSIO) curves denote the thermodynamical factor. The biological and physical factors are displayed in light blue (CTL) and dark blue (PHYSIO), and (d) summer (red) and winter (blue) vertical profiles of DIC for the CTL experiment (light colors) and the PHYSIO experiment (dark colors). Monthly data in ice-covered areas are omitted.

144 The longer and stronger bloom in the PHYSIO experiment drives a more intense DIC uptake
 145 through photosynthesis than in the CTL experiment. This larger uptake is associated with a larger
 146 carbon export, driving a stronger vertical gradient of DIC (Figure 1d). This biological pump has a
 147 major impact on the seasonal evolution of $p\text{CO}_2$, changing the balance between the biological,
 148 physical and thermodynamical factors that drive its variability. This can be seen in the
 149 decomposition between the thermodynamical control on $\Delta p\text{CO}_2$ (i.e., the solubility effect linked to
 150 the relative rates of change of the sea surface temperature, and computed following *Takahashi et*
 151 *al.*, 1993) and the other factors, i.e. biological consumption and physical supplies of DIC (Figure
 152 1c).

153 In summer (between December and February), warmer temperatures tend to increase oceanic $p\text{CO}_2$.
154 This thermodynamical effect is balanced by the biological uptake of DIC that tends to decrease
155 surface $p\text{CO}_2$. In the PHYSIO experiment, the biological effect is stronger than the
156 thermodynamical effect, leading to a decrease in $p\text{CO}_2$. In the CTL experiment, with a weaker
157 biological uptake but similar thermodynamical effect, the net effect results in a weak increase in
158 $p\text{CO}_2$. In winter (from June to October), the thermodynamical effect is less variable than in summer
159 and $p\text{CO}_2$ increases in response to the physical supply of DIC, essentially through entrainment. This
160 physical supply is larger in the PHYSIO experiment, due to the larger summer vertical gradient in
161 DIC. In winter, the vertical gradient profiles of DIC in both experiments are almost identical
162 supporting this interpretation.

163 The larger amplitude of the $\Delta p\text{CO}_2$ seasonal cycle in the PHYSIO experiment compared to the CTL
164 experiment is thus due to both a larger contribution of the biological uptake (in summer) and of the
165 physical supply of DIC (in winter), with the same order of magnitude (around $7 \mu\text{atm}$). It should be
166 noted that the one month belated maximum of $\Delta p\text{CO}_2$ in the PHYSIO experiment could result from
167 a delayed stratification of the mixed layer in September. This is suggested by the decrease of $\Delta p\text{CO}_2$
168 in the observations that starts as early as September (Figure 1a) whereas winter mixing is still acting
169 until October in both experiments (Figure 1c).

170 This averaged behavior is somehow contrasted between the three hydrological provinces SAZ, PZ
171 and AZ (Figure 2). It is particularly in the SAZ and the PZ that the two experiments show the
172 largest differences (Figures 2a and 2b).

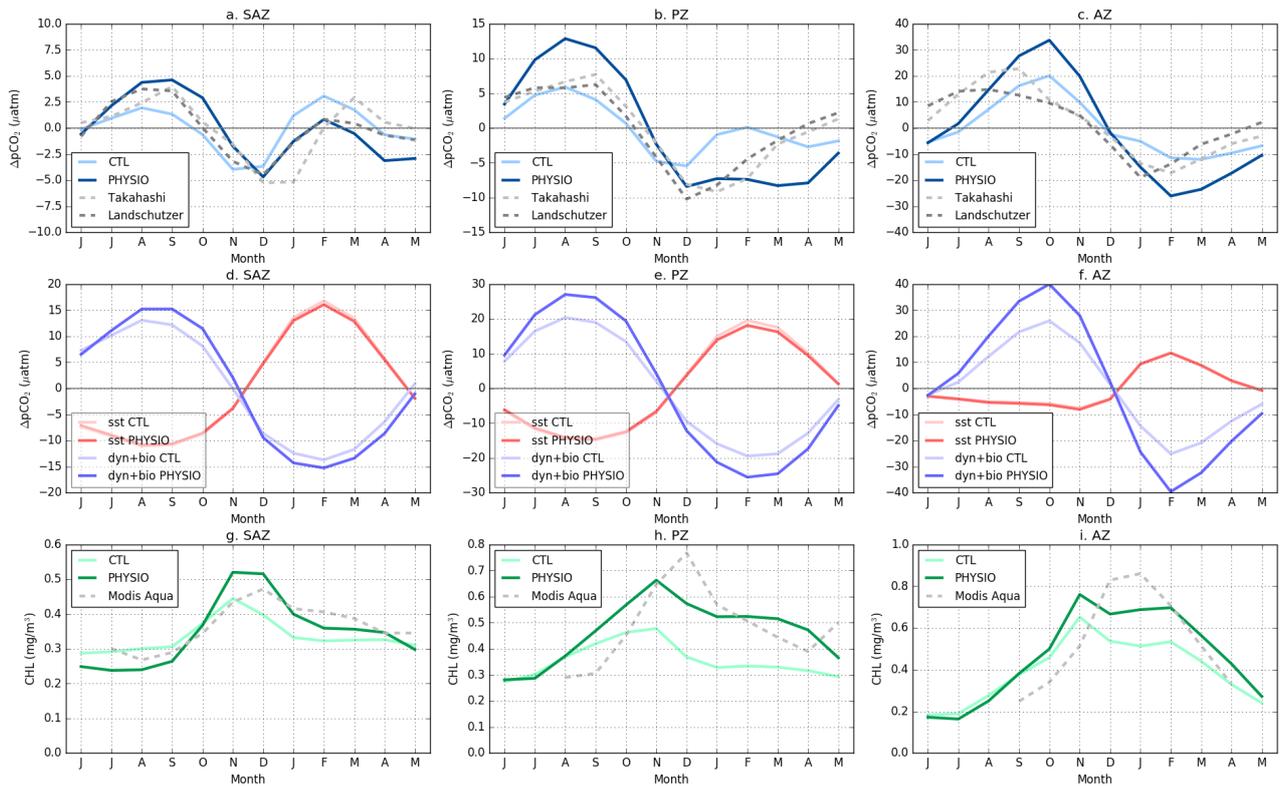


Figure 2. Seasonal cycles from June to May of the zonal average of (a, b, c) $\Delta p\text{CO}_2$ ($p\text{CO}_2^{\text{ocean}} - p\text{CO}_2^{\text{atm}}$), (d, e, f) thermodynamical (sst) and both biological and dynamical (dyn+bio) relative contributions to the seasonal cycle of $p\text{CO}_2$ and (g, h, i) surface chlorophyll concentration (mg/m^3) from remote sensing observations (dashed line, grey), CTL experiment (light green) and PHYSIO experiment (dark green). On panels (a, b, c), the dashed grey lines shows the observations; The light blue and the dark blue curves correspond to the CTL and PHYSIO experiments, respectively. On panels (d, e, f), the light red (CTL) and the dark red (PHYSIO) curves denote the thermodynamical factor. The biological and physical factors are displayed in light blue (CTL) and dark blue (PHYSIO). The panels on the left hand side (a, d, g) correspond to the Sub-Antarctic Zone (SAZ), the panels in the middle column (b, e, h) to the Polar Zone (PZ) and the panels on the right hand side (c, f, i) show the Antarctic Zone (AZ). Ice covered areas are not included in the computation of the zonal means.

173 The observed $\Delta p\text{CO}_2$ seasonal cycle in the SAZ (Figure 2a) is characterized by a double peak which
 174 is representative of the transition between the oligotrophic warm waters of the subtropics and the
 175 more productive waters of the SAZ [Metzl, 2009; Merlivat et al., 2015]. The summer peak ensues
 176 from the warming of surface waters (solubility effect) whereas the winter maximum results from the
 177 vertical mixing of subsurface waters rich in DIC. In the PHYSIO experiment, the summer peak is
 178 lower and the winter peak is larger than in the CTL experiment. This highlights a shift to a slightly
 179 stronger biological regime in summer and an increase of the winter mixing contribution (Figure 2d).
 180 The PHYSIO experiment simulates a biological pump in the same range of efficiency as the
 181 observations, since the amplitude of the seasonal cycles are similar.

182 In the PZ, the seasonal cycle of $\Delta p\text{CO}_2$ in the CTL experiment shows a double peak (Figure 2b).

183 This strongly contrasts with the observations which are characterized by a minimum in summer
184 followed by a single maximum in winter. This shows that the biological pump and vertical mixing
185 control the seasonal evolution of $\Delta p\text{CO}_2$ in the observations, but that in the CTL experiment they
186 are not strong enough to balance the solubility effect. In comparison, the seasonal cycle in the
187 PHYSIO experiment shows a better agreement with the observations, the relative contribution of
188 both biology and winter mixing increasing significantly (Figure 2e). In particular, the seasonal cycle
189 does not exhibit a double peak anymore. However some differences remain. The predicted
190 amplitude of the $\Delta p\text{CO}_2$ seasonal evolution is about 30% larger than in the observations. Moreover,
191 whereas the observed $\Delta p\text{CO}_2$ starts to increase in January, the simulated one only increases after
192 April. This bias in the PHYSIO experiment is produced by the excessive duration of the summer
193 phytoplankton bloom (Figure 2h). It could also come from a weaker and later deepening of the
194 mixed layer which would drive an insufficient entrainment of DIC-rich subsurface waters at the
195 beginning of fall.

196 In the AZ (Figure 2c), the amplitude of the $\Delta p\text{CO}_2$ seasonal cycle simulated in the PHYSIO
197 experiment is 1.5 and 1.7 times larger than in the climatologies of Takahashi and Landschützer,
198 respectively. In contrast, the amplitude of the $\Delta p\text{CO}_2$ seasonal cycle simulated in the CTL
199 experiment is smaller than in the two climatologies. This suggests that the biological drawdown of
200 DIC during the favorable season is too large in the PHYSIO experiment (Figure 2f). Yet, in the
201 latter, the seasonal variations of surface chlorophyll are slightly underestimated (Figure 2i). A
202 potential explanation to these apparently contradicting features is that the model predicts a realistic
203 magnitude for primary productivity but that the export of carbon to the interior of the ocean is too
204 efficient. Indeed, it has been suggested that the Southern Ocean is characterized by a low vertical
205 transfer efficiency of export, whose causes remain elusive [Maiti *et al.*, 2013].

206 Figure 3 shows the annual mean air-sea CO_2 fluxes for 2010, for three zonal domains and for the
207 whole Southern Ocean. To be consistent with the zonal analysis of Landschützer *et al.* [2015], we
208 have computed the integrated air-sea CO_2 flux zonally i.e. without considering hydrological
209 provinces and defined SAZ from 35°S to 50°S, PZ from 50°S to 55°S, AZ from 55°S to 80°S and
210 SO south of 35°S. Observations and modeled integrated flux are computed using the formulation of
211 the gas transfer coefficient proposed by [Wanninkhof, 1992].

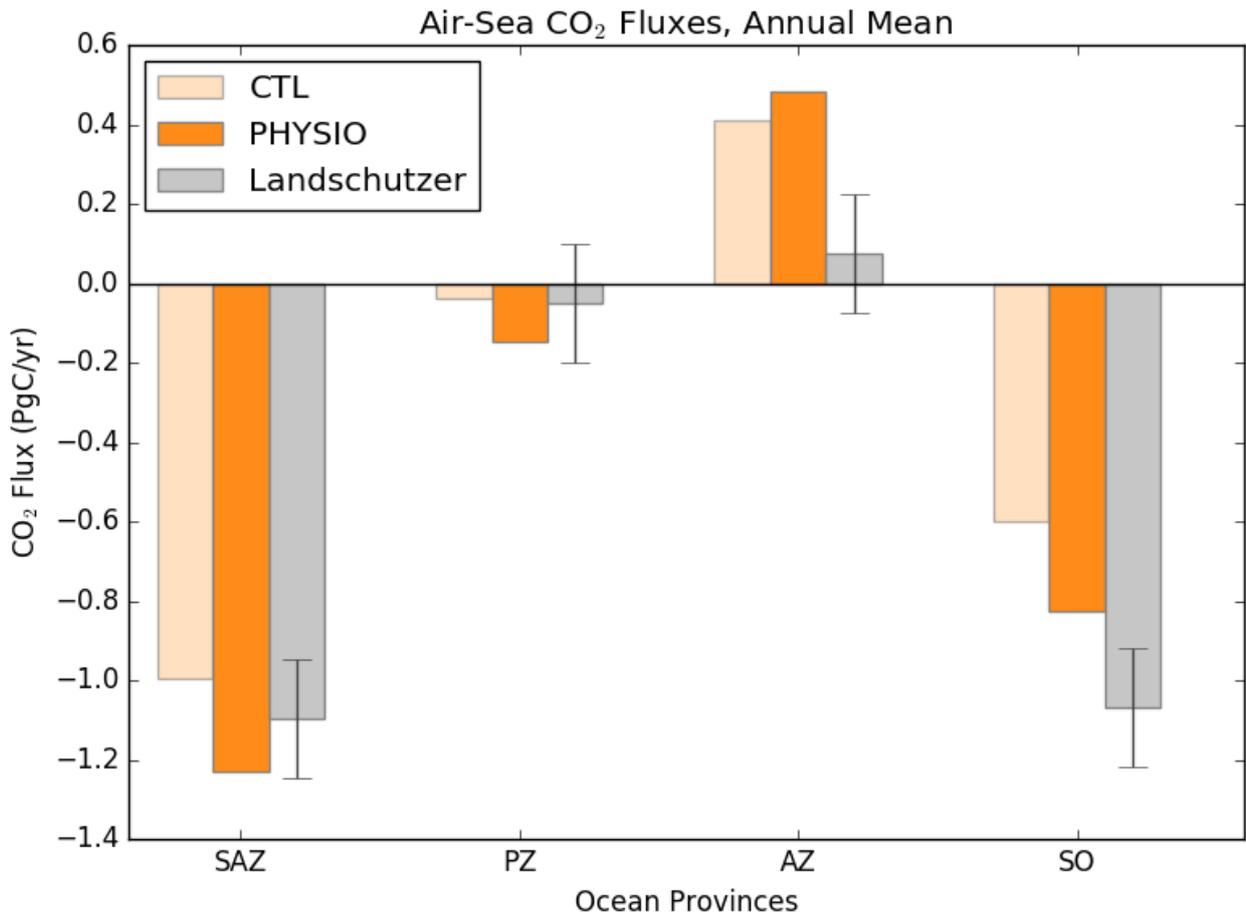


Figure 3. Zonal comparison of the annual mean of air-sea CO₂ flux (PgC/yr) between CTL experiment (light orange), PHYSIO experiment (dark orange) and observations (light grey) for 2010. Observation error bars are overprinted in dark grey.

212 Taking into account the diatom physiological adaptation to Fe limited availability increases the
 213 carbon uptake and has a significant impact on the annual budget of air-sea CO₂ exchange in each
 214 zone (Figure 3). The stronger contribution of the biological component in the PHYSIO experiment
 215 enhances the carbon pump in the SAZ and the PZ relative to the CTL experiment. In both regions,
 216 annual mean fluxes are 0.15 Pg C yr⁻¹ and 0.1 Pg C yr⁻¹ larger than observations, respectively, but
 217 remain within the range of uncertainties estimated to be ± 0.15 Pg C yr⁻¹. The main discrepancy
 218 between model and observations is in the AZ. The sea to air outgassing flux of carbon is much
 219 larger than estimated from observations, about 6 times larger in the PHYSIO experiment. The new
 220 parametrization does not improve the model performance, and in fact even substantially degrades it.
 221 The increased degassing of carbon in the PHYSIO experiment is explained by a stronger export of
 222 carbon to the deep ocean in the SAZ and in the PZ which is brought back to the surface by
 223 upwelling in the AZ. Globally, the air-sea CO₂ flux estimated from the PHYSIO experiment for the
 224 whole Southern Ocean is slightly underestimated (mainly because of the biased representation of

225 the carbon source in the AZ) but closer to the estimate based on observations than in the CTL
226 experiment.

227 4. Discussion

228 Taking into account the adaptive strategy of diatoms to low iron concentrations in the Southern
229 Ocean allowed us to improve the representation of the subtle balance between biological, dynamical
230 and thermodynamical contributions to the pCO₂ seasonal variability in the PISCES biogeochemical
231 model. Resolving properly the relative contribution of each process for each hydrological province
232 is challenging because of the high sensitivity of ΔpCO_2 to these contributions. We partially
233 reconciled the model with the observed seasonal variability of pCO₂ and surface chlorophyll in both
234 SAZ and PZ and broadly in the whole SO. In summer, high primary production and weak vertical
235 mixing in the upper ocean drive pCO₂ to low values and low winter primary production and intense
236 winter mixing lead to high pCO₂ values, counterbalancing the solubility effect in both regions and
237 in the Southern Ocean.

238 Our study suggests that diatoms growth rate could be more efficient than previously thought in
239 HNLC waters of the Southern Ocean. This efficiency is inherent to their physiological adaptive
240 strategy to the low iron concentrations and to their ability to maintain a relatively high growth rate
241 in spite of low iron availability [Strzepek *et al.*, 2011]. This physiological distinctive feature, which
242 is not yet integrated in biogeochemical models, fosters diatoms relative to other species and sustains
243 a more significant and contributing biological pump with a major impact on the surface pCO₂
244 seasonality. We modeled this adaptive strategy using a very simple parameterization which
245 improves quite significantly the model behavior. This is a promising first step in our understanding
246 and representation of the role played by the biological component in this region which plays a
247 critical role for the carbon cycle [Arrigo *et al.*, 1998; Marinov *et al.*, 2006].

248 However, in the AZ, our results point out a discrepancy in the representation of the pCO₂ seasonal
249 cycle between the model and the observations where the model overestimates the amplitude of the
250 seasonal variations of pCO₂. It should be noted, however, that the data coverage in fall and winter in
251 this region is particularly sparse and is not sufficient to well constrain the winter end member of the
252 seasonal cycle [Bakker *et al.*, 2014]. As a consequence of this insufficient data coverage, especially
253 during the unfavorable season, the observed seasonal cycle should be considered with care.

254 This study suggests that diatoms could have a decisive role on air-sea CO₂ flux variability but
255 uncertainties remain. The simple formulation adopted in our modeling study revealed the great
256 sensitivity of surface chlorophyll and pCO₂ to how iron physiology of phytoplankton is represented.
257 It also points out some important unresolved issues. Our proposed parameterization does not rely on
258 a grounded mechanistic understanding of the involved physiological processes. We imposed a
259 single minimum iron quota for diatoms in iron limited areas south of 45°S. Actually, the Southern
260 Ocean is characterized by a strong spatial and temporal heterogeneity which is reflected by a high
261 variability in the values of the Fe:C quota [Twining *et al.*, 2004]. Furthermore, our study relies on
262 findings from only two laboratory studies [Strzepek *et al.*, 2011; Strzepek *et al.*, 2012]. How this
263 adaptive strategy operates and evolves in function of the iron availability, for which species and
264 what is the regional disparity of this strategy are questions that need to be addressed in order to be
265 able to properly resolve this adaptive response at the basin scale of the Southern Ocean.

266 Diatoms are an important group in marine environments and a key phytoplankton group for the
267 carbon cycle [Smetacek, 1999]. Our modeling study suggests that this group may control to a large
268 extent the seasonal evolution of pCO₂ in the Southern Ocean. It is thus critical to better understand
269 their physiology and their spatial and temporal distribution in that region. However, other species
270 may also play an important role in the Southern Ocean like Phaeocystis [Arrigo, 1999; DiTullio *et*
271 *al.*, 2000] or may have developed adaptive strategies to support the specific conditions of the
272 Southern Ocean, although dedicated studies are lacking hitherto. Unfortunately, disentangling the
273 relative contribution from each species and groups to the carbon uptake is still an open question as
274 too few observations in the Southern Ocean are available to quantify it clearly. Plankton networks
275 are largely unknown in the whole ocean and their complexity remains far from being properly
276 modeled [Guidi *et al.*, 2016].

277 **5. Conclusion**

278 Our results highlight the potential crucial role that diatom physiology plays on the seasonal
279 variability of pCO₂ in the Southern Ocean. In that region, diatoms appear to be able to very
280 efficiently adapt their intracellular Fe requirements to the low iron availability. Our model suggests
281 that this adaptive strategy plays a key role for the carbon uptake in the upper ocean, and its export to

282 the ocean's interior. Resolving the seasonal variability of pCO₂ in the Southern Ocean was possible
283 by decoupling iron availability and phytoplankton intracellular requirements in the PISCES model
284 demonstrating the necessity to simulate specific biological features at regional or basin scales. To
285 improve our understanding of the key processes that control both the carbon and the iron cycles in
286 the Southern Ocean, sustained in situ observations are needed associated to process-oriented
287 laboratory experiments. It is also essential to explore if this diatoms adaptive strategy could occur in
288 other iron limited regions like in the north Pacific. Such effort is mandatory if one wants to improve
289 the predictive capability of the ocean biogeochemical models. How will biological processes and
290 the phytoplankton ecosystem structure in the Southern Ocean respond to climate change and other
291 stressors factors is central to quantify the future evolution of the oceanic carbon sink and higher
292 trophic resources [Bopp *et al.*, 2013; Gattuso *et al.*, 2015]. A recent study suggested that climate
293 change may increase primary production and the abundance of heavily silicified diatoms in the SAZ
294 [Boyd *et al.*, 2015] designating diatoms as an even possibly stronger key player in the future. This
295 points out to urgently improve our understanding of this phytoplankton group.

296 **Acknowledgments**

297 The model experiments were set up by Christian Ethé. We thank Claire Lo Monaco, Laurent Bopp
298 and Bruno Delesalle for their help. pCO₂ data were retrieved at
299 http://cdiac.ornl.gov/ftp/oceans/spco2_1998_2011_ETH_SOM-FFN and at
300 http://cdiac.ornl.gov/ftp/oceans/LDEO_Database/Version_2009/. The corrected ocean color product
301 was retrieved from Australia's Integrated Marine Observing System (IMOS: <http://imos.org.au/>).
302 The version of the NEMO code used for this study is freely available at [http://www.nemo-](http://www.nemo-ocean.eu/)
303 [ocean.eu/](http://www.nemo-ocean.eu/). The simulations were performed at IDRIS (France). This work has been partly funded by
304 the ANR SOBUMS project. The model data used are accessible on request to R. Person.

305 **References**

Anav, A., P. Friedlingstein, M. Kidston, L. Bopp, P. Ciais, P. Cox, C. Jones, M. Jung, R. Myneni,
and Z. Zhu (2013), Evaluating the Land and Ocean Components of the Global Carbon Cycle
in the CMIP5 Earth System Models, *J. Clim.*, 26(18), 6801–6843, doi:10.1175/JCLI-D-12-
00417.1.

- Arrigo, K. R. (1999), Phytoplankton Community Structure and the Drawdown of Nutrients and CO₂ in the Southern Ocean, *Science*, 283(5400), 365–367, doi:10.1126/science.283.5400.365.
- Arrigo, K. R., D. Worthen, A. Schnell, and M. P. Lizotte (1998), Primary production in Southern Ocean waters, *J. Geophys. Res. Oceans*, 103(C8), 15587–15600, doi:10.1029/98JC00930.
- Aumont, O., C. Ethé, A. Tagliabue, L. Bopp, and M. Gehlen (2015), PISCES-v2: an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies, *Geosci. Model Dev. Discuss.*, 8(2), 1375–1509, doi:10.5194/gmdd-8-1375-2015.
- Bakker, D. C. E. et al. (2014), An update to the Surface Ocean CO₂ Atlas (SOCAT version 2), *Earth Syst. Sci. Data*, 6(1), 69–90, doi:10.5194/essd-6-69-2014.
- Bopp, L. et al. (2013), Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: projections with CMIP5 models, *Biogeosciences*, 10(10), 6225–6245, doi:10.5194/bg-10-6225-2013.
- Boyd, P. W. et al. (2007), Mesoscale Iron Enrichment Experiments 1993-2005: Synthesis and Future Directions, *Science*, 315(5812), 612–617, doi:10.1126/science.1131669.
- Boyd, P. W. et al. (2015), Physiological responses of a Southern Ocean diatom to complex future ocean conditions, *Nat. Clim. Change*, doi:10.1038/nclimate2811.
- DiTullio, G. R., J. M. Grebmeier, K. R. Arrigo, M. P. Lizotte, D. H. Robinson, A. Leventer, J. P. Barry, M. L. VanWoert, and R. B. Dunbar (2000), Rapid and early export of Phaeocystis antarctica blooms in the Ross Sea, Antarctica, *Nature*, 404(6778), 595–598.
- Flynn, K. J., and C. R. Hipkin (1999), Interactions between iron, light, ammonium, and nitrate: insights from the construction of a dynamic model of algal physiology, *J. Phycol.*, 35(6), 1171–1190.
- Gaspar, P., Y. Gregoris, and J.-M. Lefevre (1990), A simple eddy kinetic energy model for simulations of the oceanic vertical mixing: Tests at station Papa and Long-Term Upper Ocean Study site, *J. Geophys. Res. Oceans*, 95(C9), 16179–16193.
- Gattuso, J.-P. et al. (2015), Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios, *Science*, 349(6243), aac4722–aac4722, doi:10.1126/science.aac4722.
- Gent, P. R., and J. C. McWilliams (1990), Isopycnal Mixing in Ocean Circulation Models, *J. Phys. Oceanogr.*, 20(1), 150–155.
- Gruber, N. et al. (2009), Oceanic sources, sinks, and transport of atmospheric CO₂, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 23(1), n/a–n/a, doi:10.1029/2008GB003349.
- Guidi, L. et al. (2016), Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean, *Nature*, 532(7600), 465–470, doi:10.1038/nature16942.
- Johnson, R., P. G. Strutton, S. W. Wright, A. McMinn, and K. M. Meiners (2013), Three improved satellite chlorophyll algorithms for the Southern Ocean, *J. Geophys. Res. Oceans*, 118(7), 3694–3703, doi:10.1002/jgrc.20270.

- Khatiwala, S. et al. (2013), Global ocean storage of anthropogenic carbon, *Biogeosciences*, 10(4), 2169–2191, doi:10.5194/bg-10-2169-2013.
- Landschützer, P., N. Gruber, D. C. E. Bakker, and U. Schuster (2014), Recent variability of the global ocean carbon sink, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 28(9), 927–949, doi:10.1002/2014GB004853.
- Landschützer, P. et al. (2015), The reinvigoration of the Southern Ocean carbon sink, *Science*, 349(6253), 1221–1224.
- Lengaigne, M., G. Madec, C. Menkes, and G. Alory (2003), Impact of isopycnal mixing on the tropical ocean circulation, *J. Geophys. Res.*, 108(C11), doi:10.1029/2002JC001704.
- Lenton, A., R. J. Matear, and B. Tilbrook (2006), Design of an observational strategy for quantifying the Southern Ocean uptake of CO₂, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 20(4), n/a-n/a, doi:10.1029/2005GB002620.
- Lenton, A. et al. (2013), Sea–air CO₂ fluxes in the Southern Ocean for the period 1990–2009, *Biogeosciences*, 10(6), 4037–4054, doi:10.5194/bg-10-4037-2013.
- Madec, G. (2008), NEMO ocean engine, *Note Pole Modélisation Inst. Pierre-Simon Laplace Fr.*, 27, 1–217.
- Maiti, K., M. A. Charette, K. O. Buesseler, and M. Kahru (2013), An inverse relationship between production and export efficiency in the Southern Ocean, *Geophys. Res. Lett.*, 40(8), 1557–1561, doi:10.1002/grl.50219.
- Marinov, I., A. Gnanadesikan, J. R. Toggweiler, and J. L. Sarmiento (2006), The Southern Ocean biogeochemical divide, *Nature*, 441(7096), 964–967, doi:10.1038/nature04883.
- Martin, J. H., S. Fitzwater E., and M. Gordon R. (1990), Iron Deficiency Limits Phytoplankton in Antarctic Waters, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 5–12.
- Merlivat, L., J. Boutin, and D. Antoine (2015), Roles of biological and physical processes in driving seasonal air–sea CO₂ flux in the Southern Ocean: New insights from CARIOCA pCO₂, *J. Mar. Syst.*, 147, 9–20, doi:10.1016/j.jmarsys.2014.04.015.
- Metzl, N. (2009), Decadal increase of oceanic carbon dioxide in Southern Indian Ocean surface waters (1991–2007), *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(8–10), 607–619, doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.007.
- Metzl, N., C. Brunet, A. Jabaud-Jan, A. Poisson, and B. Schauer (2006), Summer and winter air–sea CO₂ fluxes in the Southern Ocean, *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.*, 53(9), 1548–1563, doi:10.1016/j.dsr.2006.07.006.
- Mongwe, N. P., N. Chang, and P. M. S. Monteiro (2016), The seasonal cycle as a mode to diagnose biases in modelled CO₂ fluxes in the Southern Ocean, *Ocean Model.*, 106, 90–103, doi:10.1016/j.ocemod.2016.09.006.
- Monteiro, P. M. S., L. Gregor, M. Lévy, S. Maenner, C. L. Sabine, and S. Swart (2015), Intraseasonal variability linked to sampling alias in air–sea CO₂ fluxes in the Southern Ocean, *Geophys. Res. Lett.*, 42(20), 8507–8514, doi:10.1002/2015GL066009.

- Orsi, A., H., T. Whitworth III, and W. Nowlin Jr D. (1995), On the Meridional Extent and Fronts of the Antarctic Circumpolar Current, *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.*, 42(5), 641–673.
- Resplandy, L., J. Boutin, and L. Merlivat (2014), Observed small spatial scale and seasonal variability of the CO₂ system in the Southern Ocean, *Biogeosciences*, 11(1), 75–90, doi:10.5194/bg-11-75-2014.
- Rousseaux, C., and W. Gregg (2013), Interannual Variation in Phytoplankton Primary Production at A Global Scale, *Remote Sens.*, 6(1), 1–19, doi:10.3390/rs6010001.
- Sabine, C. L. et al. (2004), The oceanic sink for anthropogenic CO₂, *Science*, 305(5682), 367–371.
- Shadwick, E. H., T. W. Trull, B. Tilbrook, A. J. Sutton, E. Schulz, and C. L. Sabine (2015), Seasonality of biological and physical controls on surface ocean CO from hourly observations at the Southern Ocean Time Series site south of Australia, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 29(2), 223–238, doi:10.1002/2014GB004906.
- Smetacek, V. (1999), Diatoms and the ocean carbon cycle, *Protist*, 150(1), 25–32.
- Strzepek, R. F., M. T. Maldonado, J. L. Higgins, J. Hall, K. Safi, S. W. Wilhelm, and P. W. Boyd (2005), Spinning the “Ferrous Wheel”: The importance of the microbial community in an iron budget during the FeCycle experiment: MICROBIAL IRON RECYCLING, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 19(4), n/a-n/a, doi:10.1029/2005GB002490.
- Strzepek, R. F., M. T. Maldonado, K. A. Hunter, R. D. Frew, and P. W. Boyd (2011), Adaptive strategies by Southern Ocean phytoplankton to lessen iron limitation: Uptake of organically complexed iron and reduced cellular iron requirements, *Limnol. Oceanogr.*, 56(6), 1983–2002, doi:10.4319/lo.2011.56.6.1983.
- Strzepek, R. F., K. A. Hunter, R. D. Frew, P. J. Harrison, and P. W. Boyd (2012), Iron-light interactions differ in Southern Ocean phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 57(4), 1182–1200, doi:10.4319/lo.2012.57.4.1182.
- Takahashi, T., J. Olafsson, and J. G. Goddard (1993), Seasonal Variation of CO₂ and Nutrients, *Glob. Biogeochem. Cycles*, 7(4), 843–878.
- Takahashi, T. et al. (2009), Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO₂, and net sea–air CO₂ flux over the global oceans, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 56(8–10), 554–577, doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.009.
- Takahashi, T., C. Sweeney, B. Hales, D. Chipman, T. Newberger, J. Goddard, R. Iannuzzi, and S. Sutherland (2012), The Changing Carbon Cycle in the Southern Ocean, *Oceanography*, 25(3), 26–37, doi:10.5670/oceanog.2012.71.
- Timmermann, R., H. Goosse, G. Madec, T. Fichefet, C. Ette, and V. Dulière (2005), On the representation of high latitude processes in the ORCA-LIM global coupled sea ice–ocean model, *Ocean Model.*, 8(1–2), 175–201, doi:10.1016/j.ocemod.2003.12.009.
- Twining, B. S., S. B. Baines, N. S. Fisher, and M. R. Landry (2004), Cellular iron contents of plankton during the Southern Ocean Iron Experiment (SOFeX), *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.*, 51(12), 1827–1850, doi:10.1016/j.dsr.2004.08.007.

Wanninkhof, R. (1992), Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean, *J. Geophys. Res. Oceans* 1978–2012, 97(C5), 7373–7382.

Titre : Étude par la modélisation de la production primaire planctonique, processus majeur de la variabilité saisonnière de la pression partielle de CO₂ dans l'océan Austral

Résumé : Le cycle saisonnier est le principal mode de variabilité de la pression partielle océanique de surface du dioxyde de carbone ($p\text{CO}_2$) dans l'océan Austral. Les processus physiques et biologiques qui sous-tendent les variations saisonnières de la $p\text{CO}_2$ sont bien connus mais encore mal représentés dans les modèles de biogéochimie et de circulation océanique. Comprendre sa variabilité et la résoudre avec une bonne concordance est un pré-requis pour effectuer des bilans de carbone et réaliser des projections climatiques pertinentes. A ce titre, l'océan Austral est une région cruciale qui absorbe entre 10% et 15% des émissions anthropique de CO₂. Toutefois sa compréhension est entourée de nombreuses zones d'ombres et inconnues de par sa situation géographique polaire hostile et de sa dynamique biogéochimique singulière. Ici, je présente une étude des processus qui contribuent au cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ réalisée au moyen d'une configuration 1D du modèle NEMO-PISCES. Les résultats obtenus ont permis de révéler le rôle majeur de la production primaire et celui déterminant de la limitation par le fer, caractéristique de l'océan Austral, au sein du cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$. J'ai montré que, des deux groupes du phytoplancton représentés dans le modèle, celui des diatomées se distinguait significativement dans sa contribution à l'intensité de la production primaire et de la pompe biologique. Ce groupe est largement présent dans les eaux australes et présente une singularité physiologique qui lui permet de s'affranchir partiellement de la limitation par le fer pour conserver des taux de croissance élevés. Cette faculté d'adaptation aux conditions environnementales spécifiques de l'océan Austral a été, dans un premier temps, testée dans la configuration 1D montrant d'encourageants résultats sur la variabilité des échanges air-mer de CO₂. Dans un deuxième temps, j'ai implémenté cette adaptation physiologique dans la configuration globale 3D du modèle NEMO-PISCES. Aux échelles du bassin et de la saison, les résultats obtenus permettent de corriger significativement les biais jusqu'à présent simulés par le modèle pour le cycle saisonnier de la $p\text{CO}_2$ mais aussi de réévaluer, dans l'océan Austral, le rôle de la production primaire dans le cycle du carbone. Cette faculté d'adaptation aux facteurs environnementaux des espèces de diatomées de l'océan Austral n'avait jamais été prise en compte dans les modèles globaux de biogéochimie et de circulation océanique et permet d'intégrer plus justement le rôle de mitigation de l'effet de serre de l'océan Austral dans le système climatique. Plus largement, ceci conduit à s'interroger sur la faculté d'adaptation des écosystèmes de cette région-clé face au changement climatique.

Mots clés : océan Austral, dioxyde de carbone, pression partielle, production primaire, cycle saisonnier, pompe biologique, diatomées, modélisation.