

# L'océan et le climat

## 1.1.1 Formation des océans

Il y a 4.5 milliards d'années, la Terre était une sphère de poussières et de débris cosmiques qui, sous l'effet de leur masse, se sont peu à peu agglomérés. Puis, la jeune Terre a continué à disperser sa chaleur dans l'atmosphère primitive. L'eau, déjà présente, ne pouvait l'être que sous forme gazeuse en raison de la température. Cependant, il y a environ 4 milliards d'années, la température de l'atmosphère a diminué et est descendue sous les 100°C. L'eau a alors pu condenser et former lacs, mers et océans par l'intermédiaire de pluies diluviennes. Le décor est planté, reste à s'y installer...

## 1.1.2 Les océans, berceau de la vie

L'océan primitif disposait de toutes les caractéristiques nécessaires à l'apparition de la vie et, dans un premier temps, à la création de molécules simples. Celles-ci se sont accumulées dans l'océan, formant ce que l'on appelle la « soupe primitive ». Dans ce milieu propice, les premières algues microscopiques sont apparues vers 3.7 milliards d'années, dans les eaux tièdes et peu profondes. Ces algues, comme tous les végétaux, utilisaient du dioxyde de carbone et rejetaient du dioxygène dans l'atmosphère. Elles ont peu à peu colonisé une grande partie des océans et se sont agglomérées sous forme de constructions calcaires appelées « stromatolites », que l'on peut encore observer de nos jours sur certaines côtes, en particulier australiennes (Figure 1.1.1). Le dioxygène, dégagé en grande quantité et sur une longue période, s'est accumulé dans l'atmosphère, contribuant à la création d'une Terre propice à l'apparition d'êtres vivants de plus en plus complexes, jusqu'à ceux que nous connaissons aujourd'hui.

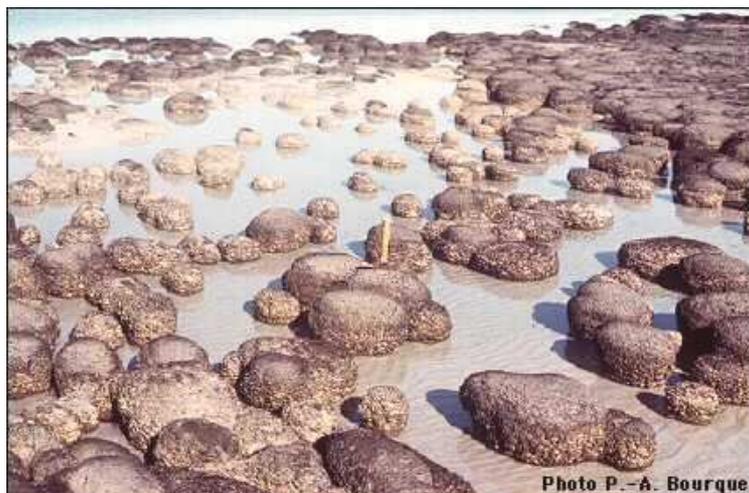


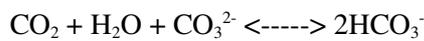
Figure 1.1.1 : Colonnes stromatolitiques à Shark Bay, au Nord Ouest de l'Australie

### *1.1.3 Rôles des océans dans le climat actuel*

De nos jours encore, l'océan joue un rôle essentiel dans l'équilibre de la 'machine climatique' qu'il est essentiel de comprendre et d'évaluer globalement. La première interaction de l'océan avec le climat s'effectue de façon mécanique par l'intermédiaire des courants. Ainsi, les eaux tropicales reçoivent une grande quantité d'énergie qui est transportée vers les plus hautes latitudes. Ces masses d'eau chaude se refroidissent et s'évaporent au contact de l'air froid, puis s'alourdissent, engendrant ainsi les courants qui transportent les composés dissous ou les algues marines...

Conjointement à l'action mécanique des courants, les océans jouent les rôles de réservoirs, de puits ou de sources, pour de nombreux éléments chimiques, régulant ainsi leur composition dans l'atmosphère. Pour illustrer ce rôle de régulation, le cas du carbone est particulièrement adapté en raison de son importance bien connue dans l'effet de serre. Le carbone anthropique émis dans l'atmosphère participe également au réchauffement des températures observé ces dernières années (rapport IPCC). Il joue donc un rôle clé dont il est essentiel de connaître les paramètres régulateurs.

Pour bien comprendre la place des océans dans la régulation du carbone (Figure 1.1.2), il faut savoir que le système océanique en contient environ 50 fois plus que le réservoir atmosphérique. Ce carbone est stocké dans l'océan par l'intermédiaire de processus chimiques dépendant de paramètres comme la température, la biologie ou les mouvements de masses d'eau. Ainsi, le processus de solubilité permet de dissoudre directement l'excès de CO<sub>2</sub> atmosphérique dans les eaux de surface lorsque les conditions sont favorables. Ceci s'effectue par une réaction avec l'eau (H<sub>2</sub>O), les carbonates (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>) et bicarbonates (2HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) :



A l'échelle globale, l'océan pompe du CO<sub>2</sub> dans les régions tempérées et aux hautes latitudes, et en rejette une moins grande quantité au niveau des tropiques, ce processus étant fortement dépendant de la température. La solubilité est toutefois une voie lente et limitée de stockage du carbone car elle s'effectue uniquement dans la couche superficielle de l'océan, seule à être en contact régulier avec l'atmosphère.

Une deuxième voie de stockage passe par ce que l'on appelle la 'pompe biologique'. En effet, les océans sont peuplés d'une végétation principalement constituée de phytoplancton. Ce terme regroupe l'ensemble des organismes végétaux microscopiques incapables de maintenir une distribution spatiale indépendante de celle des masses d'eau qui les contiennent. On les trouve dans toutes les eaux de surface du globe et ils peuvent représenter jusqu'à 95% de la production primaire marine. Ils comportent de nombreux groupes aux particularités propres mais aux caractéristiques végétales communes. Leur rôle de premier maillon de la chaîne alimentaire marine et de régulation des espèces chimiques dans l'océan en fait un domaine de recherche essentiel et passionnant.

Lors de leur croissance, les cellules de phytoplancton absorbent du carbone par le processus de la photosynthèse : chaque plante utilise la lumière, le dioxyde de carbone et l'eau pour créer sa propre matière et se nourrir. Les cellules de phytoplancton absorbent ainsi pendant leur croissance des nutriments (dont les principaux sont les phosphates, les nitrates, la silice et le fer) et fixent du carbone tout en rejetant de l'oxygène. À leur mort, ou lors de l'excrétion de débris, une partie du carbone fixé se dissout et forme ce que l'on appelle le DOC (Dissolved Organic Carbon), ou se regroupe sous forme d'agrégats dits POC (Particulate Organic Carbon) qui coulent et exportent le carbone dans les couches profondes des océans. Une partie de ces particules sera ainsi stockée dans les sédiments, tandis qu'une autre retrouvera la surface après une très longue période, par les processus physiques (courants,

mélanges, ou mouvement du manteau) extrêmement lents. En bout de chaîne, les DOC et POC sont reminéralisés sous forme de DIC (Dissolved Inorganic Carbon) par l'intermédiaire d'autres organismes (bactéries) ou par les rayons ultra-violet.

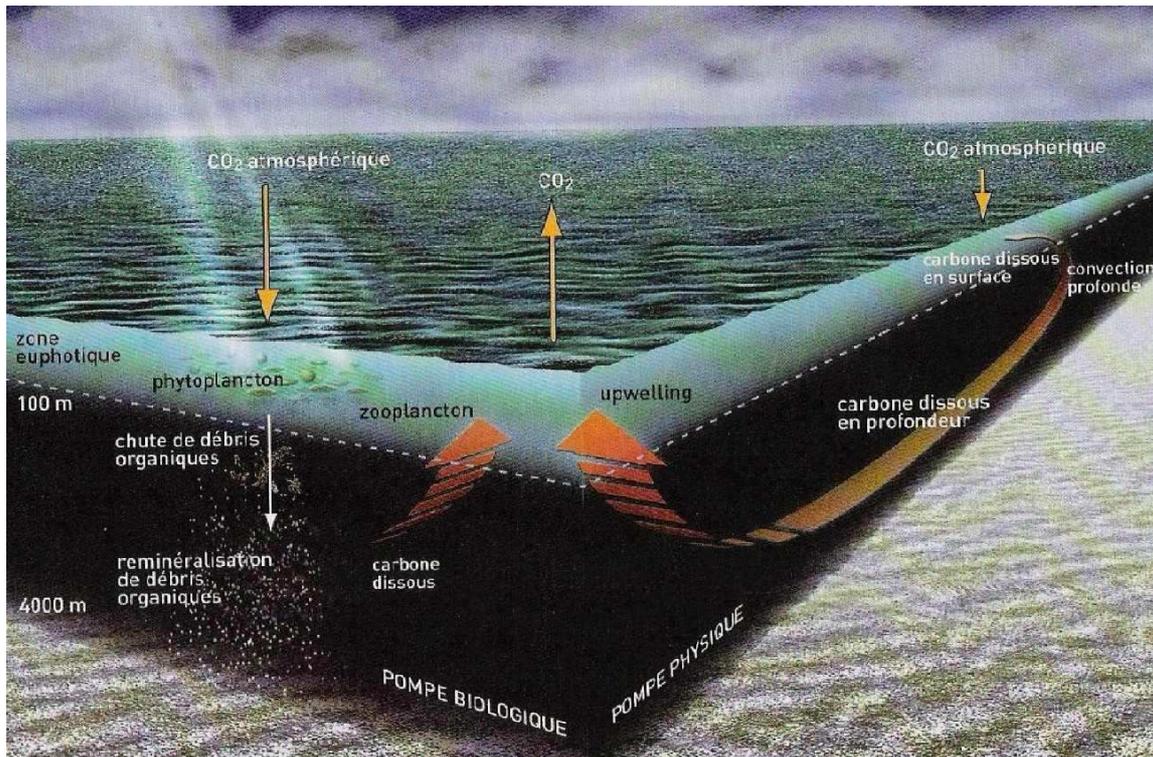
#### ***1.1.4 Importance de la biologie marine pour le changement climatique futur***

On sait aujourd'hui que l'océan a la capacité d'absorber le supplément anthropique à l'échelle des siècles à venir (Bolin and Eriksson, 1959), ce qui n'est pas le cas du réservoir atmosphérique qui, d'après nos connaissances actuelles, risque d'être rapidement saturé (Cox et al., 2000, Friedlingstein et al., 2001). Les processus de régulation du carbone via l'océan sont donc une des clefs de la régulation du carbone dans l'atmosphère. Cependant, le problème réside dans la vitesse à laquelle l'océan peut stocker le surplus de carbone (Broecker and Takahashi, 1977, Archer et al., 1997). Ne perdons pas de vue également que ce qui régule ces mécanismes est dépendant d'éléments qui pourraient bien évoluer rapidement, rendant l'océan plus ou moins efficace dans son rôle de pompe...

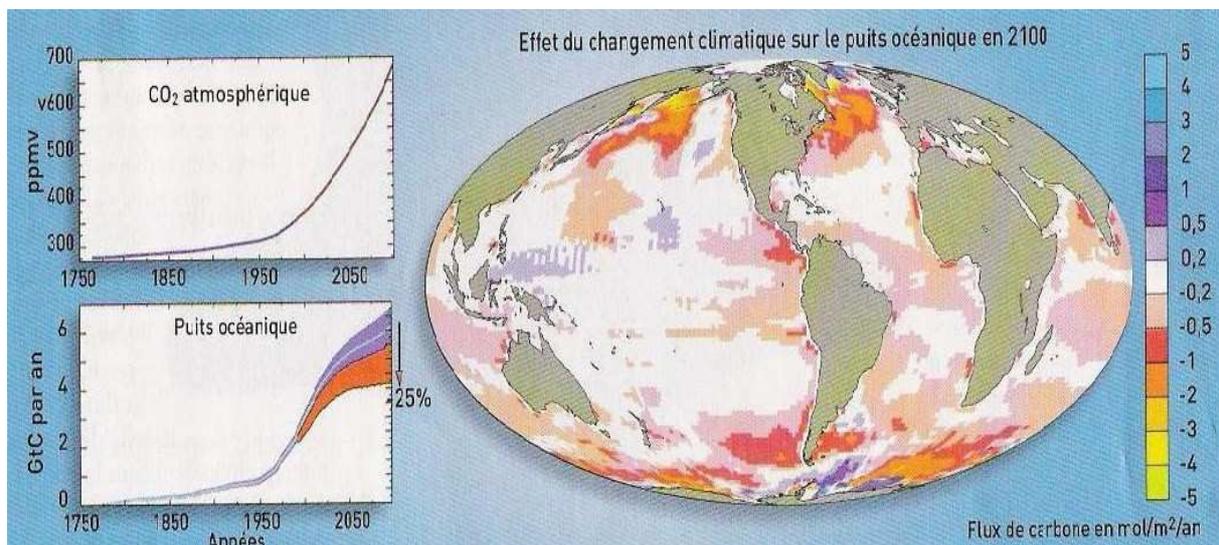
Des études récentes montrent que le changement climatique en cours a tendance à diminuer la quantité de carbone absorbée par l'océan (Figure 1.1.3). Ceci est en partie expliqué par l'augmentation de la température des eaux de surface et donc de la stratification, ce qui entraîne un apport moindre de nutriments en surface et des changements dans les processus de solubilité (Maier-Reimer, 1996, Sarmiento et al. 1999, Le Quéré et al. 2000, Bopp et al., 2001). Des études sont actuellement menées à l'aide de modèles globaux du carbone océanique (OGCM) pour mieux comprendre et quantifier ces interactions entre biogéochimie marine et climat (Orr et al. 2001, Le Quéré et al. 2003). Les conclusions actuelles sont que les rétroactions climat et cycle du carbone pourraient être responsables d'une augmentation supplémentaire de 10 à 50 % du CO<sub>2</sub> atmosphérique d'ici 2100 !

Des bouleversements liés à la biologie marine, et encore mal connus, pourraient advenir suite au réchauffement des eaux de surface, comme par exemple l'allongement de la période de floraison ou des changements de composition des groupes de phytoplancton. Chaque groupe phytoplanctonique possède en effet des capacités différentes à fixer du carbone et à l'exporter vers le fond. Ces questions sont donc primordiales et le travail de thèse que j'ai réalisé s'inscrit directement dans ce cadre.

L'exemple du carbone abordé ci-dessus montre qu'il est indispensable d'avoir une connaissance approfondie des éléments qui entrent en jeu dans les réactions chimiques qui s'effectuent dans l'océan. Une telle connaissance doit permettre de mieux appréhender les impacts présents et futurs des variations naturelles ou anthropiques du climat. Ceci passe par l'utilisation combinée d'outils comme les observations en mer, par satellite, et par l'élaboration et la validation de modèles couplés tenant compte de la physique, de la chimie et de la biologie dans l'océan. Au cours du travail de thèse présenté dans ce manuscrit, je me suis attachée à améliorer les possibilités offertes par la télédétection satellitaire afin de disposer d'un suivi plus adapté à l'étude du rôle de la biologie marine dans le cadre du changement climatique.



**Figure 1.1.2 :** L'océan puits de carbone ; représentation schématique des processus d'échanges de carbone entre l'atmosphère et l'océan. Document tiré du hors Série 'La recherche- Les océans' en 2004.



**Figure 1.1.3 :** A gauche, en haut, courbe de l'augmentation du CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère à partir d'observations sur la période 1750-2000 (en bleu) et à partir de scénarios pour 2000-2100. A gauche en bas, estimation du puits océanique à partir de dix modèles du projet OCMIP (bleu) qui font l'hypothèse d'un climat constant. D'autres modèles, en rouge, incluent l'effet du changement climatique sur le puits de carbone. Ils montrent que l'effet du changement climatique peut diminuer le puits océanique de 25% en 2100. La carte globale de droite représente l'effet du changement climatique en 2100 sur les flux de carbone. On observe une réduction des flux de carbone principalement aux hautes latitudes. Document tiré du hors Série 'La recherche- Les océans' en 2004.

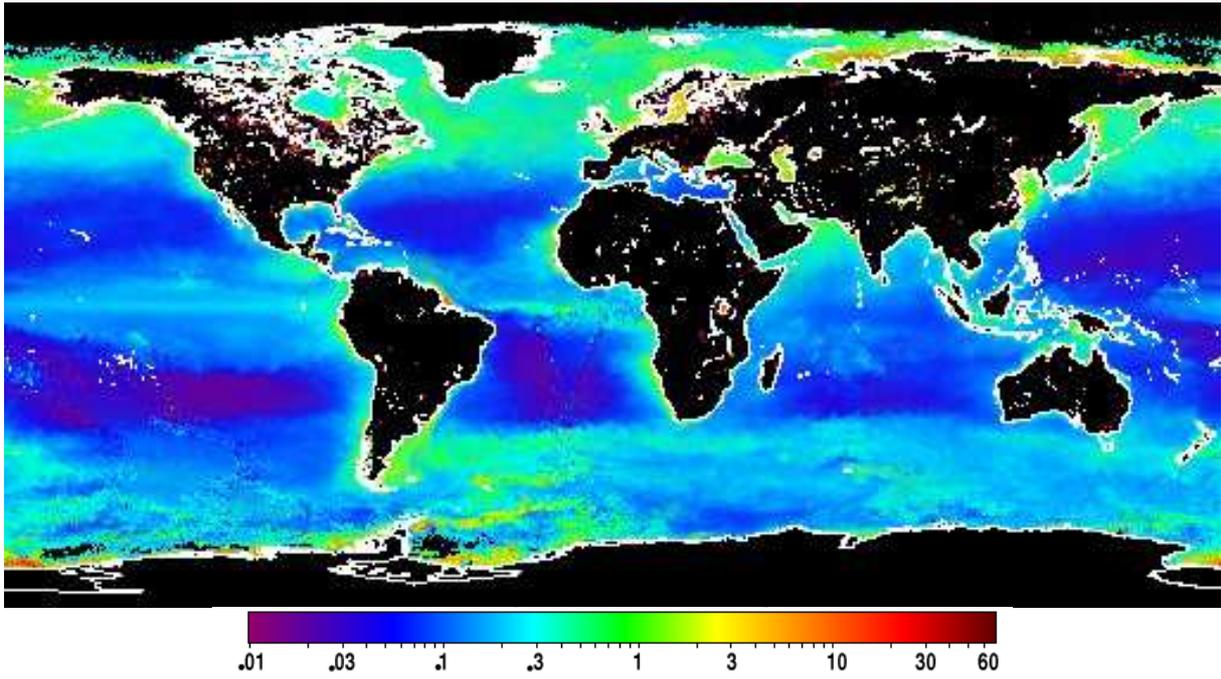
## 1.2 Observer la biologie marine depuis l'espace

### 1.2.1 La couleur de l'eau : généralités

Il existe de nombreuses méthodes d'observation de la biologie marine avec en premier lieu, et depuis longtemps, les campagnes en mer, essentielles mais limitées dans l'espace et dans le temps. La fin des années 1970 a vu l'apparition d'un nouvel outil permettant d'observer l'océan, à l'échelle globale et quasiment en continu : les techniques de mesure par satellite et les moyens informatiques associés.

Depuis l'espace, il est ainsi possible d'observer une grande gamme de paramètres utiles à l'étude et à l'appréhension du fonctionnement du système océanique. Cela va de la détermination de la température, de l'altitude, de la vitesse des courants, des vents ou de ce qui va nous intéresser particulièrement par la suite : la 'couleur de l'océan'. Cette dernière appellation imagée s'applique à la technique de quantification de la concentration de la chlorophylle *a*, ce pigment présent dans tous les végétaux et utile à la photosynthèse. La détermination de la concentration en chlorophylle *a* est classiquement utilisée comme indicateur de la quantité de biomasse phytoplanctonique dans les eaux de surface.

Les océans présentent une grande variété de couleurs, allant du bleu profond au gris vert jusqu'à des tons plus rouges, dont on peut observer les nuances depuis l'espace. Pour les eaux non côtières, ces variations sont dues, au premier ordre, aux interactions de la lumière incidente avec l'eau, avec les cellules de phytoplancton et avec les composés organiques qui les accompagnent. Tous ces éléments engendrent des variations spectrales de la lumière réfléchiée par les eaux de surface. L'étude de ces variations nous renseigne sur différents paramètres dont la concentration en chlorophylle *a* ou 'couleur de l'océan' (Figure 1.2.1). La télédétection de ce dernier paramètre a débuté en 1978 par le lancement du capteur CZCS (*Coastal Zone Color Scanner*). Il s'est poursuivi depuis, avec toutefois une interruption assez longue entre 1986 et 1996, jusqu'aux plus récents instruments, POLDER (POLarization and Directionality of the Earth's Reflectances), MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer), MERIS (MEDIUM Resolution Imaging Spectrometer) ou encore SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor), lancé en 1997 et toujours en activité. Ce dernier capteur présente la particularité d'être le seul à couvrir la période de 1997 à 2005, et c'est la raison pour laquelle je l'ai utilisé pendant ma thèse.



**Figure 1.2.1** : Carte de concentration moyenne de Chlorophylle a ( $\text{mg.m}^{-3}$ ) pour l'année 2001, réalisée à partir de synthèses journalières de données du capteur SeaWiFS.

### 1.2.2 Principe de la mesure

Voici, de façon relativement simplifiée, le principe de la quantification de la concentration en chlorophylle *a* depuis les capteurs embarqués sur satellite. De nombreux aspects de cette détermination ne seront pas détaillés ici, mais sont disponibles et accessibles dans de nombreux ouvrages et articles sur ce sujet (Morel et Gordon 1980, Morel et Gentili 1996). Notons également que tout ce qui est présenté par la suite est valable pour ce que l'on appelle les eaux « du cas 1 », c'est-à-dire les eaux du large, dont les propriétés optiques ne sont pas affectées par autre chose que l'eau de mer, le phytoplancton et les produits associés.

En règle générale, l'eau de mer nous paraît bleue à l'œil (depuis une distance raisonnable au-dessus de la surface), en raison de sa forte absorption dans les longueurs d'onde vertes et au-delà. La principale composante de la lumière réfléchiée vers l'espace est donc préférentiellement dans les tons bleu. Cependant, il est en réalité rare que l'eau de mer soit constituée d'eau uniquement. Il existe dans l'océan ouvert toute une variété de constituants (phytoplancton, détritus associés) qui vont modifier la manière dont la lumière va interagir avec la couche de surface des océans. Ainsi, au premier ordre, les variations de la couleur de la mer sont liées à la concentration en pigments chlorophylliens avec, en premier lieu, la chlorophylle *a*. Le pic d'absorption de ce dernier pigment est situé dans les longueurs d'onde du 'bleu', là où l'eau de mer absorbe le moins. Les modifications de la couleur de l'eau qui en résultent sont parfaitement connues et détectables depuis les capteurs dédiés à cela, c'est-à-dire effectuant des mesures dans les longueurs d'onde du visible adaptées. Il est ainsi possible, via des algorithmes spécifiques, d'obtenir une information concernant le contenu en chlorophylle *a* des couches superficielles de l'océan. Il faut garder à l'esprit ici qu'une des limites de ces observations concerne la profondeur optique observée, qui n'est pas fixe. On sait que 90% de la lumière réfléchiée par les couches superficielles de l'océan provient de ce que l'on appelle la première profondeur de pénétration, soit en moyenne sur les premières dizaines de mètres (Morel et al, 1988 et 1998, Gordon et al 1988). On sait aussi que dans le cas d'eaux très stratifiées, où le profil vertical est très contrasté, la détermination de la concentration en chlorophylle *a* par satellite peut être biaisée (Stramska and Stramski, 2005). Ces situations sont toutefois assez exceptionnelles et nous considérerons par la suite que l'information fournie par les capteurs est représentative de l'ensemble de la couche supérieure de l'océan.

Pour les applications dites « couleur de l'eau », les capteurs mesurent directement le flux radiatif dans une direction donnée, par unité d'angle solide et par unité de surface projetée appelée plus simplement « luminances marines directionnelles ». Les mesures de luminances s'effectuent suivant une géométrie schématisée dans la figure 1.2.2. Par soucis pratiques, ces luminances sont généralement transformées en « remote sensing reflectance » ou  $R_{rs}$ , sachant que le lien entre les deux est défini par :

$$R_{rs}(0+; \theta, \phi) = L_w(0+; \theta, \phi) / E_d(0+) \quad (1.2.1)$$

Avec  $R_{rs}(0+; \theta, \phi)$  :  $R_{rs}$  juste au-dessus de la surface pour les angles  $(\theta, \phi)$ ,  $L_w(0+; \theta, \phi)$  la luminance sortante juste au-dessus de l'interface dans la direction  $(\theta, \phi)$  et  $E_d(0+)$  l'éclairement au-dessus de la surface.

Les réflectances présentent l'avantage d'être affranchies de la géométrie de l'observation. C'est aussi le cas des luminances marines dites normalisées, ou  $nL_w$ , qui sont en quelque sorte les luminances telles qu'elles seraient observées si le satellite faisait toutes ses mesures au nadir, sans atmosphère et avec le soleil au zénith. On les définit par :

$$nLw(\lambda) = Rrs(0+; \theta, \phi) / Eo(\lambda) \quad (1.2.2)$$

Avec  $Eo(\lambda)$  l'éclairement solaire au sommet de l'atmosphère, dont les valeurs sont bien connues.

Pour mon travail de thèse, j'ai utilisé les mesures du capteur SeaWiFS, dédiées à la couleur de l'eau. Comme tous les capteurs embarqués à bord d'un satellite, SeaWiFS se trouve au-dessus de l'atmosphère terrestre. Il doit donc observer la surface des océans à travers cet écran, hautement diffusant et qui interagit avec le rayonnement de façon importante. Pour obtenir les  $nLw$  à partir des luminances mesurées par le capteur il faut donc tenir compte des effets de l'atmosphère. Cela restreint les études à des « fenêtres » de longueurs d'onde pour lesquelles la transmission de la lumière est suffisante pour les applications souhaitées. Les études dites « couleur de l'eau » classiques nécessitent des mesures dans la fenêtre des longueurs d'onde du visible, entre 400 et 700 nm. Cependant, les effets atmosphériques se font toujours sentir puisque la part du signal marin (recherché) sur le signal total au sommet de l'atmosphère n'excède pas 10%. Le reste du signal provient, à ces longueurs d'onde, des interactions de la lumière avec les molécules de l'atmosphère (eau, gaz) et les aérosols (Gordon et al, 1997). Il est donc essentiel d'estimer la contribution atmosphérique pour être en mesure de déduire du signal total mesuré la part du signal marin. C'est ce que l'on appelle les corrections atmosphériques (Gordon et al, 1997).

Si la contribution moléculaire est assez bien connue, celle des aérosols est en revanche plus délicate à estimer. Des algorithmes ont été et sont toujours développés dans ce sens en utilisant généralement des mesures effectuées dans le proche infra rouge, là où le signal marin est nul ou faible (Gordon et Wang, 1994, Gordon 1997). Dans ces longueurs d'onde le signal mesuré est donc essentiellement atmosphérique, il est alors possible de quantifier la contribution des aérosols à partir de la dépendance spectrale de ce signal et d'en corriger l'effet en extrapolant vers les plus courtes longueurs d'onde.

Une fois ces corrections effectuées, on utilise des modèles bio-optiques permettant de retrouver les concentrations en chlorophylle  $a$ . Il en existe deux grandes catégories, les premiers dits « classiques » consistent à établir des relations empiriques simples, à partir d'études statistiques, entre les concentrations en chlorophylle  $a$  et les données radiométriques mesurées. Sachant que la chlorophylle  $a$  présente un maximum d'absorption vers 440 nm et son minimum vers 550 nm (figure 1.2.3), le rapport des luminances ou réflectances à ces deux longueurs d'onde apporte une information sur le contenu de l'eau en chlorophylle  $a$  (Morel et al., 1988).

L'algorithme de traitement des données SeaWiFS, correspondant aux données de niveau 3 utilisées pendant cette thèse, s'appelle actuellement OC4v4. Il est basé sur le rapport entre le maximum des  $nLw$  à 443, 490 et 510 nm sur la valeur de  $nLw$  à 555 nm (O'Reilly et al., 2000).

$$\log(\text{Chl } a) = a \log_4(r) + b \log_3(r) + c \log_2(r) + d \log(r) + e \quad (1.2.3)$$

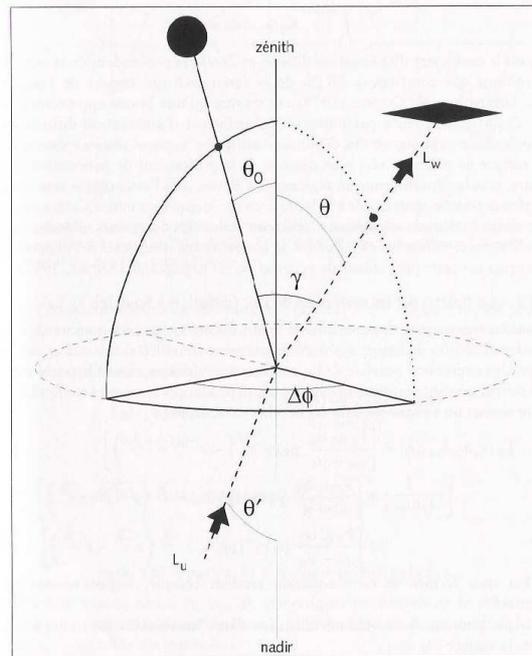
avec  $r$  qui correspond au rapport « bleu /vert » :

$$r = \max(Rrs(443), Rrs(490), Rrs(510)) / Rrs(555) \quad (1.2.4)$$

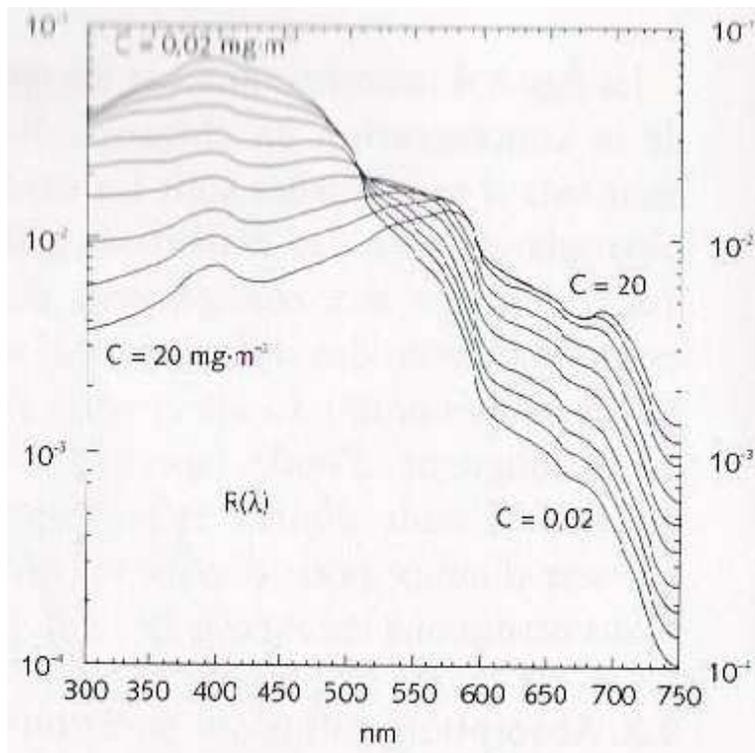
et les facteurs  $a$  : -1,532  $b$  : 0,649  $c$  : 1,93  $d$  : -3,067 et  $e$  : 0,366.

Dans la suite de cette thèse, toutes les valeurs de concentration en chlorophylle  $a$  font référence à l'équation (1.2.3), sauf indications contraires.

Notons qu'il existe également des algorithmes dits semi-analytiques qui mêlent des approches physiques à des relations empiriques. Ils permettent de mieux comprendre les causes des variations de la couleur de l'eau, mais sont moins précis que les algorithmes empiriques pour des applications comme la quantification du contenu en chlorophylle  $a$  (O'Reilly et Maritorena, 1998).



**Figure 1.2.2 :** Représentation schématique de la géométrie de la mesure par satellite. D'après Morel et Gentili 1996.



**Figure 1.2.3 :** Spectre de réflectances pour diverses concentrations en chlorophylle a, Morel, 1988.

## 1.3 Limitations, besoins et objectifs de la thèse

### 1.3.1 Un défi à relever

On dispose donc depuis plus de 20 ans de cartes globales de concentration en chlorophylle *a* (Figure 1.2.1). Ces cartes sont utilisées dans de nombreuses études visant à mieux comprendre la répartition de la végétation marine, son évolution dans le temps et dans l'espace, ou encore ses interactions avec d'autres paramètres. Cependant, la combinaison mesures en mer et détermination de la 'couleur de l'océan' ne donne qu'une vision simplifiée de la variabilité végétale océanique car elle n'apporte pas de renseignements sur la distribution des groupes de phytoplancton à l'échelle globale. Or, on sait que la distribution des groupes phytoplanctoniques est pilotée par les conditions physico-chimiques qui règnent au sein des masses d'eau (température, oxygène, nutriments...) mais aussi par les mouvements de celle-ci. Les différentes provinces océaniques voient ainsi se succéder, au fil des saisons et des conditions, des groupes phytoplanctoniques variés que la quantification de la chlorophylle *a* ne permet pas d'étudier.

Des études portant sur l'observation de certains groupes de phytoplancton par satellite avaient déjà été réalisées avant cette thèse. En effet, certaines floraisons de diatomées, de *coccolithophoridés*, ou encore de *Trichodesmium* se distinguent par des propriétés optiques très particulières en raison de la présence de coquilles de silice, de calcaire, ou de mucus blanchâtre, tous très réfléchissants. Ces caractéristiques ont permis l'élaboration d'algorithmes de détection de ces espèces, basé sur des valeurs spécifiques des luminances marines (Martin-Traykovski et al., 1998 ; Brown et al, 1994 ; Moore et al., 2002 ; Subramaniam et al, 2002 ; Sathyendranath et al, 2004 ).

D'autres recherches ont été réalisées à partir d'études des conséquences de la présence d'un groupe de phytoplancton particulier sur les propriétés optiques de l'eau de mer ou directement à partir de l'étude des propriétés d'absorption ou de rétro diffusion par les cellules de phytoplancton (Garver et al., 1994, Bricaud et al. 1988 et 1998, Stramski et al., 2001, 2002, Oubelkheir et al. 2005).

Cependant, ces approches ou bien concluaient à l'impossibilité d'identifier des groupes dominants depuis l'espace en raison de la complexité des interactions engagées, ou restaient limitées à quelques groupes, ou encore nécessitaient des informations préalables in situ et ne permettaient pas de caractériser un grand nombre d'eaux de surface. Un grand défi restait donc à relever au début de ma thèse : établir une méthode permettant de distinguer différents groupes de phytoplancton à partir de mesures spatiales, à l'échelle globale, au-delà de la concentration en chlorophylle *a* (De Young et al., 2004, Prentice et al., 2005).

### 1.3.2 Le phytoplancton : diversité et rôles

Sur terre, il existe une grande diversité de groupes végétaux, depuis les forêts denses des zones équatoriales aux herbes des savanes d'Afrique en passant par les régions tempérées et leur végétation que nous connaissons bien. De la même façon, les océans sont peuplés de nombreux groupes végétaux microscopiques, regroupés sous le terme de phytoplancton. Des critères de taille permettent classiquement de séparer les groupes de phytoplancton. Le picoplancton (inférieur à 2  $\mu\text{m}$ ), le nanoplancton (entre 2  $\mu\text{m}$  et 20  $\mu\text{m}$  ) et le microplancton au-delà et jusqu'à quelques millimètres. Cette organisation des groupes présente l'avantage d'être basée sur un critère facilement accessible, mais a pour inconvénient de ne pas tenir compte des caractéristiques intrinsèques des groupes.

Une autre approche consiste donc à regrouper le phytoplancton par groupes fonctionnels (ou PFT pour Phytoplankton Functional Type), en se basant sur leurs processus biologiques de croissance et de mortalité (Table 1.3.1) (Claustre 1994, Falkowski et al. 1998, Bouman et al. 2003, Le Quéré et al. sous presse). Même si cette tâche n'est pas aisée, on peut tendre vers cela en utilisant différentes techniques,

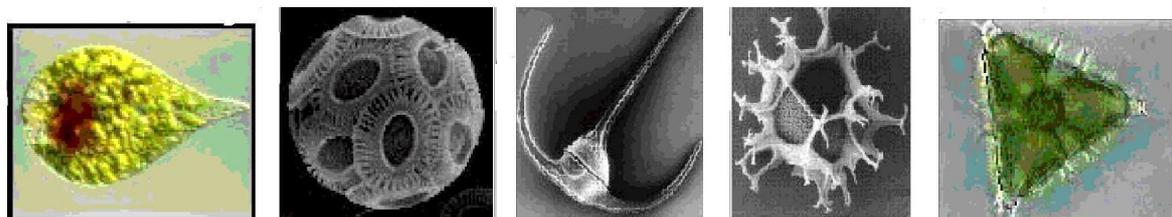
basées par exemple sur les différentes compositions en pigments autres que la chlorophylle *a*, ou encore par l'utilisation du marquage génomique.

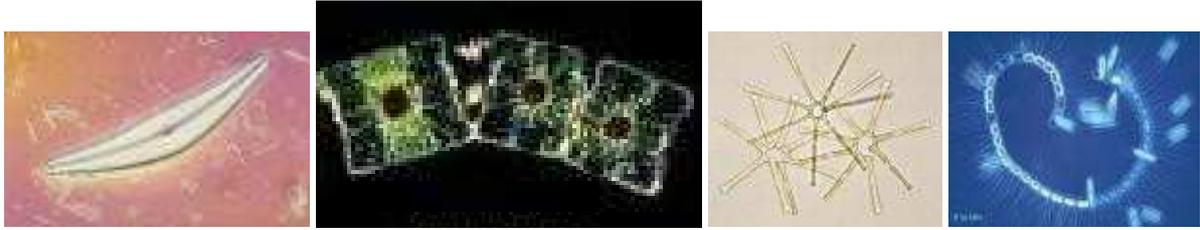
Nom du PFT	Processus particulier(s)
Pico-hétérotrophes (Bactéries hétérotrophes)	Croissance rapide avec la possibilité de re-minéraliser la matière organique (particulaire et dissoute).
Pico-autotrophes ( <i>Synechococcus</i> / <i>Prochlorococcus</i> )	Participe peu à l'export de matière mais a une forte sensibilité à la lumière et aux nutriments, ce qui lui permet d'occuper les zones oligotrophes et de participer ainsi à la production primaire de façon non négligeable
Fixateur d'azote (pico) ( <i>Trichodesmium</i> )	Ce PFT peut utiliser l'azote de l'atmosphère contrairement aux autres PFTs, ce qui favorise sa croissance dans certaines régions.
Phytoplancton calcifiants (nano) (coccolithophoridés)	Utilise le calcaire pour former leur coquille et participe ainsi de façon efficace à la fixation et à l'export de carbone.
Producteurs de DMS (nano) ( <i>Phaeocystis</i> )	Ce PFT est un producteur de DMS (dimethylsulfide) et affecte ainsi le cycle du soufre atmosphérique et la création d'aérosols.
Phytoplancton siliciants (micro) (diatomées)	Représente une grande partie du micro-phytoplancton et participe de façon importante à la production primaire et à l'export de carbone lors de floraisons de printemps. Ce PFT a besoin de silice et de fer pour sa croissance.
Phytoplancton « mixte »	Rassemble les phytoplanctons sans processus particuliers identifiés.

**Table 1.3.1 :** Définitions des différents groupes phytoplanctoniques fonctionnels (PFT) d'après Le Quéré et al., 2005.

Ainsi, certains groupes présentent la particularité de former des floraisons intenses lorsque les conditions leur sont favorables. C'est notamment le cas des Diatomées (ou Bacillariophycées) de taille moyenne à grande (microplancton) qui possèdent une carapace silicieuse et apprécient donc les eaux riches en silice, plutôt froides et avec un faible éclaircissement. Les Diatomées forment des floraisons de printemps importants et ont, grâce à leur taille, une vitesse de sédimentation plus élevée que les autres algues. Elles sont donc particulièrement efficaces pour transporter le carbone fixé pendant leur croissance vers le fond des océans. A l'opposé de ces grosses cellules, on trouve des groupes de picoplancton comme les Prochlorophytes, amateurs d'eaux chaudes et ensoleillées, capables de se protéger du soleil mais très peu efficaces en termes d'export de carbone vers les fonds...

Au-delà des deux exemples présentés ci-dessus, il existe donc une palette de phytoplancton de taille, de forme et de préférences trophiques aussi large qu'étonnante, dont je présente quelques exemples dans la figure 1.3.1. D'un point de vue pigmentaire, la plupart des groupes possèdent un inventaire propre, avec des pigments dits « bio marqueurs » spécifiques qui permettent de les différencier. J'ai utilisé cette méthode de spéciation, dont je reparlerai, pour identifier les différents groupes de phytoplancton.





**Figure 1.3.1:** Exemples de phytoplancton pour différents groupes, en haut, avec de gauche à droite, Cyanobactéries, Coccolithophoridés, Dinoflagellés, Diatomées et Haptophytes. En bas : exemples de cellules phytoplanctoniques à l'intérieur du groupe des diatomées (origines des photographies : LOB Marseille, LOV Villefranche-sur Mer).

Dans la suite de ce manuscrit, nous tendrons donc vers cette catégorisation des différents ensembles de phytoplancton. Cependant, nous utiliserons le terme « groupe » plutôt que PFT pour caractériser plus aisément les sous-ensembles de phytoplancton dont il sera question. Il est toutefois important de signaler que, dans l'absolu, le terme « groupe » a également un sens bien précis dans l'arborescence taxonomique qui ne correspond pas intégralement à celui que nous lui donnerons. Certains des groupes ainsi définis plus en détail ci-dessous sont en fait, d'un point de vue biologique, des classes, des genres (en italiques dans le texte), ou des PFTs.

### ***1.3.3 Définition des groupes de phytoplancton dont il est question dans ce manuscrit***

Voici succinctement les caractéristiques de chacun des groupes de phytoplancton au sens où nous l'entendons dans la suite de ce manuscrit (Jeffrey et al. 1997 ; Y. Dandonneau communications personnelles ; documents IFREMER).

#### ***Les diatomées (micro phytoplancton, Figure 1.3.2a) :***

Les diatomées sont un des constituants majeurs du phytoplancton aux moyennes et hautes latitudes, ainsi que dans les upwellings côtiers et équatoriaux car elles abondent surtout dans les eaux froides et riches en nutriments. Ce sont des algues des milieux riches printaniers. Elles contribuent de façon importante à la production océanique et à l'export de matière vers les fonds en raison de leur grande taille qui facilite leur sédimentation. Elles ont en majorité une taille comprise entre 20 et 200  $\mu$  m et peuvent former des chaînes. Les diatomées se constituent une paroi formée de silice et ont particulièrement besoin de fer, ce qui limite leur croissance en milieux dépourvus de ces éléments.

#### ***Les dinoflagellés (micro phytoplancton, Figure 1.3.2b) :***

Les dinoflagellés (ou péridiniens) se présentent comme de simples cellules, nues ou entourées de cellulose. Ils sont présents dans tous les océans et occupent une place importante dans la contribution à la production primaire, la plupart du temps sans dominer réellement les assemblages phytoplanctoniques. Ainsi, une recherche dans les données de la station BATS, aux Bermudes, des campagnes en mer GeP&CO et AMT (Aiken et al. 2000) a montré que les concentrations relatives (par rapport à la chlorophylle *a*) en « péridinine » ne sont jamais significatives par rapport aux critères définis par Mackey et al. (1997). Ils sont plus nombreux cependant dans les régions tempérées et polaires, en été et en automne. Leur taille va de 10 à 200  $\mu$ m bien que certaines cellules peuvent s'associer en longues chaînes ou colonies. Des flagelles leur permettent parfois de se stabiliser et même d'effectuer certains déplacements ou migrations verticales.

Les haptophytes (nano phytoplankton, Figure 1.3.2.e) :

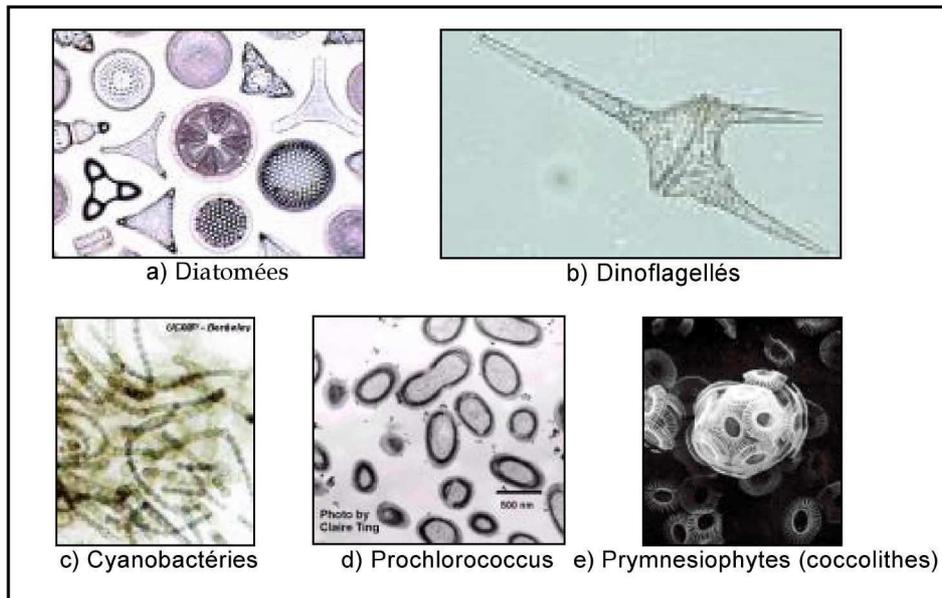
Les haptophytes (ou prymnesiophytes) forment un groupe très abondant dans les mers froides et se présentent soit sous forme de cellules isolées sans flagelles, soit réunies en colonie. Les cellules sont parfois enfouies dans une enveloppe de mucus gélatineux. Ce type de phytoplankton accumule l'azote et le phosphore et aime particulièrement la présence d'ammonium et de nitrate, d'où la formation de floraisons spectaculaires le long de certaines côtes, du genre *phaeocystis*, entraînant une épaisse couche de mousse sur les plages... Notons que les coccolithophoridés et les *phaeocystis* sont associés au groupe haptophytes en terme de pigments mais sont séparés en terme de PFT. En effet, les premiers sont des organismes calcifiants et les seconds des producteurs de DMS.

Les cyanobactéries (pico phytoplankton Figure 1.3.2.c) :

Les cyanophycées planctoniques sont assimilées à des algues phytoplanktoniques de très petite taille associées au pico plancton (<2 µm). De formes variées, le plus souvent sphériques ou en colonies filamenteuses, elles sont dépourvues de véritable noyau. Elles sont surtout caractéristiques des mers chaudes et des milieux oligotrophes, mais on en trouve également dans l'Océan Austral. On peut citer le cas particulier des *Trichodesmium* qui sont des cyanobactéries responsables de la coloration qui a donné son nom à la Mer Rouge. Les *Trichodesmium* sont présents également dans d'autres régions et ils sont associés à un PFT particulier, les fixateurs d'azote.

Les *Prochlorococcus* (pico phytoplankton Figure 1.3.2.d) :

Les *Prochlorophytes* sont habituellement classés avec les *Synechococcus* ou cyanobactéries. Cependant, leurs caractéristiques pigmentaires singulières nous permettent de les isoler (la Divinylle Chlorophylle *a* remplace la chlorophylle *a*). Leur importance et leur abondance au sein du picoplancton ont été mises en évidence par Chisholm and Morel, 1991.



**Figure 1.3.2 :** *Quelques exemples de cellules des différents groupes phytoplanctoniques tels que définit dans ce manuscrit : diatomées (microplancton), dinoflagellés (microplancton), cyanobactéries (picoplancton), Prochlorococcus (picoplancton), et prymnesiophytes (nanoplancton en général). Il est important de noter que ce ne sont que des exemples et qu'une grande variété de forme et de taille se rencontre au sein de chaque groupe.*

### *1.3.3 Plan et objectifs de la thèse*

Durant ma thèse, j'ai travaillé au développement d'un algorithme permettant de relier des signatures spectrales particulières à la présence de groupes de phytoplancton dans la masse d'eau au moment de la mesure. Pour cela, je me suis basée sur l'analyse du changement des propriétés optiques de l'eau de mer d'un assemblage de groupes à un autre, à partir de deux types de données : les mesures en mer de compositions pigmentaires (chlorophylle *a* et autres pigments) des campagnes Gep&CO (dont nous reparlerons) et les mesures spatiales coïncidentes du capteur SeaWiFS. L'étude parallèle de ces mesures m'a permis d'identifier un signal spécifique pour certains groupes de phytoplancton, comme les haptophytes, *Prochlorococcus*, SLC (pour *Synechococcus like cyanobacteria*), ou encore les diatomées.

Le travail concernant le traitement des données et l'identification des groupes dominants de phytoplancton dans les mesures en mer est présenté au chapitre 2. Ensuite, la recherche de signaux satellitaires spécifiques, associés à chaque groupe, est présentée dans le troisième chapitre.

L'élaboration de la méthode complète d'identification des groupes, appelée PHYSAT, et les premiers résultats obtenus sont présentés dans le chapitre quatre.

A l'aide de PHYSAT, il a ensuite été possible, pour la première fois, d'identifier des signaux spécifiques associés à des groupes de phytoplancton dominants à l'échelle globale, pour la période de données SeaWiFS, de Novembre 1997 à Décembre 2004. Ces premiers résultats globaux sont présentés dans le chapitre cinq.

Dans le sixième et le septième chapitre de mon manuscrit, je montre comment l'utilisation de la méthode PHYSAT peut permettre d'améliorer la quantification de la chlorophylle *a* ou encore la validation des modèles de biogéochimie marine.

Enfin je présente dans le dernier chapitre les perspectives ouvertes par l'utilisation, ou le perfectionnement, de la méthode élaborée durant ma thèse, ainsi que la conclusion de mon travail.



## CHAPITRE 2

# IDENTIFICATION DES GROUPES DOMINANTS DE PHYTOPLANCTON A PARTIR DES INVENTAIRES DE PIGMENTS GeP&CO

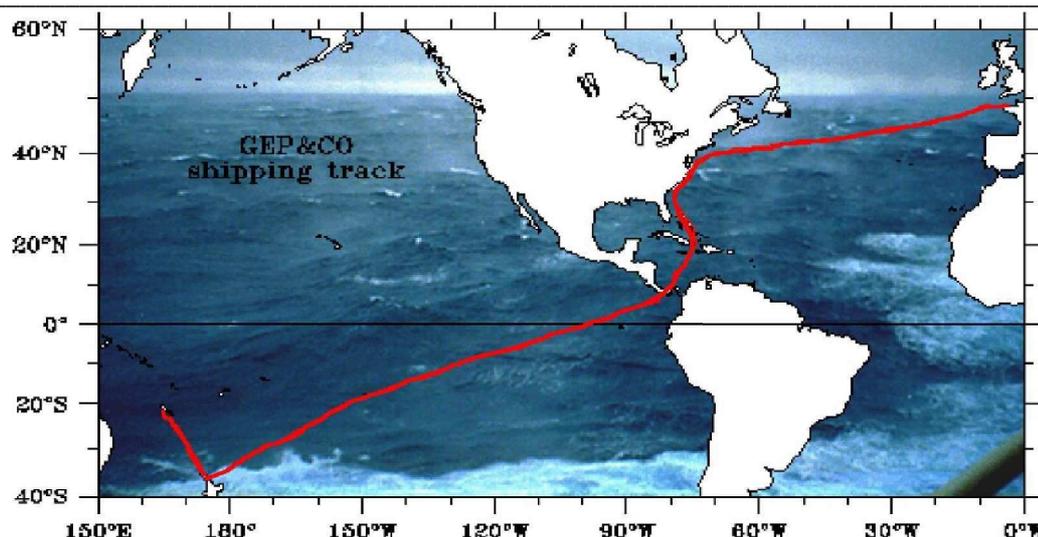
Ce chapitre reprend en partie des résultats présentés dans un papier disponible en annexe et publié dans la revue Deep Sea Research I.

### 2.1 Les campagnes Gep&Co

#### 2.1.1 Présentation générale

Une des clefs essentielles de la réussite de mon travail de thèse a été l'accès aux données des campagnes en mer GeP&CO (*Geochemistry, phytoplankton, and color of the Ocean*). Ces campagnes ont été réalisées dans le cadre du programme national PROOF (PROcessus biogéochimiques dans l'Océan et Flux, ), sous la direction de Yves Dandonneau (LOCEAN, Paris). Elles avaient pour but de caractériser et de comprendre la variabilité des populations de phytoplancton et d'établir des liens avec la biogéochimie des océans. Ce travail représente un maillon important vers l'implémentation de la biogéochimie marine dans les simulations de changement climatique. Ainsi, les campagnes GeP&CO ont consisté en des trajets pluriannuels entre la France (Le Havre) et la Nouvelle-Calédonie (Nouméa), durant lesquels des mesures ont pu être effectuées en continu. Les trajets ont été réalisés à bord du porte conteneur 'Contship London', dont une salle était aménagée pour les prélèvements et certaines analyses.

La première campagne GeP&CO a eu lieu en novembre 1999 et la dernière en août 2002, à raison d'une campagne tous les trois mois. Les parcours des campagnes traversent une large gamme d'écosystèmes, à commencer par l'Atlantique nord, puis la Mer des Caraïbes, le golfe du Mexique, de Panama, le Pacifique équatorial, la région subtropicale du Pacifique sud pour finir par la Mer de Tasmanie (Figure 2.1.1). À l'issue de ces campagnes, la floraison printanière de l'Atlantique nord a été observé par trois fois, tout comme les variations saisonnières des autres régions. Les principales caractéristiques de chaque campagne Gep&Co sont données dans la Table 2.1.1. Il est important de signaler que les trois premières campagnes Gep&Co ont dues être éliminées des données utilisées en raison d'un défaut dans la mesure des pigments. En dehors de ces trois premières campagnes, toutes les mesures ont été réalisées par un unique opérateur suivant le même protocole appliqué aux mêmes instruments.



**Figure 2.1.1** : Trajet classique des campagnes Gep&Co, depuis Le Havre (France) jusqu'à Nouméa (Nouvelle Calédonie)

	D	E	F	G	H	I	J	K	L
Période	23/07/00	16/10/00	15/01/01	10/04/01	09/07/01	03/10/01	01/01/02	30/03/02	25/06/02
	25/08/00	20/11/00	16/02/01	13/05/01	12/08/01	07/11/01	06/02/02	04/05/02	01/09/02
								2	

**Table 2.1.1** : Description des 9 campagnes GeP&CO dont les données ont été utilisées : noms et dates de début et de fin de campagne.

### 2.1.2 Méthodes de mesures

Une cabine dédiée aux campagnes GeP&CO a pu être aménagée pour les prélèvements d'eau de mer à l'intérieur du navire marchand 'Contship London'. Ainsi, des échantillons d'eau (de 1 à 3 litres) ont pu y être filtrés et conservés pour des études ultérieures à terre, après avoir été prélevés en salle des machines toutes les 4 heures (i.e. 6 :00, 10 :00, 14 :00, 18 :00 et 22 :00). Les échantillons étaient recueillis à une profondeur d'environ 5 m sous la surface. La durée du trajet 'Le Havre' – 'Nouméa' était de 38 jours, auxquels venaient s'ajouter la même durée pour le retour et quelques semaines de stockage par -80°C, pour prévenir toutes dégradations des propriétés optiques ou biologiques des échantillons.

Les échantillons étaient stockés dès leur retour en France, au Laboratoire d'Océanographie Biologique d'Arcachon (pigments par HPLC), au LOCEAN (Chlorophylle *a*, CO<sub>2</sub>), au département de biologie marine de Bordeaux (Coccolithophoridés), ou encore à Roscoff et à la Réunion pour des comptages en cytométrie (par Jean Blanchot). Dans le cadre de ma thèse, je me suis principalement intéressée à ces dernières mesures. En voici donc succinctement le principe, détaillé de façon plus complète sur le site internet des campagnes GeP&CO (<http://www.lodyc.jussieu.fr/gepco>). La méthode de mesure employée, pour les pigments dits photosynthétiques, est la mesure par HPLC (High Performance Liquid Chromatography). Cela consiste à plonger les filtres des campagnes dans 2 ml de méthanol pur pendant une heure à 4°C, dans l'obscurité, après les avoir soumis à des ultrasons pendant quelques secondes. Le liquide ainsi extrait est filtré pour retirer toute particule solide et chargé dans un système de séparation par chromatographie. Les pigments de l'échantillon sont ainsi séparés et détectés par absorption à 440 nm selon une méthode adaptée de Georicke and Repeta (1993). Un logiciel permet ensuite de convertir les données recueillies en concentration pour chaque pigment individuel.

Pour les pigments dits chlorophylliens, la méthode de mesure employée est la

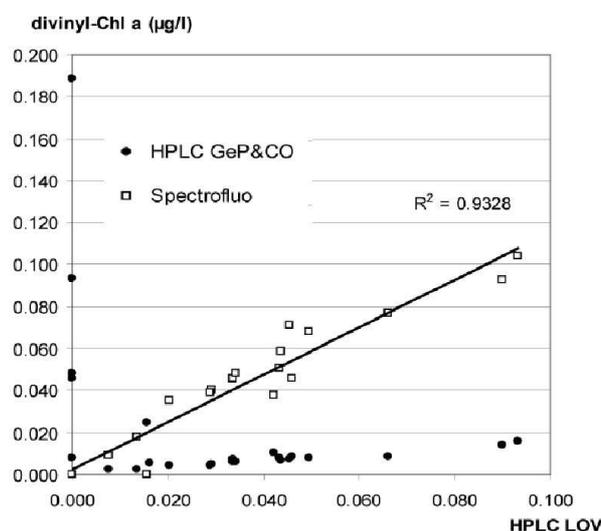
spectrofluorométrie. Les mesures ont été réalisées au LOCEAN à Paris. Les échantillons dilués à l'acétone sont placés dans un spectrofluoromètre, puis centrifugés. Ensuite, un sous-échantillon est prélevé et placé dans une cellule de quartz de 1cm x 1cm permettant ainsi d'étudier son spectre d'excitation-émission fluorométrique. Tous ces spectres sont ensuite étudiés, d'après une adaptation de la méthode de Neveux et Lantoin (1993), qui suppose que l'ensemble des mesures de fluorescence d'un échantillon est la somme des contributions individuelles de chaque pigment isolé.

Chaque inventaire est composé de 22 pigments, mesurés par la méthode HPLC pour les pigments chlorophylliens et/ou par spectrofluorométrie pour les pigments photosynthétiques (ou caroténoïdes). L'ensemble des pigments est présenté dans la table 2.1.2.

Nom du pigment	Notation	Méthode de mesure	Message Taxonomique	Utilisé dans cette these ?
Chlorophylle a	Chl-a	Spectro +HPLC	Tous sauf Prochlorophytes	<b>OUI</b>
Chlorophylle b	Chl-b	Spectro + HPLC	Chlorophytes, Prasinophyte et Euglophytes	NON
Chlorophylle c2	Chl-c	Spectro + HPLC	Cryptophytes, Bacillariophytes, Dinophytes, Haptophytes	NON
Pheophytine a	Pheo-a	Spectro	Dégradation de Chl-a	<b>OUI</b>
Pheophytine b	Pheo-b	Spectro	Dégradation de Chl-b	NON
Pheophytine c2	Pheo-c2	Spectro	Dégradation de Chl-c2	NON
Divinyl Chlorophylle a	d-Chla	Spectro + HPLC	Prochlorophytes	<b>OUI</b>
Divinyl Chlorophylle b	d-Chlb	Spectro + HPLC	(trace) Prochlorophytes	NON
Divinyl Pheoph. a	d-Pheoa	Spectro	Dégradation de d-Chla	NON
Divinyl Pheoph. b	d-Pheob	Spectro	Dégradation de d-Chlb	NON
Chlorophylle c3	Chl-c3	Spectro + HPLC	Haptophytes et Chrysophytes	NON
Pheophytine c3	Pheo-c3	Spectro	Dégradation de Chl-c3	NON
Peridinine	Perid	HPLC	Dinophytes	<b>OUI</b>
19'-Butanoyloxyfucoxanthine	19'BF	HPLC	Haptophytes et Chrysophytes	NON
Fucoxanthine	Fuco	HPLC	Bacillariophytes (diatoms), Haptophytes, Chrysophytes (en faible abondance)	<b>OUI</b>
19'-Hexanoyloxyfucoxanthine	19'HF	HPLC	Haptophytes principalement, chrysophytes	<b>OUI</b>
Prasinoxanthine	Prasi	HPLC	(trace) Prasinophytes	NON
Violaxanthine	Viola	HPLC	Chlorophytes, Prasinophytes	NON
Diadinoxanthine	Diadino	HPLC	Euglenophytes, bacillariophytes, Dinophytes, Haptophytes, Chrysophytes	NON
Alloxanthine	Allo	HPLC	(trace) Cryptophytes	NON
Zeaxanthine	Zea	HPLC	Cyanobacteria, Prochlorophytes	<b>OUI</b>
Béta- carotène	Béta-car	HPLC	Carotenoides et autres	NON

**Table 2.1.2.** Description des vingt-deux pigments mesurés pendant les campagnes GeP&CO avec leur notation, leur message taxonomique principal associé, la, ou les, méthode(s) de mesure employée(s) (Jeffrey et al., 1997, Mackey et al., 1997 ) et leur utilisation ou non pour les travaux présentés dans cette thèse.

Notons que pour la Divinyl Chlorophylle *a*, la méthode spectrofluorométrique a été préférée à celle par HPLC. Ce choix a été fait à la suite d'un exercice d'inter calibration réalisé pour quelques échantillons avec le laboratoire d'océanographie de Villefranche-Sur-Mer. La Figure 2.1.2 montre que les mesures GeP&CO du pigment Divinyl Chlorophylle *a* par HPLC sont fortement éloignées des mesures de Villefranche (par HPLC également), ce qui n'est pas le cas des mesures GeP&CO par spectrofluorométrie.



**Figure 2.1.2 :** Comparaison des mesures HPLC et Spectrofluorométrique de Divinyl Chlorophylle *a* des campagnes GeP&CO avec des mesures HPLC effectuées au LOV.

### 2.1.3 Résultats antérieurs de GeP&CO

Les campagnes GeP&CO ont déjà été analysées dans le cadre d'études diverses de la variabilité des populations de phytoplancton. Deux articles reprennent les principaux résultats de ces campagnes (Dandonneau et al., 2004 et Dandonneau et al., 2005). On trouvera en figure 2.1.3 la localisation des 7 régions traversées à plusieurs reprises par le navire lors des trajets GeP&CO. Ces régions correspondent à celles qui ont été définies par Longhurst (1991).

Les campagnes pluriannuelles et les études des principaux pigments biomarqueurs montrent que l'écosystème de la région de l'Atlantique Nord (NADR) est dominé par le nanoplancton (ou haptophytes ici), avec plus de 70% de la biomasse. Le microplancton (les diatomées ici) est également présent au moment de la floraison de printemps et parfois en été. Plus à l'Ouest, l'Atlantique Nord (NWCS) est également dominé par le nanoplancton mais de façon plus contrastée qu'à l'Est, avec une oscillation nette entre les populations de printemps et d'hiver. Ainsi, le microplancton est présent au printemps, le picoplancton (les *Prochlorococcus*) apparaît ensuite en été et automne, pour laisser la place au nanoplancton en hiver.

En continuant le trajet GeP&CO, on arrive en Mer des Caraïbes (CARB) où les mesures s'accordent pour dire que cette région est pauvre en termes de chlorophylle *a*. Dans ce milieu, ce sont les groupes du picoplancton qui dominent, avec notamment un grand nombre de *Prochlorococcus*.

La région du contre-courant équatorial du Pacifique (PNEC) est particulière en termes de courants et de couches de mélange. Une forte remontée de nutriments, favorables à la croissance du phytoplancton, explique les relativement fortes concentrations de chlorophylle *a* rencontrées dans cette région en hiver. C'est aussi une province océanique directement affectée par le phénomène climatique El Niño. Cependant, les campagnes GeP&CO ont montré que la composition du phytoplancton est relativement constante, avec une contribution à la fois du nano et du picoplancton toute l'année. Le

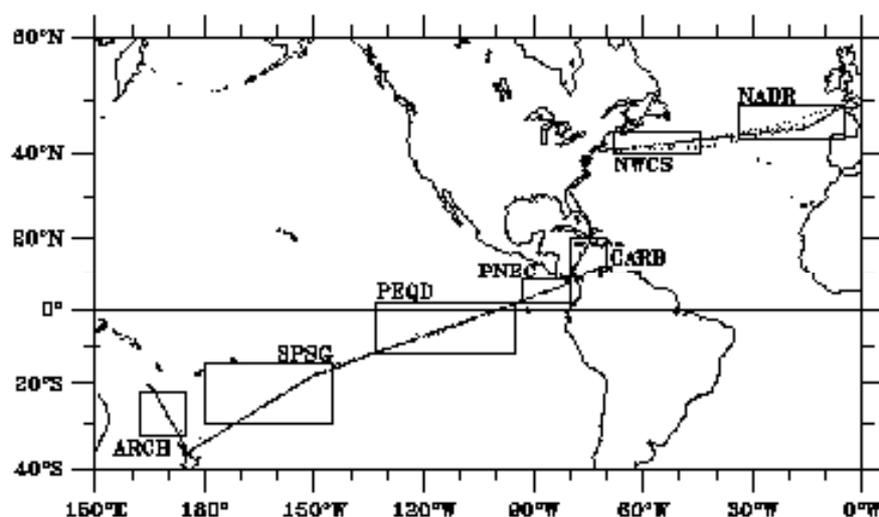
picoplancton est toutefois plus présent, surtout en début d'année.

La province océanique de la divergence équatoriale Pacifique (PEQD) est une région avec une variabilité saisonnière très faible. C'est aussi une zone dite HNLC (pour High Chlorophyll Low Nutrients) et largement occupée par le nanoplancton, les picoeucaryotes et les cyanobactéries. Les comptages de *Prochlorococcus* ont montré que leur présence est également importante dans cette région.

Le gyre pacifique sub-tropical (SPSG) est quant à lui une zone constamment oligotrophe avec des concentrations en chlorophylle *a* très faibles. D'après les campagnes GeP&CO, le picoplancton y représente toujours plus de 50% de la biomasse pigmentaire avec une contribution importante des *Prochlorococcus*.

La dernière région traversée par les campagnes GeP&CO se situe au nord de la Nouvelle Zélande (ARCB). On y observe un cycle saisonnier net, avec le nanoplancton dominant sauf lors de l'été austral où le picoplancton domine. Les *Prochlorococcus* sont abondants pour toutes les campagnes.

Ce tour d'horizon rapide des résultats des campagnes GeP&CO montre que les différentes régions océaniques du globe sont occupées par des micro paysages marins très différents. Les cycles saisonniers sont également plus ou moins marqués selon les localisations géographiques. Tout cela est très important en termes d'influence des écosystèmes marins sur les différents cycles des éléments chimiques présents dans l'océan. Cette approche, basée sur l'étude de quelques régions géographiques variées à partir de mesures en mer ponctuelles, est essentielle mais elle serait efficacement complétée si de telles observations pouvaient être réalisées à partir de données globales.



**Figure 2.1.3 :** Localisation des observations effectuées lors des campagnes GeP&CO (pointillés), et régions océaniques étudiées (encadrés) avec du Nord au Sud et d'Ouest en Est, la province Nord Atlantique du drift (NADR), de l'Est (NWCS), la Mer des Caraïbes (CARB), le contre courant équatorial Pacifique (PNEC), la divergence du Pacifique équatorial (PEQD), le gyre subtropical Pacifique (SPSG) et un dernier bassin (ARCH) Dandonneau et al. 2004.

#### ***2.1.4 Pigments utilisés***

L'objectif est maintenant de tenter d'associer aux inventaires GeP&CO un groupe dominant de phytoplancton à partir des pigments caractéristiques, dans le but d'étudier par la suite le signal satellitaire correspondant. Nous considérerons donc dans ce chapitre uniquement les 176 inventaires GeP&CO (sur 1502 au total) pour lesquels on dispose des mesures coïncidentes du satellite SeaWiFS. Je reviendrai plus en détail sur la sélection de ces données dans le chapitre 3.

Les inventaires de pigments sont communément utilisés pour identifier les différents groupes fonctionnels de phytoplancton (Mackey et al., 1996 ; Vidussi et al., 2001 ; Barlow et al., 2002). Les campagnes GeP&CO ont ainsi pour but de décrire les variations saisonnières et interannuelles des populations de phytoplancton en se basant sur des mesures de pigments présentées ci-dessus. Cette base de données homogènes, de par les méthodes de mesures employées, couvre une grande variété de types d'eau en termes de phytoplancton, depuis la floraison printanière de l'Atlantique Nord jusqu'aux régions pauvres du Pacifique Sud. Cela offre une chance exceptionnelle de relier un éventuel signal mesuré par satellite aux groupes de phytoplancton dominant dans l'océan à l'échelle globale.

Parmi les 22 pigments mesurés pendant les campagnes GeP&CO (table 2.1.2), beaucoup ne sont pas caractéristiques d'un seul groupe, mais peuvent au contraire apparaître dans plusieurs d'entre eux. J'ai donc commencé par simplifier l'ensemble du jeu de données en conservant uniquement les pigments caractéristiques (ou biomarqueurs) d'un groupe, et ceux pour lesquels les concentrations mesurées n'étaient pas la plupart du temps nulles ou presque pendant les campagnes GeP&CO. C'est ainsi que, dans le cadre de ma thèse, j'ai utilisé uniquement 7 des 22 pigments mesurés pendant les campagnes GeP&CO (table 2.1.2, dernière colonne), dont 5 sont caractéristiques d'un groupe (les deux autres pigments étant la chlorophylle *a*, utilisée comme référence pour normaliser et la pheophytine *a*, produit de dégradation, utilisée comme indicateur de la « propreté » des eaux). Il devient alors possible de rechercher 5 groupes de phytoplancton potentiellement dominants dans la base de données GeP&CO : les *Prochlorococcus*, les diatomées, les dinoflagellés, les haptophytes et les SLC (pour *Synechococcus* Like Cyanobactéria).

## 2.2 Identification des groupes dominants dans les inventaires GeP&CO

### 2.2.1 Choix des critères pigmentaires

Cinq des sept pigments que nous avons conservé pour cette étude (table 2.1.2) sont caractéristiques d'un groupe de phytoplancton et peuvent être utilisés pour en détecter la présence dans un échantillon d'eau. Si cela est communément admis et utilisé, les critères concernant la concentration relative de chaque pigment pour chaque groupe restent très variables dans la littérature. Un travail d'étude des différents articles et méthodes de lecture des messages taxonomiques a donc dû être réalisé. Le critère traditionnellement utilisé pour ce genre d'étude est le ratio de pigment,  $P_{rel}$  défini par :

$$P_{rel} = P / (\text{Chl } a + \text{d-Chl } a) \quad (2.2.1)$$

où P est la concentration mesurée du pigment dans l'eau de mer, et Chl a et d-Chl a respectivement la concentration en chlorophylle a et en divinyl chlorophylle a.

Il existe un logiciel, nommé CHEMTAX, développé au CSIRO en Australie, qui a pour but d'estimer les pourcentages respectifs des groupes de phytoplancton à partir d'inventaires de pigments (Mackey et al., 1996). Différents tests effectués à partir de ce logiciel n'ont pas été concluants en raison de la forte variabilité des résultats obtenus et du manque de visibilité et de contrôle des étapes du traitement. De plus, certains seuils en pigments de ce logiciel ont été fixés pour des types d'eaux spécifiques qui ne sont pas représentatifs de l'océan global (type d'eau côtière d'Australie par exemple).

Enfin, CHEMTAX ne peut s'appliquer de manière efficace que dans des régions où une expertise précise des groupes a été réalisée préalablement, ce qui n'est pas le cas pour les zones échantillonnées lors des campagnes GeP&CO. Cela nous a cependant permis d'envisager un traitement plus simple à partir d'un principe proche, basé sur des seuils moyens sur chaque pigment, définis par la littérature.

Finalement, les critères permettant de caractériser un maximum d'inventaires de pigments en termes de groupes dominants ont été principalement basés sur l'analyse bibliographique de Mackey et al. (1996) pour les populations des eaux équatoriales et tropicales et, sur l'étude de Lampert (2001), pour les eaux de l'Atlantique Nord. La table 2.2.1 résume les concentrations relatives trouvées dans la littérature pour les cinq biomarqueurs de notre étude et pour les cinq principaux groupes recherchés : les diatomées, les haptophytes, les cyanobactéries, les *Prochlorococcus* et les dinoflagellés.

	<b>Div a</b>	<b>perid</b>	<b>fucox</b>	<b>19'HF</b>	<b>Zeax</b>
<b>Diatomées</b>			0.15-0.80		
<b><i>Prochlorococcus</i></b>	1.00				0.15-0.85
<b>Haptophytes</b>				0.10-1.40	
<b>SLC</b>					0.10-0.60
<b>Dinoflagellés</b>		0.10-1.00			

**Table 2.2.1** : Plages de variation des concentrations relatives des 5 biomarqueurs pour les principaux groupes de phytoplancton, d'après la littérature.

On sait ainsi que, même pour des assemblages purs de phytoplancton, les concentrations

relatives des biomarqueurs sont très variables. Il n'a donc pas été possible de trouver simplement un unique seuil pour chaque pigment. Cette difficulté a pu être surmontée en supposant que tous les groupes de phytoplancton, listés plus haut, sont présents dans les 176 inventaires GeP&CO conservés (avec une mesure SeaWiFS coïncidente), tout en fixant des ratios qui restent en accord avec les valeurs connues (Table 2.2.1). Ainsi, il est possible d'obtenir un jeu d'inventaires de pigments spécifique pour chaque groupe phytoplanctonique en isolant, par exemple pour les diatomées, les inventaires pour lesquels on a le plus de fucoxantine et peu des autres pigments et ainsi de suite, tout en cherchant à trouver des inventaires pour chaque groupe. Ceci a permis d'établir, par tests successifs, les critères résumés dans la table 2.2.2.

	<b>Pheo a</b>	<b>Div a</b>	<b>perid</b>	<b>fucox</b>	<b>19'HF</b>	<b>zeax</b>
<b>Diatomées</b>	< 0.30	< 0.40	< 0.10	> <b>0.18</b>	—	< 0.20
<b><i>Prochlorococcus</i></b>	< 0.30	> <b>0.40</b>	< 0.10	—	—	> <b>0.35</b>
<b>Haptophytes</b>	< 0.30	< 0.40	< 0.10	—	> <b>0.14</b>	< 0.20
<b>SLC</b>	< 0.30	< 0.40	< 0.10	—	—	> <b>0.20</b>
<b>Dinoflagellés</b>	< 0.30	< 0.40	> <b>0.10</b>	—	—	< 0.20

**Table 2.2.2 :** Seuils en pigments relatifs utilisés pour associer un inventaire de pigments à un seul groupe de phytoplancton spécifique. Les valeurs en gras correspondent aux biomarqueurs de chaque groupe.

On note que la fucoxantine et la 19'HF sont les seuls pigments qui ne présentent pas de seuils maximums pour les groupes de phytoplancton dont ils ne sont pas caractéristiques. Ceci en raison de leur abondance quasi permanente dans les observations GeP&CO qui n'est pas complètement surprenante, dans la mesure où la fucoxantine et la 19'HF se retrouvent également dans d'autres groupes que ceux dont ils sont le biomarqueur principal (table 2.1.2). J'ai donc supposé ici que ces deux pigments étaient caractéristiques de leur groupe uniquement dans le cas où on ne retrouvait pas, dans les inventaires, une forte proportion d'autres biomarqueurs.

Un critère additionnel concernant la présence d'éléments organiques dégradés a été ajouté en se basant sur un seuil de la pheophytine *a*. Cela doit nous permettre d'éliminer au maximum les eaux aux propriétés optiques potentiellement influencées par la présence de matières organiques dissoutes.

### 2.2.2 Labellisation des inventaires de pigments colocalisés en terme de groupes dominants

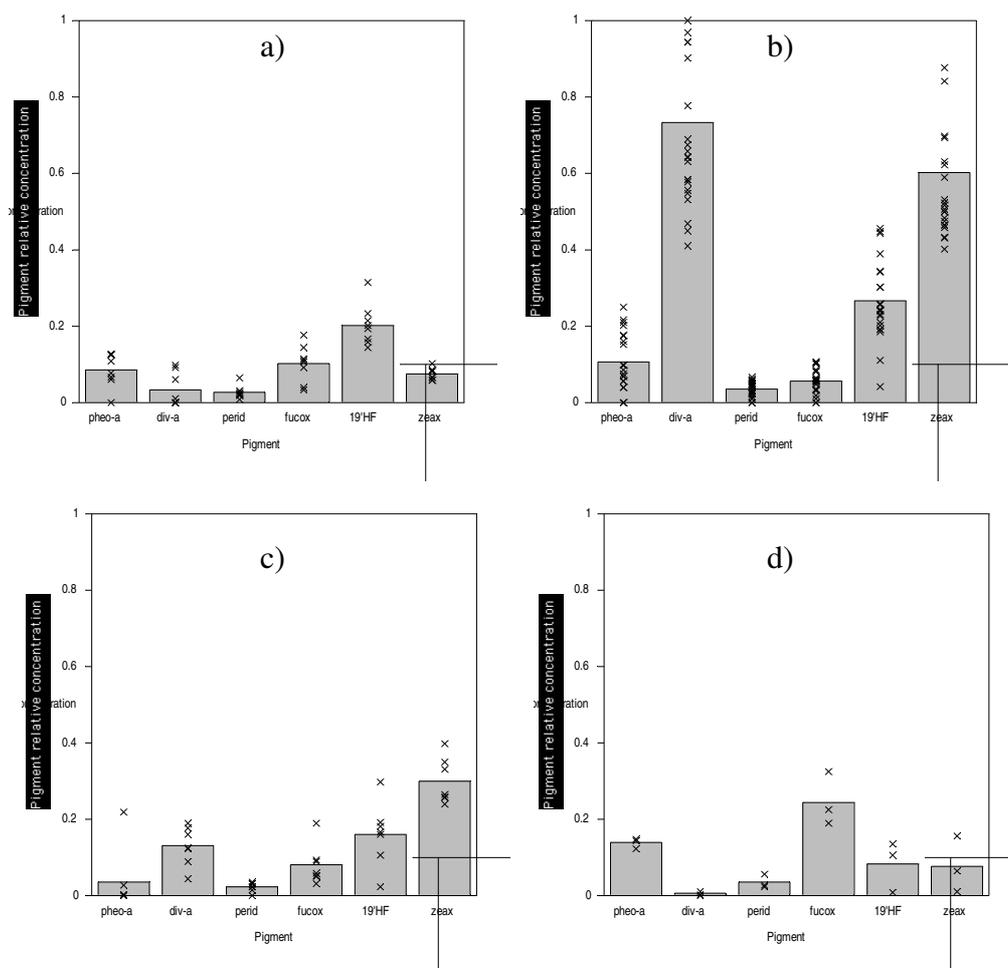
Nous disposons désormais des critères qui doivent nous permettre de labelliser les inventaires GeP&CO en terme de groupes dominants. L'étape suivante consiste donc à appliquer ces critères aux 176 inventaires GeP&CO pour lesquels on dispose d'une mesure satellite SeaWiFS coïncidente, ceci de façon à pouvoir identifier par la suite un éventuel signal satellitaire pour chaque groupe.

Parmi eux, 41 inventaires, présentés dans la Figure 2.2.1, ont pu être associés à un groupe dominant. Les autres inventaires n'ont pas été conservés car ils ne remplissaient pas tous les critères correspondant à un groupe dominant, ce qui traduit en général un mélange plus ou moins important de groupes.

Notons qu'aucun des inventaires n'a été labellisé comme « dinoflagellés » malgré le très faible seuil sur la concentration relative en peridinine retenue dans la Table 2.2.2. Cela n'est toutefois pas surprenant car les dinoflagellés sont connus pour être présents à peu près partout sans jamais dominer réellement les populations de phytoplancton dans les eaux du large (Jeffrey et al., 1997).

Notons aussi que seuls trois inventaires sont labellisés comme « diatomées ». La rigueur des critères utilisés laisse tout de même penser que ces trois inventaires sont représentatifs.

Ainsi, on dispose de 41 inventaires de pigments dont on connaît le groupe dominant. L'étape suivante consiste à étudier les mesures SeaWiFS correspondantes pour identifier un éventuel signal spécifique.



**Figure 2.2.1 :** Inventaires de pigments individuels (croix noires) pour les 41 mesures GeP&CO labellisées en a) haptophytes, b) *Prochlorococcus*, c) SLC et d) diatomées. Les barres grises correspondent aux concentrations relatives moyennes.

RESUME DU CHAPIRE 2 :

La richesse des inventaires de pigments mesurés lors des campagnes GeP&CO nous a permis de rechercher, à partir des pigments caractéristiques disponibles, cinq groupes de phytoplancton potentiellement dominants: les diatomées, les *Prochlorococcus*, les cyanobactéries, les haptophytes et les dinoflagellés.

Les critères définissant la dominance d'un inventaire par l'un de ces groupes ont été fixés à partir des proportions en pigments caractéristiques trouvées dans la littérature. La difficulté de ce travail résidait dans le fait que ces valeurs sont très variables à l'intérieur d'un même groupe. Finalement, ce problème a pu être surmonté en supposant que tous les groupes de phytoplancton listés plus haut sont présents dans les inventaires GeP&CO, tout en conservant des ratios qui restent en accord avec les valeurs de la littérature. Ceci a permis d'établir, par tests successifs, et pour chaque groupe, un jeu de critères pour les pigments caractéristiques.

Les critères ainsi définis ont été appliqués aux 176 inventaires GeP&CO pour lesquels on dispose d'une observation satellite coïncidente, ceci de façon à pouvoir identifier par la suite un éventuel signal spécifique. Parmi ceux-ci, 41 ont pu être associés à un des quatre groupes suivants : les diatomées, les haptophytes, les *Prochlorococcus* et les SLC (pour *Synechococcus* like cyanobacteria). Notons qu'aucun des inventaires GeP&CO n'a pu être associé à des dinoflagellés, malgré des critères pour ce groupe les plus souples possible, d'après la littérature.