Rôle des foraminifères planctoniques dans le cycle du carbone marin des hautes latitudes (Océan Indien Austral)

Julie Meilland

▶ **To cite this version:**

Julie Meilland. Rôle des foraminifères planctoniques dans le cycle du carbone marin des hautes latitudes (Océan Indien Austral). Sciences de la Terre. Université d'Angers, 2015. Français. NNT : 2015ANGE0059 . tel-02117881

HAL Id: tel-02117881
https://theses.hal.science/tel-02117881

Submitted on 2 May 2019

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

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

l'université nantes angers le mans
PÔLE DE RECHERCHE ET D'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR

université angers

Thèse de Doctorat

Julie Meilland

Mémoire présenté en vue de l'obtention du
grade de Docteur de l'Université d'Angers
sous le label de L'Université Nantes Angers Le Mans

École doctorale : *VENAM – Végétal, environnement, nutrition, agroalimentaire, mer*

Discipline : *Sciences de la Terre et de l'atmosphère*
Spécialité : *Biogéosciences*
Unité de recherche : *UMR 6112 LPG-BIAF*

Soutenue en *2015*
Thèse N° : *77910*

Rôle des foraminifères planctoniques dans le cycle du carbone marin des hautes latitudes (Océan Indien Austral)

JURY

Rapporteurs :	**Michal KUCERA**, Professeur, MARUM, Université de Bremen, Allemagne **Thibault DE GARIDEL-THORON,** Chargé de Recherche, CEREGE, Université Aix-Marseille
Examinateurs :	**Elisabeth MICHEL**, Directeur de Recherche, LSCE, Université de Versailles **Claire LO MONACO**, Maître de Conférences, LOCEAN, Université Paris 6 **Philippe KOUBBI,** Professeur, Museum National d'Histoire Naturelle, Université Paris 6
Directeur de Thèse :	**Ralf SCHIEBEL**, Professeur, Université d'Angers
Co-directeur de Thèse :	**Hélène HOWA**, Professeure, Université d'Angers

L'Université Nantes Angers Le Mans

2012-2015

Sciences de la Terre et de l'atmosphère
Biogéosciences

Rôle des foraminifères planctoniques dans le cycle du carbone marin des hautes latitudes

(Océan Indien Austral)

Julie Meilland

Sous la direction de Ralf Schiebel et d'Hélène Howa

Membres du jury

Schiebel Ralf | Directeur de thèse
Howa Hélène | Co-directrice de thèse
Michel Elisabeth | Présidente du jury
Kucera Michal | Rapporteur
De Garidel-Thoron Thibault | Rapporteur
Lo Monaco Claire | Examinateur
Koubbi Philippe | Examinateur

LPG BIAF

Soutenue publiquement à Angers

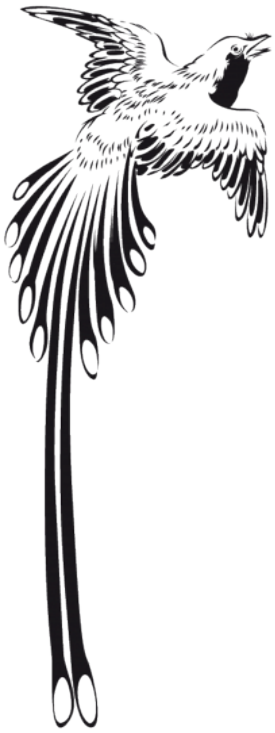
université angers

L'auteur du présent document vous autorise à le partager, reproduire, distribuer et communiquer selon les conditions suivantes :

- Vous devez le citer en l'attribuant de la manière indiquée par l'auteur (mais pas d'une manière qui suggérerait qu'il approuve votre utilisation de l'œuvre).
- Vous n'avez pas le droit d'utiliser ce document à des fins commerciales.
- Vous n'avez pas le droit de le modifier, de le transformer ou de l'adapter.

Consulter la licence creative commons complète en français :
http://creativecommons.org/licences/by-nc-nd/2.0/fr/

Ces conditions d'utilisation (attribution, pas d'utilisation commerciale, pas de modification) sont symbolisées par les icônes positionnées en pied de page.



A ma mère,

A EGK,

A toutes mes étoiles,

A la vie, parce qu'après tout… C'est ça le plus important !

Remerciements

Pour certain la thèse est un aboutissement, pour moi, la thèse, c'est le début.

Cette thèse, c'est ce que j'aime, ce qu'elle contient, c'est de belles rencontres, des rires, des larmes, des voyages extraordinaires, de la fatigue, du froid, des rêves…

J'ai repoussé l'échéance jusqu'au bout, ces quelques lignes sont les dernières du manuscrit… comment ne pas les écrire le cœur et la tête remplis d'émotions ?

Merci à **Frans Jorissen**, responsable du département angevin du LPG. Merci de m'avoir permis d'effectuer ma thèse au laboratoire. Merci pour le temps que tu as dû m'accorder ces derniers mois et pour la justesse dont tu as fais preuve. Merci d'avoir accepté de me laisser vivre toutes ces expériences incroyables qui ont rythmé mes trois années de thèse.

Merci à **Ralf Schiebel**, mon directeur de thèse, pour l'expertise dont tu as fait preuve à mes débuts. Merci d'avoir su me pousser dans mes retranchements pour me montrer qu'en science, il faut se battre et avoir les bons arguments. Nos accords et nos désaccords font la force de ce travail.

Merci à **Hélène Howa**, ma directrice de thèse… et là, c'est difficile… Par où commencer ? Le Marion pendant mon stage de M2, le Marion pour ma première année de thèse, le Pourquoi Pas ? été 2014, Santa Catalina 2015… On en a vécu des choses ! Merci d'avoir cru en moi, merci de m'avoir laissé tenir les rênes de ce projet de thèse que j'ai tant aimé et de m'avoir soutenue dans les différentes collaborations que j'entreprenais. Merci pour la Tasmanie, merci pour le CPR, merci pour tes conseils et merci aussi d'avoir su m'ouvrir les yeux sur les nombreux visages de la science. Merci d'avoir été là humainement aussi, de m'avoir aidé à ne pas tout arrêter.

Merci à **Elisabeth Michel** d'avoir gardé un œil sur moi, plein de bienveillance, de sympathie… Merci pour ton optimisme légendaire, et merci pour ton oreille attentive ! J'espère que nos chemins se croiseront encore souvent, merci aussi d'avoir accepté d'examiner mon travail et de me faire l'honneur d'être présidente de mon jury.

Merci aux membres du jury qui me font l'honneur de juger mon travail de thèse en qualité de rapporteurs : **Michal Kucera**, qui m'a intégré au groupe SCOR, et **Thibault de Garidel-Thoron**, qui m'a permis de débuter l'aventure Australe lors de mon M1.

Je souhaite remercier **Claire Lo Monaco**, qui m'a fait vivre le Marion lors de mon stage de Master 2, puis durant ma thèse. Merci à toi de t'être déplacée pour venir voir mon boulot, merci pour ta franchise et tes conseils constructifs dans les étapes délicates du procédé de publication. Merci à toi d'avoir cru en moi, d'être toujours présente. Merci à **Philippe Koubbi** pour notre collaboration, les foraminifères et le CPR, c'était pas gagné mais on l'a fait. Merci à tous les deux d'avoir accepté d'évaluer ce travail en qualité d'examinateurs.

Je tiens à remercier ceux qui étaient là au commencement, ceux qui ont cru en moi, qui m'on donné ma chance, et sans qui je ne serais pas là aujourd'hui.

Merci à **Evelyne Derelle**, ma maman scientifique ! Tu as su me transmettre ton amour de la recherche lors de mes tout premiers stages, à Banyuls. Gardes toute cette énergie et ces belles valeurs humaines qui font de toi cette grande dame !

Merci à **Alain Mazaud**, à **Thibault** et à **Elisabeth** sans qui je n'aurais peut-être jamais mis un orteil à bord du Marion Dufresne. Vous avez accepté de me donner ma chance pour mon stage de M1 en me faisant vivre l'aventure du Marion ! Jamais je n'aurais pu me douter qu'il ne s'agissait en réalité que d'un début !

Merci aux différents visages de cette thèse !

Merci à tous les membres du laboratoire qui ont toujours su m'accorder quelques minutes lorsque j'avais des questions ou lorsqu'il fallait m'aiguiller. Merci **Doudou** pour tous les cafés que tu as bu à m'écouter, à me conseiller ! Merci **Manue** pour ta présence et pour l'aventure MT180 ! Merci **Aurélia**, pour ton rire communicatif et pour ton regard plein de soutien.

Merci aux femmes enceintes du laboratoire qui ont rythmé mes séances de piscine : **Chrichou**, **Meryem**, **Maga** !

Merci à toute la clique des thésards, ex-thésards, post-docs et nouveaux MDC ! Merci **Pia**, **Jen**, **Tim**, **Dewi**, **Flo**, **Aubin**, **Jassin**, **Mathieu**, **Laurie**, pour tous les bons moments passés ensemble dans la cuisine, dans nos bureaux ou à jouer au badminton ! Merci à **Clémence** pour nos séances de tricot, pour les A/R angers/nantes où l'on a appris à mieux se connaître ! Merci pour ton soutien et ta gentillesse !! Merci à **Zozo**, comment ne pas te citer toi… Merci pour cette belle amitié, merci de m'avoir aidé à me relever et d'avoir été un véritable pilier pour moi durant ces trois ans. Merci à toi et à **Poubsi** pour les soirs ou vous m'aurez nourri en partageant vos quiches, pis merci pour les séances de courses à pieds histoire de perdre les parts de cheese cake monstrueuses que j'ai pu engloutir chez vous ! Merci **Brizel** pour tous les bons moments partagés, on t'en a fait voir de toutes les couleurs… et tu nous as dit que tu nous emmerdais, même que tu as signé le post-it ! Bonne continuation à toi !

Merci aux ex-doctorants du labo d'en dessous : **Fafouette**, **Mimi** et **Céline** ! Merci pour tous les bons moments passés ensemble, merci pour votre aide et pour les bières au Gainz !

Merci à **Sophie Q**, toi qui a toujours un petit mot délicat et qui ne m'a même pas enguirlandé d'avoir séquestré ta théière à plusieurs reprises. Merci **Eric** pour les M&M's salvateurs de fin de mission au Svalbard. Merci à **Luzia** et **Sophie V** qui font tourner toute notre petite machine !

Merci à **Sophie S**, merci 1 000 fois pour ton aide dans mon boulot, dans ma vie. Merci d'avoir pourri ma voiture, mon bureau, mon sac à main, à plusieurs reprises, et merci de m'avoir laissé pourrir à mon tour toutes tes petites affaires ! Tu as été un vrai soutien dans cette thèse et une grande partie de ce boulot te revient. N'oublies pas tes valeurs, tu es une chouette personne !

Merci aux stagiaires qui m'on aidé dans ce travail de thèse : **Anaïs**, **Constance**, **Tidiane**, **Carina** et surtout, **Steven** et **Salomé** ! Vous avez été super et je vous souhaite le meilleur pour l'avenir !

Merci à tous ceux que j'ai croisé dans mes multiples périples.

Pour commencer : le Marion !

Merci aux Parisiens : **Nico**, **petit Claude**, **grand Claude**, **Virginie**, **Doris**…

Merci aux Bordelaises : **Linda**, **Marie-Hélène**, vous avez fait chanter les coursives avé l'accent du Sud et vous m'avez tant fait sourire !! Marie… 2 fois le Marion, le Pourquoi Pas ?, dans la même cabine… On s'est quand même bien marré, à minuit, sous le soleil !

Merci aux jeunes : **Nolwenn**, **Anna**, **Mathieu**, **Antoine**, **Margaux**, **Renaud**, on a passé de super moments ensemble, au PC, a re-décoré le tout, autour de la CTD, à jouer aux cartes au milieu des manchots.

Merci à **l'équipage du MD**, merci à ceux de **l'IPEV** qui se coupent en 3 000 pour nous : **Arnaud**, **Yvan**, **Pierre**, **BO**, **Sacha**, **Xavier**… Merci aux malgaches, **Arthur**, **Olivier**, et tous les autres pour votre gentillesse, les repas au carré, les rhums arrangés, la vanille !

La Tassie !!!

Merci à **Graham Hosie** qui m'a permis de vivre l'expérience australienne, merci à **Andrew Davidson** pour son accueil au laboratoire, merci à **John Kitchener** pour tout le temps partagé sur les échantillons de CPR, pour les goûters, la « Vegemite » et tous nos papotages. Merci à **Clara Peron**, tu es quelqu'un de formidable et je n'oublierais jamais la baleine à Bruny Island et le fabuleux blueberry muffin qu'on a mangé avant la cruise ! Merci à mes colloc' **Chris** et **Adam** et à toute notre petite ferme !

Le PP !!

Merci aux hydros : **Pierre**, **Théo**, **Alysée**… pour l'animation à bord et tous les chouettes moments passés ensemble ! Merci aussi à l'équipage ! Merci à **Paulette**, on l'a touché la glace !!

Je souhaite remercier ceux qui font parti de l'envers du décor : tous mes proches !!

Merci à mes super amis, ma muraille, indestructible, mon château fort… Merci un milliard de fois à **Renaud** et **Lisa**, copains à la vie… Je n'ai pas de mots pour vous, il faudrait des livres entiers. Merci d'avoir séché mes larmes, de m'avoir remise sur pied, de m'avoir soutenue ! Merci pour nos fous rires, nos soirées, merci de m'avoir aidé à aller jusqu'au bout ! Vous n'avez pas fait cela seuls, alors merci à **Anna**, ma meufette, mon rayon de soleil, qui a toujours, toujours, toujours été présente, merci pour le Kinder salvateur de fin de rédaction et merci de m'avoir toujours ouvert ta porte ! Merci à tous les autres, **Julien**, **Lucile**, **Sophie**, **Thom**, **Sylvain**, **Claire**, **Marie**… Merci à toute l'équipe du **Krav Maga** d'Angers !

Merci à tous les membres de ma famille, où qu'ils soient...

Merci à **Marie-Noëlle**, ma belle-mère, pour toutes ses délicates attentions.

Merci **Renaud**, mon frère, l'essence même de ma motivation à toute épreuve. Ton si joli sourire et la photo de nos premiers câlins m'ont accompagné tout au long de cette thèse, tout au Nord, et tout au Sud.

Merci **maman**, de m'avoir soutenue depuis toujours, allant avec moi jusqu'au bout de mes rêves d'enfant qui pourtant t'ont apportés tant d'inquiétudes. Merci de m'avoir laissé grandir sur et sous les océans. Merci de m'avoir aidé à ne rien lâcher alors que la vie semblait nous prier du contraire. Cette thèse, c'est beaucoup grâce à ton soutien.

Merci **papa**… Il y a 8 ans je te faisais la promesse d'être docteur un jour… On y arrive. Je t'ai adulé, maudit d'être parti si vite, comme ca, sans même me voir atteindre l'objectif… Mais regarde, j'y suis. Je te pensais invincible, un genre de super héro des temps modernes et secrètement, je rêve de tes moustaches dansant au dessus de mon épaule au moment ou j'écris ces quelques lignes. Où que tu sois, j'espère que tu vois cela.

Je remercie mon allié, **Erwan**… On s'est rencontré là où tout est plus beau, où tout est plus juste… Tu étais mon évidence, tu as reconstruit les brisures, brisé l'intouchable… Tu es devenu mon refuge, pour un quotidien qui reprend vie, pour une vie où les rêves reprennent place… Sans aucune limite.

Merci à tous, merci à vous, mes petites plumes… Merci le phénix et puis… merci la vie !

Liste des acronymes les plus fréquents

AAD = Australian Antarctic Division
AAIW = Antarctic Intermediate Water
AAZ = Antarctic Zone
ACC = Antarctic Circumpolar Current
ACP = Analyse en Composantes Principales
AF = Aghulas Front
AT = Alcalinité Totale
BCA = Bi-Cinchoninic Acid
CDW = Circumpolar Deep Water
CPR = Continuous Plankton Recorder
CTD = Conductivity Temperature Density
DCM = Deep Chlorophyll Maximum
DIC = Dissolved Inorganic Carbon
FP = Foraminifères Planctoniques
HNLC = High Nutrients Low Chlorophyll
LPF = Living Planktonic Foraminifera
MD = Marion Dufresne
MD-CPR = Marion Dufresne Continuous Plankton Recorder
MEB = Microscope Electronique à Balayage
MLD = Mixed Layer Depth
N/O = Navire Océanographique
OISO = Océan Indien Service d'Observations
NSTF = Northern Sub-Tropical Front
SACCF = Sub-Antarctic CirCumpolar Front
SAF = Sub-Antarctic Front
SAHFOS = Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science
SAMW = Sub-Antarctic Mode Water
SASW = Sub-Antarctic Surface Water
SAZ = Sub-Antarctic Zone
SCAR = Scientific Committee on Antarctic Research
SO-CPR = Southern Ocean Plankton Recorder
SSTF = Southern Sub-Tropical Front
STF = Sub-Tropical Front
STMS = Sub-Tropical Mode Water
STSW = Sub-Tropical Surface Water
STZ = Sub-Tropical Zone
PF = Polar Front
PFZ = Polar Frontal Zone
TAAF = Terres Australes et Antarctiques Françaises

Introduction Générale 8

1. Généralités 8

2. Organisation du manuscrit de thèse 11

Chapitre 1: Zone d'étude et d'échantillonnage 16

1.1 Contexte hydrologique – physico et biogéochimique à partir de la bibliographie 16

1.2 Hydrologie – physico et biogéochimie de surface à partir de mesures in situ 19

1.2.1 Matériel et méthodes 19
1.2.2 Résultats 20

1.3 Hydrologie – physico et biogéochimie de la colonne d'eau à partir de mesures in situ 23

1.3.1 Matériel et méthodes 23
1.3.2 Résultats 24

Chapitre 2: Abondances et taille des foraminifères planctoniques actuels de l'Austral Indien. 30

2.1 Matériels et Méthodes 30

2.2 Abondances totales des foraminifères planctoniques. 32

2.2.1 Abondances enregistrées en 2012 32
2.2.2 Abondances enregistrées en 2013 34
2.2.3 Conditions environnementales et abondances totales des foraminifères planctoniques vivants au Sud de l'Océan Indien. 36

2.3. Assemblages des foraminifères planctoniques et relations avec les paramètres environnementaux. 37

2.3.1 Espèces de foraminifères recensés dans nos échantillons. 37
2.3.2 Assemblages des foraminifères planctoniques en 2012 38
2.3.3 Assemblages des foraminifères planctoniques en 2013 39
2.3.4 Définition des assemblages spécifiques de foraminifères planctoniques en fonction des zones biogéochimiques de l'Austral indien. 41

2.4 Analyse morphométrique des espèces de foraminifères dominantes de l'Austral Indien. 41

2.4.1 Méthodologie des analyses morphométriques. 42
2.4.2 Distribution de taille des espèces dominantes de l'Austral Indien 42
2.4.3 Discussion de la variabilité de la taille moyennes des foraminifères planctoniques de l'Austral Indien. 46
2.4.4 Couplage de l'abondance relative et de la morphométrie pour les espèces les plus abondantes de l'Austral Indien, par station – Préparation aux calculs de budgets de C_{org} et de C_{inorg}. 46

2.5 Conclusion 48

Chapitre 3: Essais et critiques d'utilisation d'un « Continuous Plankton Recorder » pour une analyse biogéographique des assemblages de foraminifères planctoniques. 52

3.1 Le Continous Plankton Recorder 54

3.2 Utilisation du CPR pour l'étude biogéographique des foraminifères planctonique actuels du Sud/Austral de l'Océan Indien. 55

3.3 Abondances globales et assemblages des foraminifères planctoniques du Sud de la Tasmanie à l'Antarctique (Sud Est de l'Océan Indien) à l'aide du CPR. 76

3.3.1 Matériel 77
3.3.2 Résultats 79
3.3.2.1 Abondance totale des foraminifères planctoniques au Sud Est de l'Océan Indien 79
3.3.2.2 Abondance spécifiques des foraminifères planctoniques au Sud Est de l'Océan Indien 80
3.3.3 Discussion 82
3.3.4 Les divers apports de la collaboration avec l'Australian Antarctic Division. 83

3.4 Le CPR, un outil de collecte pertinent pour les foraminifères planctoniques 83

3.4.1 Etat de l'art 83
3.4.2 Comparaison des assemblages : CPR vs Multinet 84

3.5 Conclusions 85

Chapitre 4 : Production de carbone organique et inorganique par les foraminifères planctoniques des hautes latitudes de l'Océan Indien 90

4.1. Biomasse des foraminifères planctoniques et production de C_{org} 90

4.1.1 Introduction à l'étude de la biomasse 90
4.1.2. Biomasse protéique individuelle des foraminifères planctoniques affectée par les conditions trophiques dans la partie Australe de l'Océan Indien [30°S-60°S] 92
4.1.3. Comparaison avec la biomasse des FP des hautes latitudes Nord 115
4.1.4. Conclusions principales de l'étude de la biomasse : procédure de calcul de budget de C_{org} 118

4.2. Masse calcique individuelle des foraminifères planctoniques affectée par les conditions trophiques dans la partie Australe de l'Océan Indien [30°S-60°S] 122

4.2.1. Introduction à l'étude du carbone inorganique produit par les foraminifères 122
4.2.2. Méthode de mesure de la masse calcique individuelle des foraminifères planctoniques 123
4.2.3. Observations globales – interannualité de la masse des foraminifères planctoniques.123
4.2.4 Variabilité inter- et intra-spécifique de la masse calcique des tests 125
4.2.5 Masse calcique normalisée par la taille en fonction des paramètres environnementaux. 126
4.2.5.1 Masse calcique normalisée par la taille en fonction du DIC. 126
4.2.5.2 Masse calcique normalisée par la taille en fonction de la zone géographique. 128
4.2.6 Discussion sur les résultats de l'étude de la masse calcique des foraminifères. 129
4.2.7. Conclusions principales de notre étude sur la masse des tests de foraminifères planctoniques. 130

4.3 Conclusion générale au chapitre – Schéma conceptuel. 132

Chapitre 5: Effet des changements climatiques sur la sédimentation et le piégeage du carbone des foraminifères planctoniques durant les terminaisons du Quaternaire dans l'Océan Austral Indien. 136

5.1 Matériels et méthodes 137

5.2 Modèle d'âge et taux de sédimentation de la carotte MD04-2718 139

5.3 Production et sédimentation des tests carbonatés des foraminifères planctoniques pendant quatre périodes glaciaire/interglaciaire de la carotte MD04-2718 141

5.3.1. Terminaison I 142
5.3.2 Terminaison II 143

5.3.3 Terminaison V 145
5.3.4 MIS 36/35 147
5.3.5 Conclusion de l'étude des 4 périodes glaciaires / interglaciaires de la carotte MD04-2718 148

5.4 Estimation des budgets de $CaCO_3$ de l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* pour la dernière déglaciation de la carotte MD04-2718. 149

5.4.1 Taille de *Neogloboquadrina pachyderma* pendant la dernière déglaciation. 149
5.4.2 Calcul préliminaire d'un budget de $CaCO_3$ pour la dernière déglaciation de la carotte MD04-2718, à partir des analyses morphométriques de *N. pachyderma*. 150

5.5 Conclusion 152

Chapitre 6 : Synthèse générale de la thèse et premières estimations des budgets de carbone 156

6.1. Principaux résultats de la thèse. 156

6.2. Calcul et estimation des budgets de carbone organique et inorganique des foraminifères planctoniques 159

6.3. Perspectives 168

Bibliographie 172

Liste des Figures 182

Liste des Tableaux 188

Annexes 192

Introduction Générale

Introduction Générale

1. Généralités

Les océans s'étendent sur 360 millions de km^2 (71 % de la surface de la Terre), représentent 300 fois la masse de l'atmosphère, 1 300 fois sa capacité de stockage de chaleur, et concentrent 50 fois plus de carbone. Les océans constituent aussi la principale source d'oxygène de la planète, le plus grand réservoir de vie et de biodiversité, abritant des millions d'espèces. Chaque jour, les océans absorbent un quart du CO_2 produit par l'homme (Le Quéré *et al*., 2013). Cette absorption de CO_2 ne se répartit pas de manière homogène dans l'océan mondial (Figure 1) (Riebesell *et al*., 2007).

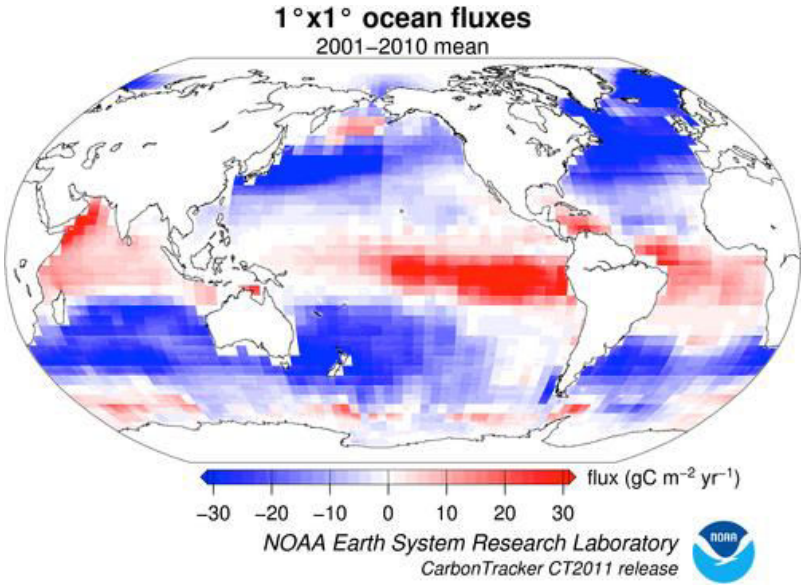


Figure 1 : Flux de CO_2 à l'interface océan atmosphère enregistré de 2001 à 2010. En bleu, on note le flux de l'atmosphère à l'océan, en rouge, le dégazage de l'océan vers l'atmosphère.

Certaines régions se comportent comme des sources de CO_2, il s'agit des zones en rouge sur la Figure 1, principalement situées dans les basses latitudes. D'autres régions constituent des puits de carbone, en pompant le CO_2, il s'agit par exemple de l'Océan Austral (Takahashi *et al*., 2002 ; Khatiwala *et al*., 2009 ; Metzl *et al*., 2009). Cette absorption du carbone est le résultat de processus physico-chimiques (pompe physique du carbone) et biologiques (pompe biologique du carbone, Emerson *et al*., 1997). La biologie marine joue un rôle important dans le cycle du carbone naturel en le séquestrant en grande quantité dans les eaux de l'océan profond et dans les sédiments. Chaque année, environ 10 milliards de tonnes de carbone sont ainsi exportées vers l'océan profond.

Le phytoplancton vivant en surface et subsurface capte l'énergie du soleil pour effectuer la photosynthèse. Il utilise les nutriments disponibles dans l'eau de mer ainsi que le carbone inorganique dissous pour produire sa matière organique. C'est dans les 100 premiers mètres de profondeur que la majorité du carbone est fixé. Il s'agit de la base de la chaîne trophique océanique qui permettra à d'autres organismes, non photosynthétiques, de se nourrir. Parmi ces organismes hétérotrophes, et appartenant au zooplancton, nous trouvons les foraminifères planctoniques.

Ces organismes unicellulaires du super-groupe des Rhizaria (Adl *et al.*, 2005) sont omniprésents dans la tranche d'eau supérieure de l'Océan mondial où ils produisent de la matière organique (Figure 2) en consommant du zoo- et du phytoplancton. La teneur en carbone organique des foraminifères planctoniques est fonction de la nourriture de l'organisme. Elle dépend du contenu de matière organique des micro-organismes qu'ils consomment et reflète le régime alimentaire des foraminifères (Anderson *et al.*, 1979 ; Larkin, 2006).

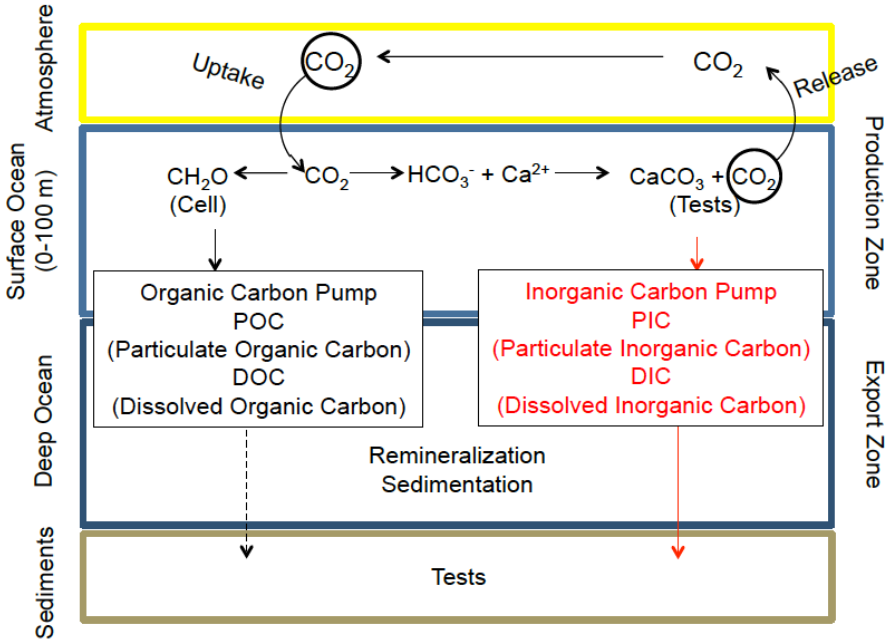


Figure 2 : Schéma simplifié du rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone.

Les 52 espèces de foraminifères définies récemment par le groupe SCOR (SCOR/IGBP Working Group 138 « Modern Planktic Foraminifera and Ocean Changes ») appartiennent au zooplancton dit « calcifiant ». Ces organismes unicellulaires secrètent une coquille (ou test) essentiellement composée de $CaCO_3$, généralement de taille <500 µm.

Les équations mises en jeu dans ces procédés sont celles du système du carbone et des carbonates :
Équation simplifiée de la photosynthèse (production de matière organique par consommation de carbone) :

$$CO_{2\ aq} + 2H_2O + \text{énergie (lumière)} \rightarrow CH_2O \text{ (matière organique)} + O_2 + H_2O$$

Dissolution du CO_2 et libération de l'ion carbonate

$$CO_{2\ aq} + H_2O \rightarrow H_2CO_3 \rightarrow HCO_3^- + H^+ \rightarrow CO_3^{2-} + 2H^+$$

Ces équations sont réversibles, les flèches montrent le sens spontané des réactions in situ.
Équation de la calcification, équation réversible (dissolution) :

$$Ca^{2+} + 2HCO_3^- \rightarrow CaCO_3 + H_2O + CO_2$$

Le processus de calcification relargue du CO_2 dans l'atmosphère (Erez, 2003), car pour chaque atome utilisé dans la formation d'une molécule de calcite, un atome de carbone est relargué sous forme de CO_2 (Figure 2) il s'agit du « complexe des carbonates ». Sur une échelle de temps courte, ce processus a un effet neutre sur la pompe biologique du carbone (Zeebe *et al*., 2012). En revanche, sur des échelles de temps plus longues, le carbone piégé dans la coquille des foraminifères planctoniques est exporté dans l'océan profond par la sédimentation des individus morts. Les tests de foraminifères peuvent atteindre les sédiments marins et y fossiliser, stockant ainsi le carbone de leur coquille sur une échelle de temps géologique. Cela leur confère la particularité d'être un véritable proxy/outils paléocéanographique. Le carbone qui sera reminéralisé au cours de la sédimentation (en dessous de 100 m) sera séquestré pour des dizaines, des milliers d'années, sous contrôle de la circulation thermohaline.

Sous ces différents aspects, les foraminifères planctoniques sont des contributeurs importants du cycle du carbone océanique (Schiebel 2002). Ils représentent 30 à 80 % du stockage de carbone dans les couches océaniques profondes (Schiebel et Hemleben, 2005). La contribution des foraminifères au volet organique de la pompe biologique du carbone a été étudiée dans le cadre d'un projet à grande échelle ayant pour but d'étudier la biomasse globale de différents types de plancton (Schiebel et Movellan 2012). Ce projet, intitulé MAREDAT (MARine Ecosystem DATa project) a permis de comparer la biomasse des organismes hétérotrophes et autotrophes, et de relier la taille de l'organisme à sa répartition géographique. La comparaison de toutes ces données (Buitenhuis *et al*., 2013) a également mis en évidence l'importance des foraminifères planctoniques en comparaison avec les autres groupes sur le fait que ces organismes soient ubiquistes et capables de fossiliser, ce qui leur confère la particularité d'être un proxy paléocéanographique efficace. Cette étude se base cependant uniquement sur des analyses effectuées à partir de foraminifères planctoniques prélevés dans l'hémisphère Nord, aux basses et moyennes latitudes.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons justement tenté de contraindre au mieux leur contribution à la pompe biologique du carbone, dans l'hémisphère Sud, pour une région décrite comme l'un des puits de carbone les plus intenses au monde : l'Océan Austral Indien.

Dans cette région particulière, aux abords de Crozet, la contribution des foraminifères planctoniques au volet inorganique de la pompe biologique du carbone a été observée à partir de pièges à sédiments (Salter *et al*., 2014). Les résultats suggèrent que les organismes calcifiants hétérotrophes, tels que les foraminifères planctoniques, comptent pour 34 à 49 % des flux annuels de $CaCO_3$ à Crozet. Cette étude qui témoigne aussi d'une réponse « spécifique » aux apports en Fe (fertilisation) dans les eaux de Crozet, suggère que la contribution des foraminifères planctoniques à la pompe biologique du carbone dépendrait de l'espèce.

Ce travail de thèse vise alors à observer et contraindre le rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone à échelle de la population, mais aussi à échelle spécifique et en se basant sur des observations à l'échelle de l'individu.

Le contexte actuel de réchauffement climatique et d'augmentation de la concentration atmosphérique des gaz à effet de serre, tel que le CO_2 risque, à terme, d'impacter la pompe

biologique du carbone. En effet la production primaire, basée sur l'énergie emmagasinée par l'activité photosynthétique, premier maillon de fixation de CO_2 dans les océans, est fortement affectée par les changements de température de l'eau, de lumière et de disponibilité en nutriments (Pörtner *et al*., 2014). Les modèles prédisent ainsi une réduction globale de la production primaire de l'océan, avec cependant de plus fortes productions dans les hautes latitudes suite à la fonte des glaces. L'ensemble de ces modifications affecte d'ailleurs probablement directement l'abondance des foraminifères planctoniques puisque cette dernière dépend des facteurs biologiques et physico-chimiques (quantité et qualité de nourriture, salinité, température) (Bé, 1977 ; Hemleben *et al*., 1989 ; Bijma *et al*., 1990a). De plus, la dissolution des excédents de CO_2 atmosphérique dans l'océan diminue le pH des eaux océaniques, ce qui conduit à l'acidification des océans. Plusieurs types d'organismes calcifiants, dont les foraminifères planctoniques, pourrait réduire leur calcification (Orr *et al*., 2005 ; de Moel *et al*., 2009 ; Moy *et al*., 2009) et ainsi tendre à réduire l'export de carbone dans l'océan profond et dans les sédiments, où il est stocké sur du long terme. Ce phénomène pourrait avoir une rétroaction négative sur le CO_2 atmosphérique (Riebesell *et al*., 2000).

Dans ce contexte global, il est nécessaire d'améliorer nos connaissances concernant le lien existant entre les paramètres environnementaux (physico-chimie, production primaire, dynamique océanique) et la production de C_{org} et de C_{inorg} des foraminifères planctoniques, qui reflète leur impact dans la pompe biologique du carbone. Nous avons exploré cette problématique au Sud de l'Océan Indien, de 30 à 60°S au cours de trois campagnes océanographiques à bord du Marion Dufresne, organisées pendant 3 étés consécutifs, de 2012 à 2014. L'analyse d'une carotte sédimentaire située sur le plateau de Kerguelen nous a permis de suivre l'évolution des flux de foraminifères et de $CaCO_3$ sur une échelle de temps géologique. Pour confronter l'ensemble de nos données actuelles avec celles de foraminifères provenant d'autres provinces océaniques de Hautes Latitudes, nous avons aussi eu l'occasion d'échantillonner en Mer de Barents en 2014 (Collaboration SHOM[1]-convention de recherche « Campagne océanographique MOCOSED2014 »), et d'étudier des échantillons du Sud de la Tasmanie (AAD[2]).

2. Organisation du manuscrit de thèse

Cinq axes principaux composent cette étude, il s'agit des 5 chapitres de ce manuscrit de thèse. Les résultats principaux de ces 5 axes ont été rationalisés tout au long de ce manuscrit à l'aide de schémas récapitulatifs disponibles en fin de chapitre. Afin de faciliter la lecture de cette thèse, la liste des acronymes les plus fréquents est disponible sur un volet plastifié (marque-page). Lorsque cela est préférable, le « matériel et méthode » est développé au fur et à mesure du chapitre pour aider à la compréhension, et non dans un paragraphe groupé en début de chapitre.

Ce travail de recherche s'intègre dans une démarche d'amélioration des connaissances relatives aux foraminifères planctoniques de l'Austral Indien et à leur rôle dans la pompe biologique du carbone. Cette investigation implique la mise en relation des paramètres propres aux foraminifères planctoniques (abondances, assemblages, taille et poids des

[1] SHOM : Service Hydrographique et Océanographique de la Marine
[2] AAD : Australian Antarctic Division – Hobart, Tasmanie

individus, répartition spatiale) avec les paramètres bio-physico-chimiques de l'environnement dans lequel ils évoluent (température, salinité, production primaire, chimie des carbonates).

C'est la raison pour laquelle la première partie de ce travail se focalise sur un « état de lieux » hydrologique de la zone d'étude. Le Chapitre 1 est entièrement consacré à une description hydrologique du Sud Ouest de l'Océan Indien basé sur la littérature. Les données physico-chimiques acquises en continu, semi-continu, et en station, mises à notre disposition par l'équipe de l'UMR 7159-LOCEAN[3]- (programme OISO[4]), nous ont permis de discuter du fractionnement latitudinal et en profondeur des eaux dans lesquelles nous avons prélevé le matériel de cette thèse. Dû à l'activité de fronts océaniques intenses, il existe de très fortes différences dans la composition des eaux entre le Nord (30°S) et le Sud (60°S) ainsi que sur la colonne d'eau. Cette étude discute aussi de la variabilité interannuelle de la production primaire. Ces informations sur la bio-physico-chimie des milieux de vie sont indispensables à la compréhension de la dynamique de population des foraminifères.

Afin d'observer le lien entre la composition physico-chimique, la production primaire et la répartition des foraminifères planctoniques, le Chapitre 2 détaille les résultats des assemblages de foraminifères (abondances totales et spécifiques relatives, et d'analyses morphométriques des individus) récoltés en 2012 et 2013. Les échantillons étudiés ici proviennent de collectes de filets à plancton réalisées sur le NO Marion Dufresne, dans le contexte du programme OISO, et grâce à la collaboration avec l'IPEV[5]. Ce travail permet de caractériser la productivité des foraminifères planctoniques (au niveau du groupe et au niveau spécifique) en fonction de la latitude et du contexte hydrologique frontal, et de la profondeur d'eau. Connaître l'assemblage permet de concentrer les analyses morphométriques et la calibration du C_{org} et du C_{inorg} des foraminifères (Chapitre 4) sur les espèces les plus abondantes. Les résultats de ce chapitre permettent aussi de mettre à jour l'écologie des espèces du Sud de l'Océan Indien, décrite par Bé et Hutson, en 1977 et 1979.

Le Chapitre 3 se consacre à l'utilisation de l'outil CPR (Continuous Plankton Recorder) pour l'étude biogéographique de foraminifères planctoniques. Une grande partie de ce travail s'est faite en collaboration avec Philippe Koubbi (Pr. au MNHN[6]) et S. Fabri-Ruiz (M2-Université Pierre et Marie Curie), dans le cadre du programme MDCPR (MNHN/IPEV). Cette étude témoigne de la pertinence à utiliser le CPR, appareil de collecte de plancton, pour suivre la dynamique des populations de foraminifères planctoniques à grande échelle. Ainsi, nous avons pu suivre la variabilité des abondances et des assemblages de foraminifères depuis le Nord de Crozet, jusqu'au Sud de Kerguelen. Dans ce Chapitre 3, les résultats du CPR sont confrontés aux données issues des collectes par multinet.
Grâce au financement de mobilité ARIANES de l'Université d'Angers (1 mois en Tasmanie - Juin 2014), des échantillons de CPR prélevés entre l'Australie et l'Antarctique (Sud-Est Océan Indien) ont été mis à ma disposition par Graham Hosie et Andrew Davidson (Pr. à l'AAD[2]), pour comparaison avec mes données du Sud-Ouest Indien.

[3] UMR 7159 – LOCEAN : Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentations et Approches Numériques
[4] OISO : Océan Indien Service d'observation, programme conjoint INSU/IPEV/IPSL
[5] IPEV : Institut Polaire Paul Emile Victor
[6] MNHN - UMR 7208 (Muséum Nationale d'Histoire naturelle – Paris)

Dans le Chapitre 4, nous avons concentré les analyses individuelles de contenu protéique des foraminifères (proxy C_{org}) et de poids de coquilles ($CaCO_3$, proxy de C_{inorg}) pour les espèces majeures décrites dans les chapitres précédents. Ces analyses, confrontés à la taille des foraminifères permettent de construire des équations de calibrations « protéines vs taille » et « poids vs taille » afin de pouvoir estimer la production de C_{org} et de C_{inorg} des foraminifères à partir de la taille des assemblages uniquement. Ces résultats, confrontés à la production primaire (pour la biomasse) et à la chimie des carbonates (pour le poids des coquilles), apportent de nouvelles informations quant au rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone, en fonction des divers paramètres environnementaux. Afin de pouvoir extrapoler ces calibrations à des assemblages de composition différente, nous avons aussi réalisé des équations de droites « globales », à partir d'un ensemble d'espèces subtropicales à polaires.

Dans le Chapitre 5, nous avons fait l'étude de 4 sections choisies dans une carotte sédimentaire localisée sur le plateau de Kerguelen, afin d'observer la variation des paléobudgets de C_{org} et de C_{inorg} induits par les foraminifères planctoniques pendant des périodes de changements climatiques abrupts ou de forte intensité. Nous avons ainsi analysé les taux d'accumulations (PFAR) et les assemblages de foraminifères de 4 transitions glaciaire/interglaciaire (MIS 2-1, MIS 6-5, MIS 12-11, MIS 36-35), grâce au travail d'un stagiaire de Master 2 et de 3 stagiaires de Master 1 de l'université d'Angers. L'étude morphométrique de foraminifères du LGM au subactuel, couplée aux droites calibrations déterminées en Chapitre 4 permet la reconstruction des paléoflux de $CaCO_3$. Ce dernier chapitre a été conçu comme un test d'application dans le passé, de nos calculs de flux de carbone inorganique. Il doit être considéré comme une première étape dans le développement du proxy [$CaCO_3$ des foraminifères planctoniques] pour la reconstruction des paléobudgets de carbone océanique.

Sous forme de Synthèse, nous avons calculé une première estimation des standings stock de C_{org} et de $CaCO_3$ pour les 100 premiers mètres de la colonne d'eau de l'Austral Indien, en appliquant les équations de calibration (Chapitre 4) aux données d'assemblages issues des prélèvements multinet et CPR (Chapitre 2 et 3). À partir d'une collaboration avec Mathieu Rembeauville (LOMIC[7]), nous avons pu appliquer nos calibrations $CaCO_3$ vs taille aux flux de foraminifères capturés dans les pièges à sédiments de Sud Kerguelen. Enfin, l'étude des PFAR de foraminifères pendant les 4 transitions climatiques choisies a conduit à l'estimation de flux de $CaCO_3$ sous forçage climatique. Ainsi, cette thèse apporte de nouveaux éléments à la contrainte du rôle individuel, spécifique, et de la population des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone du Sud Ouest de l'Océan Indien.

[7] UMR 7621 – LOMIC : Laboratoire d'Océanographie Microbienne (Observatoire Océanologique de Banyuls sur Mer)

Chapitre 1 : Zone d'étude et d'échantillonnage

Chapitre 1 : Zone d'étude et d'échantillonnage

La totalité de cette étude a été conduite dans le secteur Sud et Austral de l'Océan Indien. L'Océan Indien est délimité par L'Océanie, l'Asie, l'Afrique et au Sud par le front Subtropical positionné vers 40°S. Il représente à lui seul 75 millions de km^2. Sa partie australe s'étend quant à elle du STF au couvert de glace Antarctique qui le délimite au Sud. Dans cet Océan, notre étude a principalement pris place dans le secteur Sud-Ouest et Austral de l'Océan Indien ; de [30° S-60°S] à [50° E-80°E] durant l'été Austral (janvier à Mars). Cette large zone est fortement influencée par la présence de 3 fronts hydrologiques majeurs entre 40 et 50°S et comprenant, du Nord au Sud, le Front Subtropical, le Front Subantarctique et le Front Polaire. Ils délimitent 4 zones hydrologiques principales ; la zone subtropicale (STZ), au Nord du STF, la zone subantarctique (SAZ), délimitée au Nord par le STF et au Sud par le SAF ; la zone polaire frontale (PFZ), située entre le SAF et le PF ; puis la zone antarctique (AAZ) qui s'étend du sud du PF au couvert de glace de mer antarctique. L'ensemble de cette région est aussi contrôlé par le courant circumpolaire antarctique (ACC) qui conditionne l'intensité et la position des fronts et des masses d'eau de l'Océan Austral.
C'est dans cette large région très contrastée et aux multiples particularités hydrologiques que la totalité des échantillons analysés au cours de cette thèse fut prélevée ; à bord du N/O Marion Dufresne, durant les campagnes océanographiques « Indien-Sud 2 » (MD189, 2012), « LOGIPEV » (MD193, 2013) et « MYCTO » (MD197, 2014). Nous avons récolté nos échantillons en station, le long du trajet du Marion Dufresne sur ses missions de ravitaillement « valorisation de transit ».
Ce premier chapitre a pour but de décrire les propriétés hydrologiques et biogéochimiques des eaux (surface et profondeur) de l'Océan Austral. L'océan Austral joue un rôle majeur dans l'absorption (puits) du carbone anthropique en générant de multiples oasis de productivité primaire et secondaire. Comprendre son fonctionnement hydrologique va nous permettre d'aborder la suite de ce manuscrit avec un œil averti.

1.1 Contexte hydrologique – physico et biogéochimique à partir de la bibliographie

La description du contexte hydrologique se fera du Nord de la zone d'étude, fixée à 30°S, jusqu'au Sud, 60°S en se basant sur la littérature (Belkin et Gordon, 1996) et en décrivant avec précision les fronts actifs dans la zone. Ces fronts hydrologiques délimitent des régions dont les caractéristiques biogéochimiques sont relativement homogènes sur l'horizontale (Pollard *et al*., 2002). Du fait de la topographie des lieux et de divers forçages (vents, T°C, S), la position des fronts et l'étendue des zones hydrologiques peuvent varier à des échelles courtes de temps et d'espace.

Les zones hydrologiques et leurs fronts :

Le premier front rencontré dans la zone d'étude est le STF, composé de deux branches principales, une au Nord (NSTF) et l'autre au Sud (SSTF) (Figure 1-1). Il sépare les eaux subtropicales (STZ), décrites comme oligotrophes et chaudes (T>20°C en été, >15°C en hiver), des eaux subantarctiques (SAZ). La SAZ est caractérisée par des eaux plus froides (6°C<T<12°C) et continuellement enrichies en éléments nutritifs grâce aux apports éoliens (Sarmiento *et al*., 2004). Cela les rend très productives, elles sont d'ailleurs décrites comme l'un des puits de CO_2 les plus efficaces (Metzl et al., 1999).

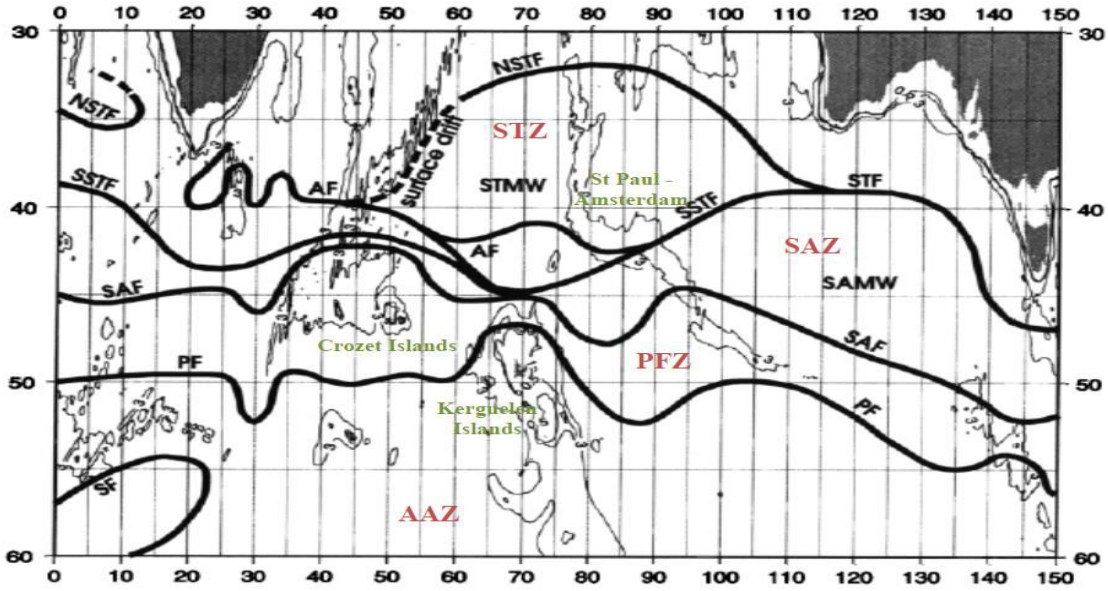


Figure 1-1 : Fronts majeurs de l'Océan Indien Sud et Austral ; Belkin et Gordon (1996). En rouge sont représentées les 4 régions délimitées par les fronts : la zone subtropicale (STZ), la zone subantarctique (SAZ), la zone polaire frontale (PFZ) et la zone antarctique (AAZ).

Le STF, localisé à 40°S environ rencontre sur son trajet l'Archipel de Crozet dont la topographie engendre la création du « Front de Crozet ».
Ce dernier résulte de l'addition du SSTF, du SAF et d'un front issu du courant retour des aiguilles : le front des Aiguilles (AF) (Park *et al*., 1993 ; 2014 ; Belkin and Gordon, 1996).
Le front de Crozet, issu du resserrement des fronts au nord de l'île à cause de la topographie du plateau, se caractérise par une forte diminution de la température (20 à 9°C) et de la salinité (35,5 à 33,7). Il sépare la région subtropicale, située au-dessus du STF de la PFZ, localisée au Sud du SAF. La PFZ présente de faibles salinités (<33,85), et, comme la SAZ, une forte activité biologique.
Le front de Crozet persiste jusqu'à environ 62°E, où la topographie n'impose plus de contrainte hydrologique particulière (hauts fonds).
En se décalant plus à l'Est, le STF va à nouveau se rapprocher du SAF puis du PF, cette fois-ci sous l'influence de la topographie de l'archipel de Kerguelen ; marquant ainsi la limite Nord de l'AAZ (Park *et al*., 1993 ; Belkin and Gordon, 1996) avec une isotherme à 7°C et une isohaline à 34,3. Plus récemment, une branche du front polaire a été décrite au Sud de l'archipel de Kerguelen grâce, notamment, à des mesures et des observations altimétriques (Park *et al*., 2014)
L'AAZ est la région la plus froide de notre zone d'étude (T<5°C), elle est enrichie en nutriments par la remontée des eaux profondes circumpolaires (CDW), mais présente de fortes limitations en fer qui empêchent le développement d'une forte activité biologique (Martin *et al*., 1990 ; de Baar *et al*., 1995). Il s'agit de ce que l'on appelle plus communément une zone « High Nutrients Low Chlorophyll » (HNLC) (Minas and Minas, 1992).
Les travaux d'Orsi *et al*., (1995) et de Moore *et al*., (1999) suggèrent quant à eux le passage du PF plus au Sud, sous l'archipel de Kerguelen et défini par une isotherme de 2°C à 200 m de profondeur.

La production primaire :

En terme de production primaire, comme évoqué précédemment, notre étude se situe dans une région très contrastée ; avec des eaux très pauvres en Chl-*a* dans le Nord et des eaux productives à fortement productives dans la SAZ et la PFZ. Cela s'explique dans la littérature par l'impact des upwellings de la région liés aux fronts, mais aussi et surtout par l'influence des archipels de Crozet et Kerguelen, générant des blooms réguliers (Chever *et al*., 2010 ; Planquette *et al*., 2007, Blain *et al*., 2008). La présence des deux archipels influence les eaux par leur topographie, mais aussi par les apports marin et éolien en Fe qu'ils constituent sous les effets de l'érosion (Blain *et al*., 2007, 2008 ; Park *et al*., 2010) ; ces apports en Fe permettent le développement et le maintien des blooms phytoplanctoniques, principalement de novembre à décembre (Venables *et al*., 2007 ; Mongin *et al*., 2008). Nos campagnes d'échantillonnage, de janvier à mars, sont alors contrôlées aux abords de Kerguelen, par la fin du bloom annuel et par les communautés phytoplanctoniques qu'il abrite (Queguiner *et al*., 2013).

Les masses d'eaux de la région décrites par la bibliographie.

La large bande frontale décrite précédemment constitue un lieu de formation d'eaux intermédiaires et modales (Mc Cartney, 1977 ; Hanawa et Talley, 2000). Sous l'action du refroidissement hivernal, les eaux de la thermocline situées dans la zone frontale plongent entre 500 et 1500 m de profondeur, formant ainsi les eaux antarctiques intermédiaires (AAIW) et les eaux de mode subantarctique (SAMW) dirigées des hautes vers les moyennes et basses latitudes.
Les eaux de l'AAIW sont localisées à plus de 1000 m de profondeur. Elles n'influencent alors que très peu les foraminifères planctoniques et pour cette raison nous ne les décrirons pas. La SAMW plonge au Nord du SAF (40-45°S), elle se forme principalement à l'Est de la zone d'étude, au Nord du plateau de Kerguelen, sous l'influence des mélanges convectifs couplés du SAF et du STF (Hanawa et Talley, 2001 ; Koch-Larrouy *et al*., 2010). Ses eaux ont la particularité d'êtres denses et salés. Leur densité est plus forte à L'Ouest de notre zone d'étude qu'à l'Est, on les retrouve à partir de 300 m seulement à l'Est tandis qu'elles n'apparaissent qu'à partir de 400 m pour la zone la plus à l'Ouest (Koch-Larrouy *et al*., 2010). Localisées au Nord du STF, les eaux de mode subtropicales (STMW, non représentés figure 1-2) se caractérisent par de fortes températures (~18°C) ; leur densité et leur salinité sont plus faibles que celles de la SAMW. Elles se situent, dans l'Ouest du bassin, entre 200 et 400 m de profondeur (Toole et Warren, 1993 ; Belkin et Gordon, 1996 ; Alvarez *et al*., 2011).

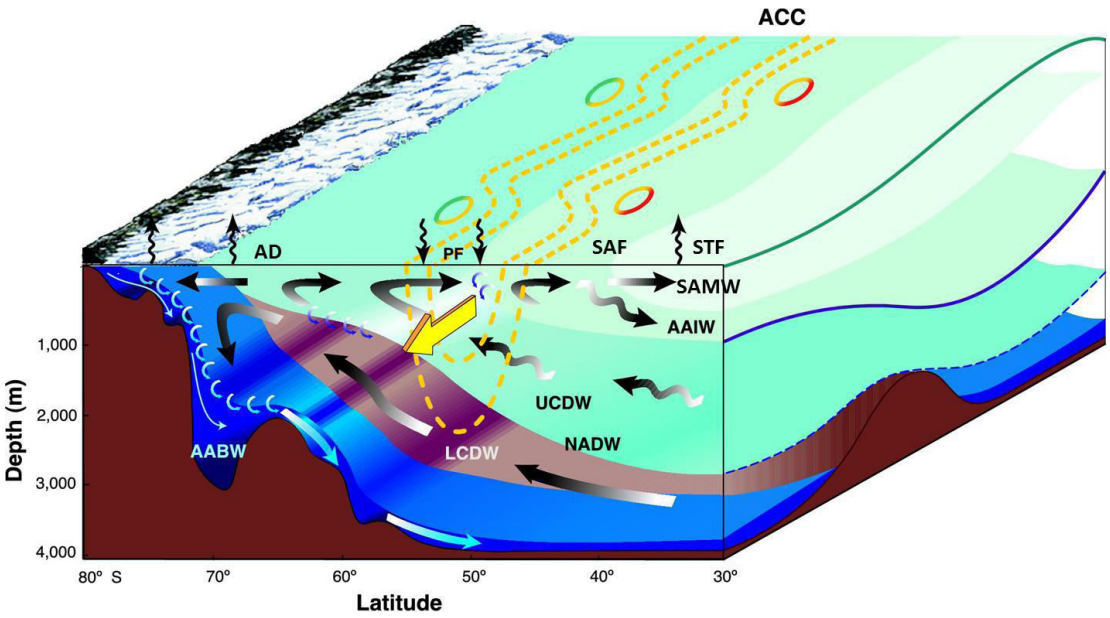


Figure 1-2 : Schéma de la circulation méridienne dans l'océan Austral avec la présence des différentes masses d'eau et des fronts. Figure extraite du site https://www.whoi.edu/page.do?pid=11719 et adaptée d'après Olbers *et al.*, 2004. Les acronymes sont décrits dans le texte.

1.2 Hydrologie – physico et biogéochimie de surface à partir de mesures in situ

La position des fronts et l'homogénéité des paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau sont deux paramètres qui évoluent conjointement aux différents forçages climatiques et hydrologiques. Afin de caractériser au mieux les eaux dans lesquelles nous avons prélevé nos échantillons, ceux qui constituent l'intégralité de ce travail de thèse, nous avons pu utiliser les données des campagnes océanographiques OISO durant lesquelles nous avons effectué nos prélèvements. Le service d'observation « Océan Indien Service d'Observation » (OISO) est un réseau couplé de mesures océaniques et atmosphériques. Dans ce contexte, le programme échantillonne les eaux de surface et de la colonne d'eau de la région. Les observations présentées dans cette étude ont été collectées à bord du N/O Marion Dufresne au cours de 3 campagnes océanographiques d'été (OISO 21, 22 et 23) menées en 2012, 2013 et 2014. Au total, ce sont trois années qui permettront de décrire la variabilité interannuelle des paramètres physico-chimiques et de mieux appréhender le comportement des foraminifères planctoniques au regard de leur milieu.

1.2.1 Matériel et méthodes

Durant chaque campagne (2012, 2013 et 2014), les échantillons d'eau de mer sont collectés en continu sous le bateau (5 m de profondeur) à l'aide d'une pompe. La température (T°C), la salinité (S) et la concentration en oxygène dissous sont mesurées grâce à un thermosalinomètre (SBE 21) et à une optode. L'alcalinité totale (AT) et le Carbone Inorganique Dissous (DIC) sont quand à eux déterminés en semi-continue par dosage potentiométrique par un dispositif identique à celui de la plateforme SNAPO-CO_2 (plateforme

d'analyse du LOCEAN – Jussieu). D'autres mesures de surface sont effectuées en semi-continu, toutes les 4 à 8h. Elles permettent l'analyse de nutriments (NO_3^-, $Si(OH)_4$, PO_4^{3-}), des isotopes ($\delta^{18}O$, $\delta\ ^{13}C$), et de la concentration en Chl-*a*. Suite à certains problèmes techniques, certaines informations de surfaces n'ont pu être enregistrées en continu par le programme OISO, la Chlorophylle a par exemple. Pour cette raison, nous avons pour chaque année récupéré les données relatives aux cartes de Chl-*a* disponibles en ligne sur MODIS (Giovanni-NASA) ainsi que leurs métadonnées.

L'ensemble de ces données nous permet d'observer les particularités et anomalies éventuelles relatives à chaque année échantillonnée (Figure 1-3).

1.2.2 Résultats

Salinité :

Les mesures de salinité en fonction de la latitude (Figure 1-3) pour les 3 années consécutives met en exergue une zone de transition entre 40°S et environ 46°S avec une forte diminution de la salinité (~35,5 → ~33,8). Cela correspond à la séparation des eaux de la STZ de celles de la PFZ par le front de Crozet (cf. paragraphe 1.1). On passe alors des eaux de surface subtropicales (STSW) aux eaux de surface subantarctiques (SASW). Au-delà de cette zone, la salinité atteint ses valeurs les plus faibles (<33,85), avec la dominance en surface des eaux les moins salées du courant circumpolaire antarctique. On remarque pour la salinité de très faibles valeurs pour les années 2012 et 2013 aux environs de 50°S. Cela correspond à la dessalure enregistrée sous le bateau aux abords de l'île de Kerguelen et issue du réseau fluviatile de l'archipel et des apports en eau douce provenant de la fonte des glaces. En effet, en 2012 et en 2013, des manœuvres scientifiques furent conduites en baie de la table, les enregistrements de salinité enregistrés à l'entrée du fjord doivent être influencés par un apport en eau des fontes du glacier Cook. Les années 2012 et 2013 semblent présenter des enregistrements de salinité similaires.
Un plus fort signal de salinité (de 0,2 en moyenne) pour l'ensemble des données enregistrées en 2014 est observé Figure 1-3 ; tant dans les eaux de l'AAZ que dans la PFZ ou la SAZ.
La zone de transition observée pour la salinité est aussi mise en évidence par les données de température.

Température :

On observe une large bande de transition entre 40 et 46°S, avec une diminution de la température allant de 20 à ~10°C. Il s'agit là encore du front de Crozet, à l'Ouest. Dans cette large bande de transition, on peut noter deux phases de baisse de la température un peu plus abruptes. La première, enregistré à 40°S marque une perte d'au moins 5°C pour chaque année. Il s'agit ici du passage du STF, séparant les eaux de la STSW aux températures comprises entre 14 et 20°C de celles de la SASW aux eaux plus froides, comprises entre 6 et 12°C, et localisées dans la SAZ. La deuxième baisse abrupte de température s'observe à 45°S et caractérise le passage du SAF. Plus généralement, dans la PFZ et l'AAZ, on note une diminution de la température de 2012 à 2014.

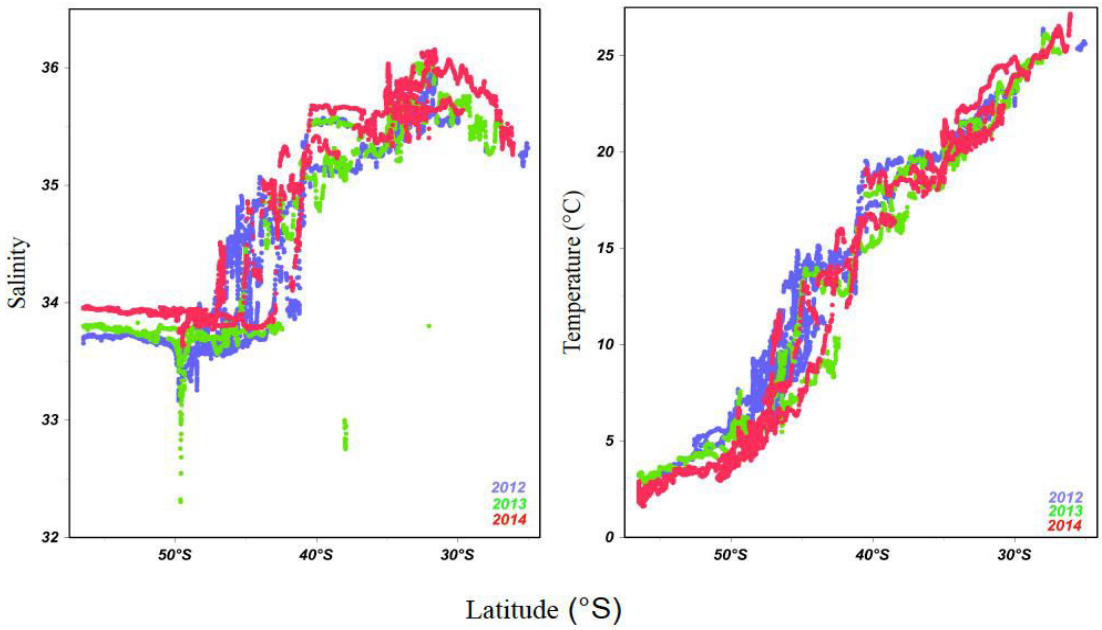


Figure 1-3 : Distribution annuelle de la salinité et de la température en fonction de la latitude (le long du trajet effectué par le N/O Marion Dufresne) en 2012, 2013 et 2014.

Chl-a :

À partir des métadonnées extraites en ligne, on peut observer une différence de Chl-*a* entre années (Figure 1-4) à noter des valeurs plus fortes en 2012 sur l'ensemble de la région. Globalement, et ce pour chaque année, les concentrations de Chl-*a* ne dépassent les 1,5 mg.m^3 qu'aux abords de Kerguelen où les concentrations peuvent atteindre et dépasser 5 mg.m^3. Cette forte production primaire s'explique par l'influence de l'archipel (cf. paragraphe 1.1).

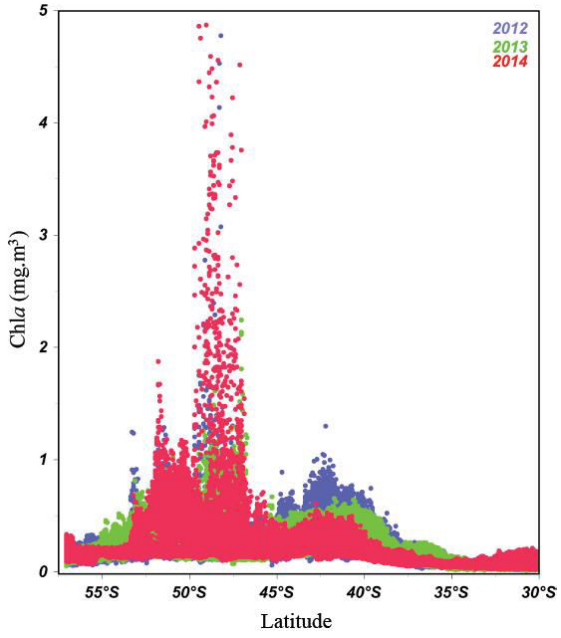


Figure 1-4 : Distribution de la Chl-*a* (mg.m^3) en fonction de la latitude sur l'ensemble de la zone d'étude. Graphique issu des métadonnées MODIS.

Les images satellites disponibles sur le site de la NASA (aqua-MODIS) et construites à partir des métadonnées utilisées ci-dessus confirment les observations faites grâce à la Figure 1-5 et apportent plus de précisions.

Dans la STZ, l'île de Madagascar est à l'origine en 2012 et en 2014 d'une structure chlorophyllienne qui s'étend au Sud de l'île et d'Ouest en Est, appelée le « panache de Madagascar ». On observe plus au Sud une large bande de production primaire aux environs de 40°S, générée par le STF et qui s'étend dans la SAZ. Tout au long de cette large bande, la Chl-*a* dessine des tourbillons, témoins de la forte dynamique des eaux de surface et des fronts. Dans la PFZ, des zones de forte concentration en Chl-*a* se créent autour de Crozet et plus intensément au Nord Nord-Est de Kerguelen. On observe aussi un patch assez fort de Chl-*a* à l'Est d'Heard Island (Carte – Tableau 1-1). De fortes productivités sont à noter dans l'AAZ.

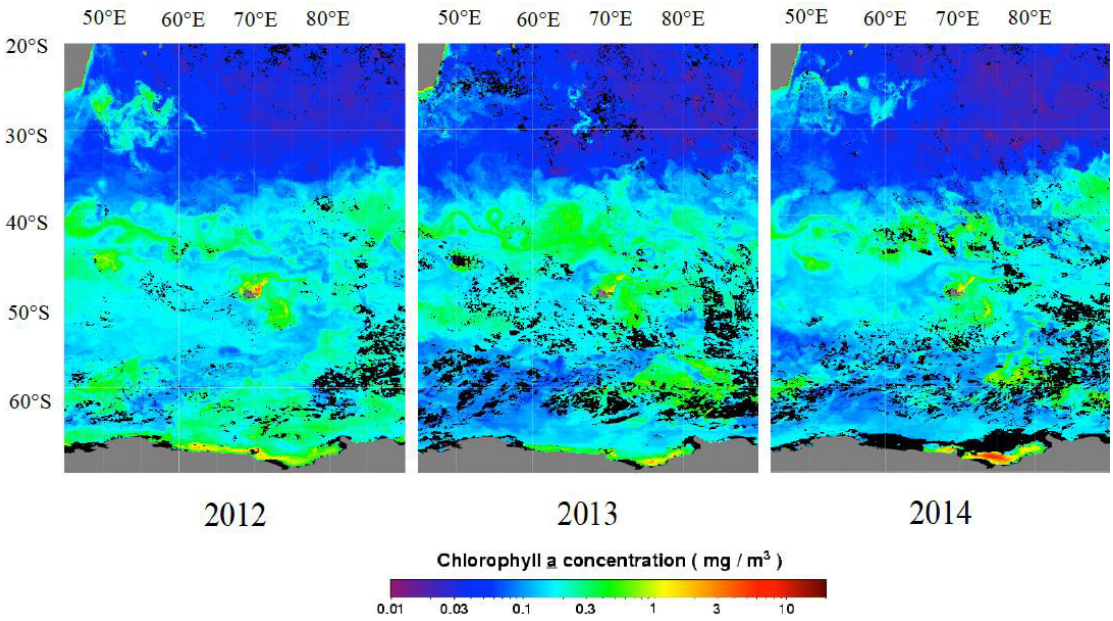


Figure 1-5 : Distribution géographique de la concentration en Chl-*a* (mg.m^3) au Sud de l'Océan Indien. Images satellites Aqua-Modis compilées sur 30 jours en février 2012, 2013 et 2014.

L'ensemble de ces données de surface nous apporte d'importantes informations quant à la dynamique liée aux fronts (production primaire par exemple) et à la variabilité interannuelle des paramètres physico-chimiques de base qui seront utilisés tout au long de ce manuscrit.

Nos observations confirment les informations trouvées dans la littérature pour la description des fronts, des zones hydrologiques et pour la répartition et l'intensité de la production primaire. On remarque une salinité globalement plus élevée sur l'ensemble de la campagne de 2014, de fortes dessalures aux abords de Kerguelen en 2012 et 2013. La température semble diminuer de 2012 à 2014, tout comme la concentration en Chl-a qui s'avère plus faible en 2014. La campagne de 2012 se démarque des autres par ses concentrations chlorophylliennes globalement plus élevées, mais aussi étendues (Figure 1-5).

Les autres paramètres de surface analysés et utilisés dans le cadre de ce travail de thèse (DIC par exemple) seront décrits dans les prochains chapitres.

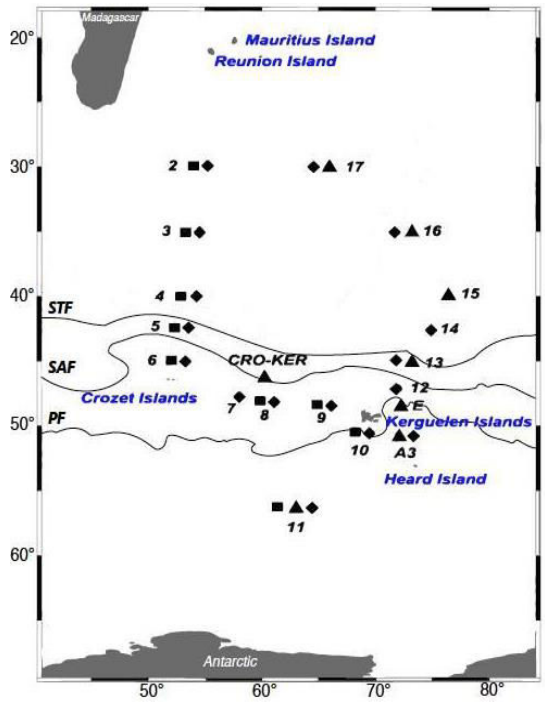
1.3 Hydrologie – physico et biogéochimie de la colonne d'eau à partir de mesures in situ

1.3.1 Matériel et méthodes

Tous les paramètres (T°C, S, concentration en Chl-*a*, AT, DIC, nutriments, isotopes, concentration en oxygène dissous) analysés en continu et en semi-continu pour la surface sont aussi analysés en profondeur pour 20 stations hydrologiques réparties dans notre zone d'étude (Tableau 1-1). Ces prélèvements sont réalisés avec une rosette équipée d'une sonde à « Conductivity Temperature Depth » (CTD – type Seabird 911) et entourée de 24 bouteilles Niskin. Seule une station (sur les 20) fût échantillonnée avec le filet à plancton sans avoir été analysée par l'équipe OISO, il s'agit de la station « CROKER ». Cette station située à mi-chemin entre Crozet et Kerguelen comme son nom l'indique ne présentera alors que des données de salinité et de température, acquise par les capteurs du filet à plancton. Les prélèvements en profondeurs du programme OISO sont effectués entre la surface et 1200 m de profondeur à l'exception de trois stations, KERFIX, aussi appelée Station 10 dans ce manuscrit, où l'échantillonnage se fait jusqu'à environ 1600 m de profondeur et les Stations 11 (station la plus Sud, 56,5°S) et 17 (Nord de 30°S) pour lesquelles les prélèvements s'étalonnent jusqu'à 4500 m et 5000 m de profondeur (Tableau 1-1).

Tableau 1-1 : Liste et position des stations hydrologiques échantillonnées dans le secteur Sud-Ouest de Austral de l'océan Indien de 2012 à 2014, pour les mois de janvier à mars. La carte illustre la position des stations ainsi que la position moyenne des fronts (Orsi *et al*., 1995) qui délimite la STZ, la SAZ, la PFZ et l'AAZ.

Station	Lat (°S)	Long (°E)
Sub-Tropical Zone		
1	28	54.33
2	30	54.1
3	35	53.5
4	40	52.98
5	42.5	52.48
14	42.5	74,89
16	35	73.3
17	30	66
Sub-Antarctic Zone		
6	45	52.06
CRO-KER	46.35	60.3
15	39.99	76.38
Polar Frontal Zone		
7	47.67	58.00
8	48	60
9	48.3	65
10	50.4	68.25
A3	50.64	72.05
E1	48.48	72.22
12	47	72
13	45	73.36
Antarctic Zone		
11	56.5	63



Comme cela a été décrit en 1.1 et 1.2, les différentes zones hydrologiques traversées (STZ, SAZ, PFZ et AAZ) présentent des eaux aux propriétés de surfaces différentes. Il en est de même pour les enregistrements de la colonne d'eau qui nous permettent de voir la présence de différentes masses d'eaux, dans lesquelles les foraminifères planctoniques évoluent (Figure 1-2).

1.3.2 Résultats

Nous allons ici décrire les paramètres généraux (T°C, S, Chl-*a*). Les paramètres physico-chimiques plus spécifiques tels que le DIC ou encore l'AT et le pH seront traités dans les chapitres concernés faisant suite. Afin de représenter les particularités des zones hydrologiques échantillonnées, nous avons choisi de tracer les profils de S, T°C et Chl-*a* d'une station par zone (zones différentes et contrastées) pour les trois années consécutives. Il s'agit de la station 10, située aux abords de Kerguelen et fortement influencée par l'archipel ; de la station 11, station la plus Sud de la campagne, située dans l'AAZ ; de la station 13, localisée à la jonction du SAF et du PF puis de la station 17, caractéristique de la STZ.

Station 10 :

La station 10 se caractérise par un minimum en salinité de surface (33,7). Ce minimum pourrait être interprété comme provenant des apports fluviatiles de Kerguelen et de la fonte de ses glaciers, mais la littérature déjà existante pour la station 10 (KERFIX) nous précise qu'il s'agit des eaux Antarctiques de surface (Jeandel *et al*., 1998). Cette salinité, très faible en surface, raugmente progressivement en profondeur, jusqu'à atteindre 34,7. Ses températures, froides, sont comprises entre 2 et 4,5°C.

Station 11 :

La station 11 présente elle aussi de très faibles températures (1 à 3°C) marquées par un minimum aux environs de 200 m de profondeur et correspondant à la signature d'un fort « input » d'eaux antarctiques issues de la fonte des glaces. Cette forte influence antarctique s'exprime aussi dans les mesures de salinité puisqu'ici encore on note un minimum de salinité en surface.

Station 13 :

La station 13 est très différente, caractérisée par des valeurs « globales » de salinités plus fortes (34,4<S<35,2) avec un maximum de salinité en profondeur (environ 200 m). Il peut s'agir d'un « input » des eaux de mode subantarctiques (SAMW) avec une salinité d'environ 35,2 et une température comprise entre 10 et 15°C ; la SAMW étant décrite à partir de 300 m dans la littérature dans le secteur Est de notre étude (Koch-Larrouy *et al*., 2010). La température observée en station 13 est comprise entre 12 et 14°C et décroît progressivement en profondeur jusqu'à 4°C.

Station 17 :

Les plus fortes températures (>20°C) et salinités (>35,6) sont enregistrées pour les eaux de surface de la station 17. Ces deux paramètres décroissent avec l'augmentation de la profondeur.

On observe ainsi des stations aux propriétés hydrologiques fortement différentes, et avec des stratifications plus ou moins marquées. Ces 4 stations présentent chacune un profil particulier

(Figure 1-6) qu'elles conservent peu importe l'année d'échantillonnage. Si l'on regarde avec un peu plus d'attention chacun de ces graphiques, on peut cependant noter quelques particularités d'une année sur l'autre.

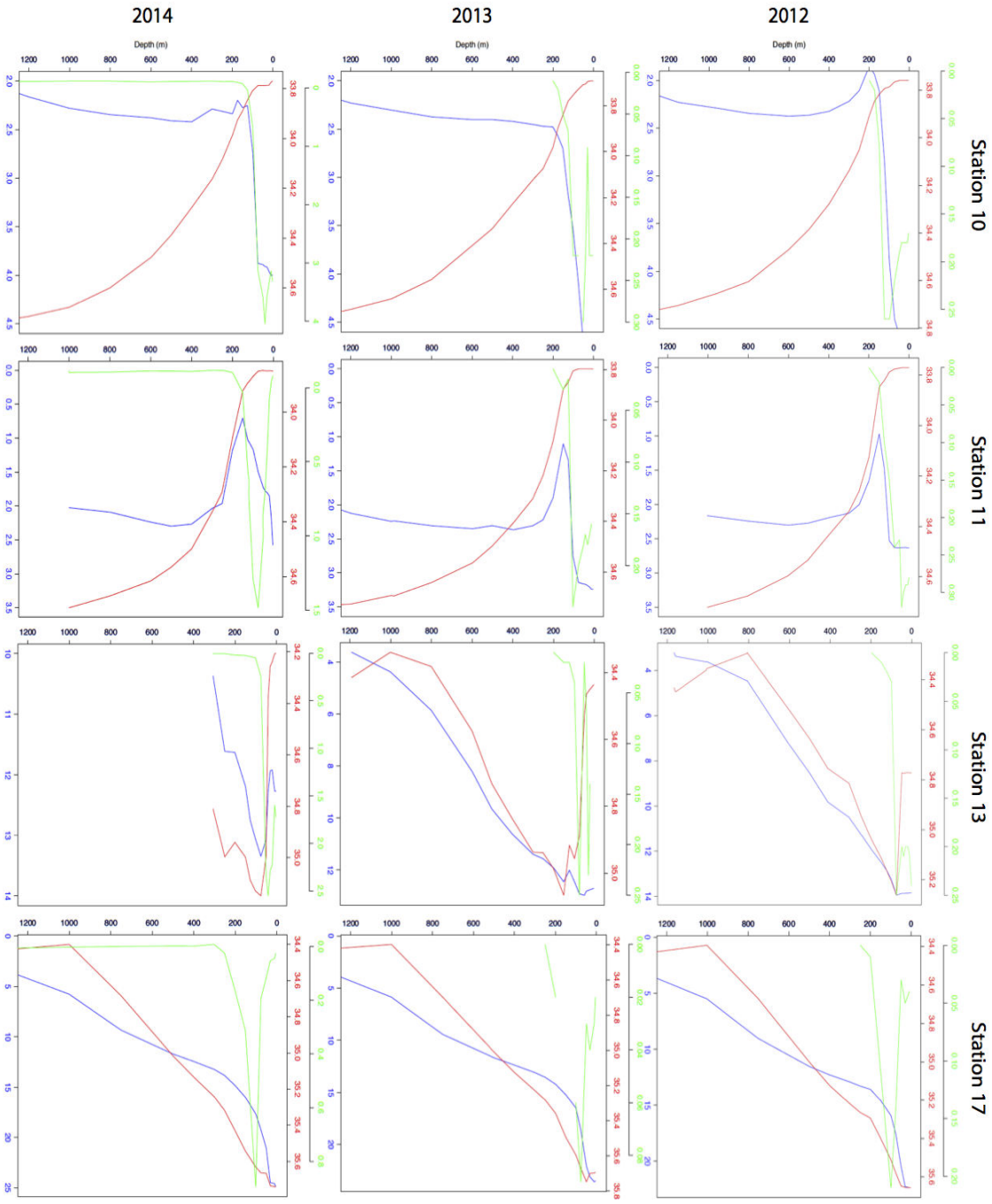


Figure 1-6 : Profils hydrologiques des stations 10, 11, 13 et 17 pour les années 2012, 2013 et 2014. Rouge= Salinité ; Vert= Chl-*a* (mg.m3) ; Bleu= Température (°C).

Signaux interannuels en profondeur :

Salinité :

Pour chacune des stations présentées Figure 1-6, la salinité ne montre pas d'anomalie positive ou négative particulière. Le profil de salinité reste le même pour chaque année, par station.

Température :

Chacune des stations conserve un profil de température similaire, peu importe l'année. On note tout de même en 2012 et pour la station 10 un minimum de température (<2°C) en profondeur (200 m). Cette petite baisse ne peut cependant pas s'apparenter à une anomalie notable. Pour la station 11, la température présente systématiquement un minimum de température à 200 m de profondeur. En 2014, si l'on observe attentivement le profil, on remarque que ce minimum s'étend sur une couche d'environ 200 m (de~50 à 250 m) alors que pour les deux années précédentes, il ne s'observe que sur une couche de~100 m. Ces deux stations (10 et 11) présentent leur maximum de température en 2013 avec des valeurs supérieures de 1°C.
La station 17 quant à elle montre une légère augmentation de son maximum de température de surface entre 2012 et 2014 (+3°C).

Chl-a :

Après un regard attentif sur les échelles de concentration en Chl-*a* (Figure 1-6), on remarque que l'année 2014 se démarque fortement avec la présence de fortes concentrations. Pour l'ensemble de notre zone d'étude, le maximum de Chl-*a* se situe entre 40 et 80 m de profondeur. Ce maximum n'est pas enregistré par les images satellites qui intègrent uniquement les informations de surface. Dans le paragraphe 1.2 il n'est alors pas décrit. La présence, en profondeur, d'un pic de Chl-*a*, est bien renseignée en fin d'été Austral dans notre zone d'étude. On parle de « Deep Chlorophyll Maximum » ou « DCM », que ce soit en HNLC (Parslow *et al*., 2001 ; Holm-Hansen *et al*., 2005 ; Gomi *et al*., 2010) ou en zone à fort apport en Fe. Ce DCM repose, comme le montrent nos graphiques, sur un changement de densité des eaux lié à une baisse/augmentation abrupte de la salinité et/ou de la température (stratification).
Sur les 4 stations présentées ci-dessus, la plus productive est la station 10 (KERFIX), en 2014. Située aux abords de Kerguelen, elle se situe en pleine zone HNLC. Ses valeurs maximales de Chl-*a* sont enregistrées entre décembre et janvier, en pleine période de bloom, mais elles ont la particularité de rester relativement faibles. On note en effet dans notre étude de faibles valeurs de Chl-*a* en 2012 (max = 0,25 mg.m^3) et en 2013 (max = 0,30 mg.m^3). En 2014, un maximum d'environ 4mg.m^3 de Chl-*a* est observé, il peut s'agir ici d'un signal ponctuel généré par la dynamique (forts vents).
La station 13, échantillonnée à la jonction du SAF et du PF présente elle aussi d'assez fortes valeurs de Chl-*a* en 2014, pouvant atteindre 2,5 mg.m^3. En 2012 et 2013, son signal en Chl-*a* est similaire à celui observé pour KERFIX avec des valeurs maximales d'environ 0,25 mg.m^3. Le pic de Chl-*a* en station 13 se situe cependant moins en profondeur (Figure 1-6, station 13, 2012).

La station 11, située dans l'AAZ présente des concentrations similaires à celles observées en 2012 et 2013 pour les stations 10 et 13. En revanche, son pic de Chl-*a* s'étend sur une couche d'eau plus épaisse. Son maximum survient là encore en 2014 avec un pic de valeur max = 1,5 mg.m^3.
La station 17 présente de faibles concentrations chlorophylliennes, y compris en 2014, avec une concentration maximale de 0,92 mg.m^3.

Concernant la Chl-*a*, il est important de souligner que comme illustré la Figure 1-4, la production primaire n'est pas homogène ; ni pour la latitude ni pour la longitude. Les observations faites pour la chlorophylle correspondent à des analyses ponctuelles et sont alors à traiter avec attention.

L'observation des paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau sur plusieurs stations localisées dans différentes zones hydrologiques a permis de mettre en évidence le fort contraste qu'il existe d'un bout à l'autre de la région étudiée. On observe ainsi la présence en profondeur d'eaux modales, avec la SAMW notamment. La Chl-a montre un signal particulièrement fort en subsurface, entre 40 et 80 m de profondeur. On observe clairement des concentrations en Chl-a plus élevées en 2014, mais aucune anomalie n'est à noter pour la température et la salinité.

Chapitre 2 : Abondances et taille des foraminifères planctoniques actuels de l'Austral Indien.

Chapitre 2 : Abondances et taille des foraminifères planctoniques actuels de l'Austral Indien.

Les foraminifères planctoniques actuels de l'Océan Indien ont été décrits pour la première fois lors des expéditions menées par Bé et Tolderlund (1971) puis par Bé et Hutson (1977). Grâce à ces études, basées respectivement sur 102 et 154 prélèvements par filet à plancton, ils purent décrire l'écologie de 32 espèces différentes dans l'Océan Indien, et ainsi délimiter 5 zones de distribution globale de foraminifères planctoniques : Antarctique, Subantarctique, Transitionnelle, Subtropicale et Tropicale. Ces études ont aussi permis d'observer une forte diversité spécifique dans les eaux tropicales à subtropicales, avec la présence d'une vingtaine d'espèces et une faible diversité dans les eaux subpolaires à polaires avec environ 5 espèces différentes, et faisant de l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma*, l'espèce dominante des eaux polaires. Depuis, aucune étude récente ne s'est consacrée à la description des assemblages actuels de foraminifères planctoniques dans la région ; il s'agit là de l'un des objectifs de ce chapitre.

2.1 Matériels et Méthodes

Lors de 2 campagnes océanographiques à bord du N/O Marion Dufresne, menées pendant l'été austral de deux années consécutives (2012 et 2013), nous avons échantillonné la colonne d'eau supérieure de 18 stations, pour certaines jusqu'à 700 m de profondeur, à l'aide d'un filet à plancton multistratifié. Ces 18 stations se répartissent sur l'ensemble de la partie Sud-Ouest de l'Océan Indien, de 30°S à 56,5°S et de 50°E à 80°E (Tableau 2-1 ; Fig. 2-1).

Tableau 2-1 : Caractéristiques géographiques des stations et profondeurs d'échantillonnage pour l'étude des assemblages de foraminifères planctoniques.

Station	Lat (°S)	Long (°E)	Year	Day/Month	Sampling Water Depth (m)	Total Water Depth (m)
Sub-Tropical Zone						
2	30	54.1	2012	27 Jan	0-100	4460
3	35	53.5	2012	28 Jan	0-100, 0-700	4060
4	40	52.98	2012	29 Jan	0-100, 0-700	3900
5	42.5	52.48	2012	30 Jan	0-100; 0-700	3680
16	35	73.3	2013	6 Mar	0-100	4400
17	30	66	2013	8 Mar	0-100; 0-700	4400
Sub-Antarctic Zone						
6	45	52.06	2012	31 Jan	0-100; 0-700	3260
CRO-KER	46.35	60.3	2013	15 Feb	0-100	4400
15	39.99	76.38	2013	1 Mar	0-100	2000
Polar Frontal Zone						
7	47.67	58.00	2012	2 Feb	0-100	4260
8	48	60	2012	2 Feb	0-100; 0-700	4460
9	48.3	65	2012	6 Feb	0-100; 0-700	2090
10	50.4	68.25	2012	9 Feb	0-100	1650
A3	50.64	72.05	2013	21 Feb	0-100	525
E1	48.48	72.22	2013	20 Feb	0-100	2000
12	47	72	2012	21 Feb	0-100; 0-1500	1850
13	45	73.36	2013	27 Feb	0-100	3980
Antarctic Zone						
11	56.5	63	2012	7 Feb	0-100; 0-700	4820
11	56.5	63	2013	23 Feb	0-100; 0-700	4820

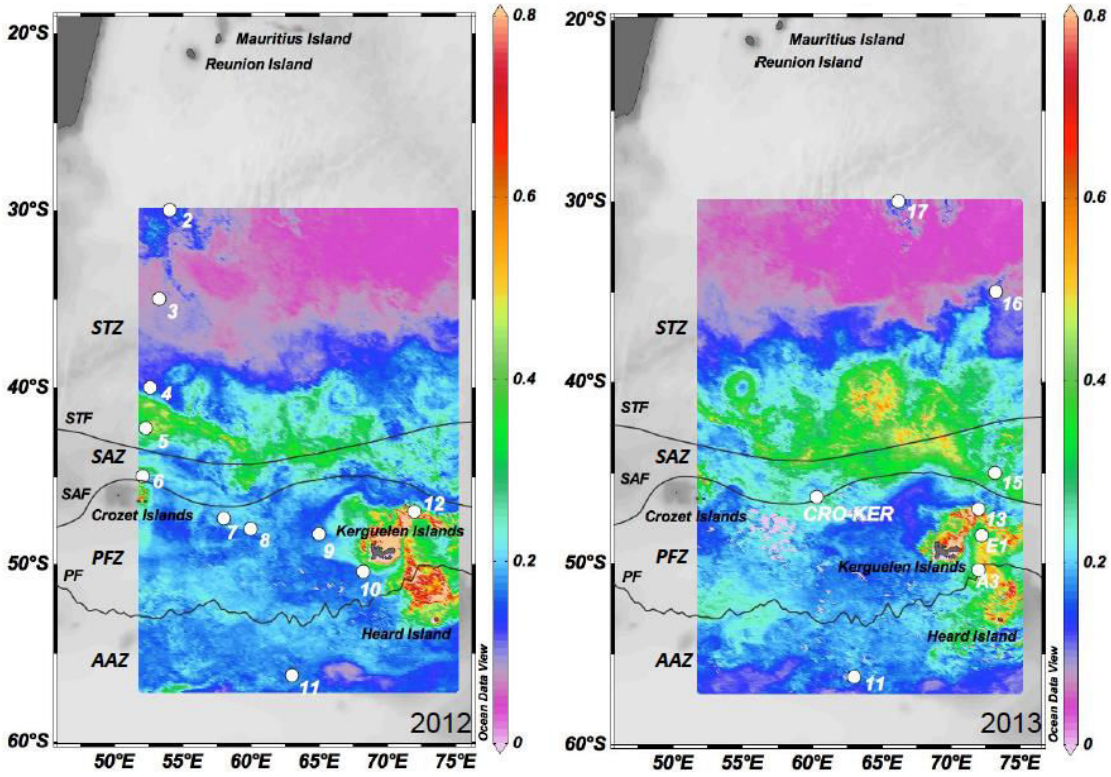


Figure 2-1 : Position des stations prospectées en 2012 et 2013. L'échelle des couleurs représente la concentration en chlorophylle *a* au cours du mois de prélèvement correspondant au prélèvement (mg.m^{-3}) (données Giovanni – images composites Aqua-MODIS, résolution 9 km, 8 jours composites). Les lignes noires représentent la position moyenne des fronts hydrologiques (d'après Orsi *et al*., 1995) qui séparent les zones océaniques (STZ, SAZ, PFZ, AAZ).

La zone d'étude recouvre les trois fronts hydrologiques principaux (STF, SAF et PF) séparant quatre zones hydrologiques particulières (STZ, SAZ, PFZ, AAZ) décrites dans le Chapitre 1 (Figure 2-1). Cet échantillonnage a permis d'observer l'abondance globale des foraminifères planctoniques, mais aussi de déterminer et de caractériser leurs assemblages en surface et dans la colonne d'eau en fonction des régions océanographiques traversées : subtropicale, transitionnelle, subpolaire et polaire.

Le prélèvement des foraminifères planctoniques s'est fait en station (Tableau 2-1, Figure 2-1) à l'aide d'un multinet (Hydro-bios, type Midi) équipé de 5 filets de maille 100 µm, d'une ouverture égale à 0,25m^2, et d'un fluxmètre pour évaluer le volume d'eau filtrée par filet. Un trait de filet vertical 0-100 m, subdivisé tous les 20 m, a permis d'échantillonner finement la tranche d'eau supérieure (0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-100 m) de chaque station. Lorsque la logistique du bateau le permettait, un deuxième trait vertical 0-700 m a été effectué pour explorer les habitats plus profonds, avec des pas de 100 m jusqu'à 300 m puis tous les 200 m de 300 à 700 m (0-100, 100-200, 200-300, 300-500, 500-700 m). En 2012, un filet 0-1500 m a été effectué pour les stations 10 et 12 ayant respectivement une profondeur maximale de 1650 m et 1850 m, avec pour objectif, l'observation des faunes de foraminifères sur l'intégralité de la colonne d'eau.

Après récolte, le conditionnement des échantillons s'est fait dans des flacons de 250 mL, tamponnés avec de l'alcool à 90 %, de l'Hexaméthylène-tétramine puis stockés en attente de traitement en laboratoire. Le traitement des échantillons commence par le lavage de l'ensemble de l'échantillon à l'eau douce, sur un tamis de 100µm de manière à éliminer toutes les particules fines. Le résidu de tamis est transféré dans un cristallisoir à partir duquel la totalité des foraminifères est prélevée à l'aide d'une pipette. Ce prélèvement est déposé dans une boîte de pétri labellisée et séchée à l'étuve, à 50°C. En cas de très forte abondance d'individus, l'échantillon sec est divisé par moitié (splits successifs) afin d'obtenir le comptage d'un total de foraminifères planctoniques supérieur ou égal à 300 individus. Les foraminifères sont ensuite piqués individuellement puis classés en cellule et déterminés selon la classification de Hemleben *et al*., 1989, de Bé *et al*., 1977, et en tenant compte des diverses mises à jour taxonomiques (Darling *et al*., 2003 ; Darling *et al*., 2006 ; André 2013 ; André *et al*., 2012 ; André *et al*., 2014). L'observation de la coloration du test indiquant la présence d'un cytoplasme a permis d'effectuer la distinction entre individus morts (tests transparents) et vivants (intérieur du test coloré du brun au vert). L'énumération des individus par espèce est corrigée par le nombre de subdivisions éventuelles (split), et exprimée dans les Tableaux de comptage (Annexe 1) en nombre individus par m^3 filtré ($ind.m^3$) dans chaque intervalle de tranche d'eau échantillonnée par un seul filet.

Dans le cadre de l'observatoire CARAUS/OISO, géré par le laboratoire LOCEAN de Paris, les paramètres physico-chimiques des eaux furent enregistrés sur des profils verticaux (0-1200 m) par une bathysonde CTD (SeaBird 900), équipée d'un fluorimètre. Ces profils ont été effectués à chaque station de prélèvement de filet à plancton. L'équipe OISO, par le biais de Claire Lo Monaco, a mis à notre disposition les données de température (T°C), de Salinité (S) et la concentration en Chl-*a* (données de fluorescence calibrées par des prélèvements Niskin).

2.2 Abondances totales des foraminifères planctoniques.

2.2.1 Abondances enregistrées en 2012

En 2012, 11 stations furent échantillonnées pendant la première partie de la mission MD189. Sur l'ensemble de ces 11 stations, les abondances totales par filets varient de 0 $ind.m^{-3}$ à 944 $ind.m^{-3}$ pour la station 9 à 50 m de profondeur (Figure 2-2).

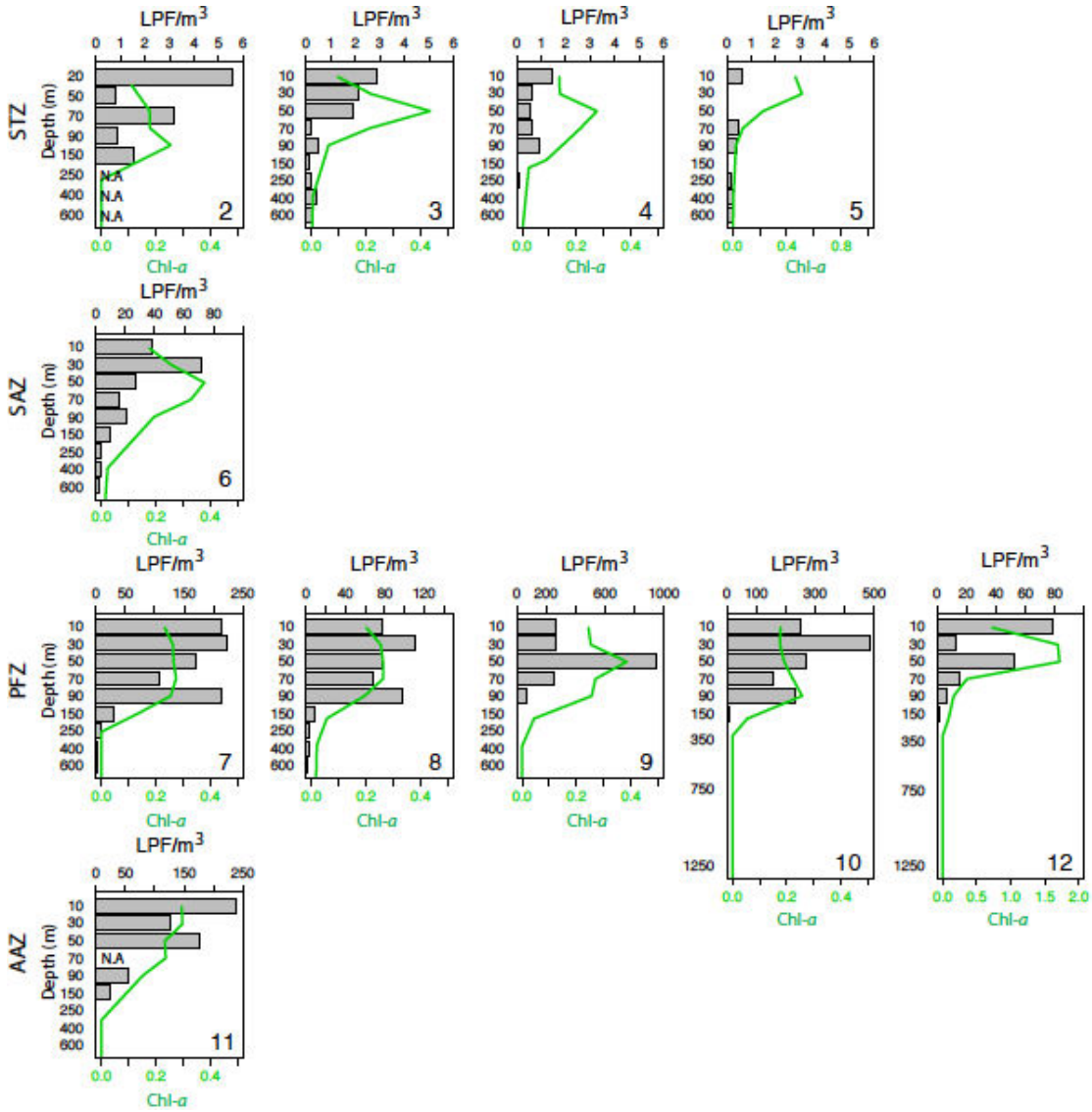


Figure 2-2 : Profil vertical de l'abondance totale des foraminifères planctoniques vivants par stations et par zone (STZ, SAZ, PFZ, AAZ) ; campagne 2012. Abondances en nombre d'individus vivants par mètre cube (LPF/m^3), en fonction de la profondeur d'échantillonnage du filet (m) et de la concentration en Chl-*a* (mg/m^3). Les stations 10 et 12 sont représentées en fonction de la profondeur d'échantillonnage : 1500 m.

Dans neuf des douze stations étudiées, le maximum de Chl-*a* se trouve à environ 70 m de profondeur, avec des valeurs de 0,25 à 0,4 mg/m^3. Aux stations 5 et 12, le pic de Chl-*a* se positionne plus en surface (20-40 et 40-60 m) avec des valeurs plus fortes (0,6 et 1,8mg/m^3, respectivement), et à la station 2 le pic est faible (0,25mg/m^3) et étalé en profondeur (90 premiers mètres). Les stations les plus productives sont situées sous le Front Subtropical (STF), dans la SAZ et l'AAZ. Il s'agit des stations 7, 8, 9, 10 et 11 avec des abondances maximales respectives de 224 ; 110 ; 944 ; 485 et 237 ind.m^3. Les stations les moins productives sont positionnées au nord du Front Subtropical, dans la STZ. Il s'agit des stations 2, 3, 4 et 5, avec des abondances maximales respectives de 0,65 ; 1,45 ; 2,85 et 5,6 ind.m^3. Pour l'ensemble des stations, l'essentiel de la population vivante se trouve dans

les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Les maxima d'abondance sont le plus souvent retrouvés dans les eaux avec une teneur en Chl-*a* maximale, notamment en stations 3, 4, 5, 7, 8, 10, 11 12. Ils peuvent être légèrement plus en surface, comme en stations 2, 3 et 12. La production de foraminifères est clairement plus active au Sud du Front Subtropical (Figure 2-1), bénéficiant d'une production primaire favorisée par la dynamique de la zone frontale (STF, SAF, PF).

La distribution des foraminifères planctoniques morts suit en général le même schéma que celle des individus vivants. Les maxima de nombre d'individus morts se retrouvent dans les mêmes tranches d'eau que les maxima de vivants, par exemple à la station 9, à 50 m de profondeur où on observe un maximum de 122 morts (ind.m^3), ce qui représente 1/8 de la population vivante au même niveau. Dans les eaux de surface (0-20 m) des stations 10 et 12, le nombre d'individus morts est important, avec respectivement 112 et 74 morts (ind.m^3), soit 23 à presque 94 % de la population vivante. Pour l'ensemble de la zone d'étude, le nombre de foraminifères planctoniques morts réaugmente légèrement à partir de 90 m de profondeur, là où la production primaire devient extrêmement faible (Chl-*a* ≈ 0 mg.m^{-3}).

2.2.2 Abondances enregistrées en 2013

Les abondances mesurées par filets aux 8 stations échantillonnées en 2013 vont de 8 ind.m^{-3} pour la station 16 (0-20 m), à 1130 ind.m^{-3} pour la station CRO-KER (60-80 m) (Figure 2-3). Le maximum de Chl-*a* se trouve à environ ≈ 70 m de profondeur pour six des huit stations étudiées, avec des valeurs de 0,2 à 0,9 mg/m^3. Pour les stations A3, E1 et 11, ce maximum de chlorophylle s'étend sur les 70 premiers mètres de profondeur alors qu'il est ponctuel pour les stations 17, 16 et 15. Pour la station 17 le pic est très faible (< 0,2 mg/m^3). Les stations les plus productives sont situées sous le Front Subtropical (STF), dans la SAZ et l'AAZ. Il s'agit des stations 15, CRO-KER, A3, E1, 13 et 11 avec des abondances maximales respectives de 144 ; 1130 ; 143 ; 123, 174 et 1028 ind.m^3. Les stations les moins productives sont positionnées au nord du Front Subtropical, dans la STZ. Il s'agit des stations 16 et 17, avec des abondances maximales respectives de 8 et 10 ind.m^3.
Pour l'ensemble des stations, l'essentiel de la population vivante se trouve dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Les maxima d'abondance sont le plus souvent retrouvés dans les eaux avec une teneur en Chl-*a* maximale, notamment en stations 15, A3, E1 et 11. Ils peuvent être situés au-dessus des maxima de Chl-*a*, c'est par exemple le cas des stations 16 et 17. La station 13 présente un profil particulier puisque l'on observe un minimum de Chl-*a* à 50 m de profondeur, là où est recensée l'abondance maximum (144 ind.m^{-3}).
La production de foraminifères est clairement plus active au Sud du Front Subtropical (Figure 2-1), bénéficiant d'une production primaire favorisée par la dynamique de la zone frontale (STF, SAF, PF).

La distribution des faunes mortes de foraminifères planctoniques est relativement homogène sur la colonne d'eau, avec de faibles abondances (inférieures à 20 ind.m^{-3}). Les maxima de nombre d'individus morts se retrouvent dans des profondeurs supérieures à celles des maxima de vivants, par exemple à la station 11, entre 90 et 250 m de profondeur, où ils atteignent jusqu'à 302 (ind.m^3).

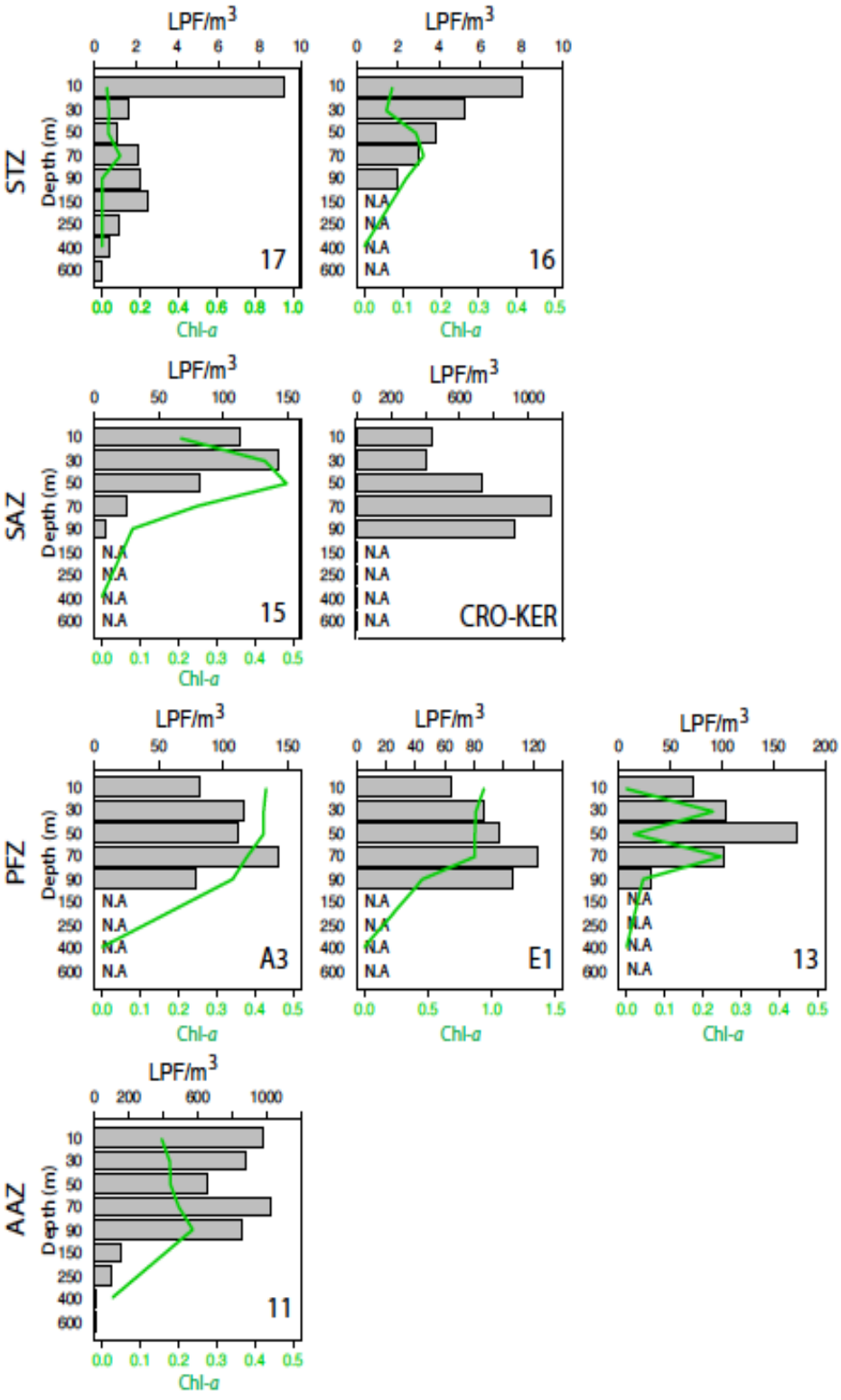


Figure 2-3 : Abondance totale des foraminifères planctoniques vivants de la campagne de prélèvements effectuée en 2013. Abondances en nombre d'individus par mètre cube, en fonction de la profondeur (m), de la concentration en Chl-*a* (mg/m^3), par station, et en fonction de la zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ). Pas de mesure de Chl-*a* sur la station CRO-KER.

2.2.3 Conditions environnementales et abondances totales des foraminifères planctoniques vivants au Sud de l'Océan Indien.

Les abondances totales de foraminifères planctoniques vivants sont sensiblement les mêmes entre 2012 et 2013. Les plus fortes abondances sont observées, au cours des deux campagnes consécutives, dans la Zone Frontale Polaire (PFZ) et dans la Zone Antarctique (AAZ). Elles sont cependant très variables puisque dans l'AAZ (station 11), elles égalent 1000 ind.m^{-3} en 2013 alors que seulement 250 ind.m^{-3} en 2012. Mortyn et Charles (2003) témoignent d'abondances similaires au Sud de l'Océan Atlantique, avec des abondances de foraminifères atteignant 235 ind.m^{-3} dans la PFZ et jusqu'à 2484 ind.m^{-3} dans l'AAZ, en profondeur (≈ 80 m de profondeur). Ces fortes productions sont liées à des concentrations en Chl-*a* respectivement de 0,7 et 1,4 mg.m^{-3}, ce qui correspond à l'ordre de grandeur des [Chl-*a*] mesurées en 2012 et 2013 dans l'Austral Indien.

On observe les plus fortes productions de foraminifères dans la PFZ et l'AAZ de l'Austral Indien.

Les fortes abondances recensées pour les stations 11 (2012 et 2013), 9 (2012) et CRO-KER (2013) témoignent de milieux très favorables à la prolifération des foraminifères planctoniques. La relation étroite entre la distribution de l'abondance des foraminifères et la distribution de la Chl-*a*, suggère que les concentrations chlorophylliennes contrôlent la présence des foraminifères. La plupart des foraminifères planctoniques vivent au-dessus ou à proximité du DCM (Fairbanks et Wiebe, 1980 ; Hemleben *et al*., 1989 ; Ortiz *et al*., 1995 ; Schiebel et Hemleben, 2005). Leur production est fortement liée à la disponibilité en nourriture, i.e le phytoplancton (principalement les diatomées) et le petit zooplancton (Anderson *et al*., 1979 ; Hemleben *et al*., 1989 ; Schiebel et al. 2001, Retailleau et al. 2009).

La distribution verticale des foraminifères planctoniques et la distribution horizontale entre stations sont liées à la distribution de la [Chl-a].

Pour autant, la concentration en Chl-*a* ne contrôle pas toujours l'abondance des foraminifères puisque de fortes concentrations n'engendrent pas nécessairement une augmentation du nombre d'individus. Mortyn et Charles (2003) firent la même observation, à savoir que l'association des maxima de Chl-*a* aux maxima de foraminifères n'est pas systématique.

Maximum de [Chl-a] et maximum de foraminifères planctoniques ne sont pas toujours corrélés.

Les faunes mortes de foraminifères planctoniques de la région en 2012 comme en 2013 sont relativement faibles par rapport aux individus vivants. Elles ne présentent de fortes abondances que pour la station 11, en 2012 et en 2013 et la station 9 en 2012. Le peu d'échantillonnages en profondeur (trait de filet 0-700 m) en 2013 (uniquement en station 11 et 17) ne nous permet pas d'observer les faunes mortes, principalement présentes au deçà de 80 m de profondeur (Bé *et al*., 1977, Hemleben *et al*., 1989).

Les faunes mortes de foraminifères sont relativement pauvres avec des abondances plus élevées sur les stations les plus productives.

2.3. Assemblages des foraminifères planctoniques et relations avec les paramètres environnementaux.

2.3.1 Espèces de foraminifères recensés dans nos échantillons.

Ce travail de recherche a permis d'observer la présence de 21 espèces de foraminifères dans notre zone d'étude, réparties dans 5 catégories écologiques (Bé *et al*., 1977 ; Hemleben *et al*., 1989 ; Darling et Wade 2008, Andre 2013, André *et al*., 2014) (Figure 2-4). L'évolution de la classification grâce aux analyses génétiques permet de réunir les espèces *Trilobatus sacculifer* et *Globigerinoides trilobus* sous le nom de *G. sacculifer* uniquement puisqu'il s'agit d'un seul génotype (André 2013).

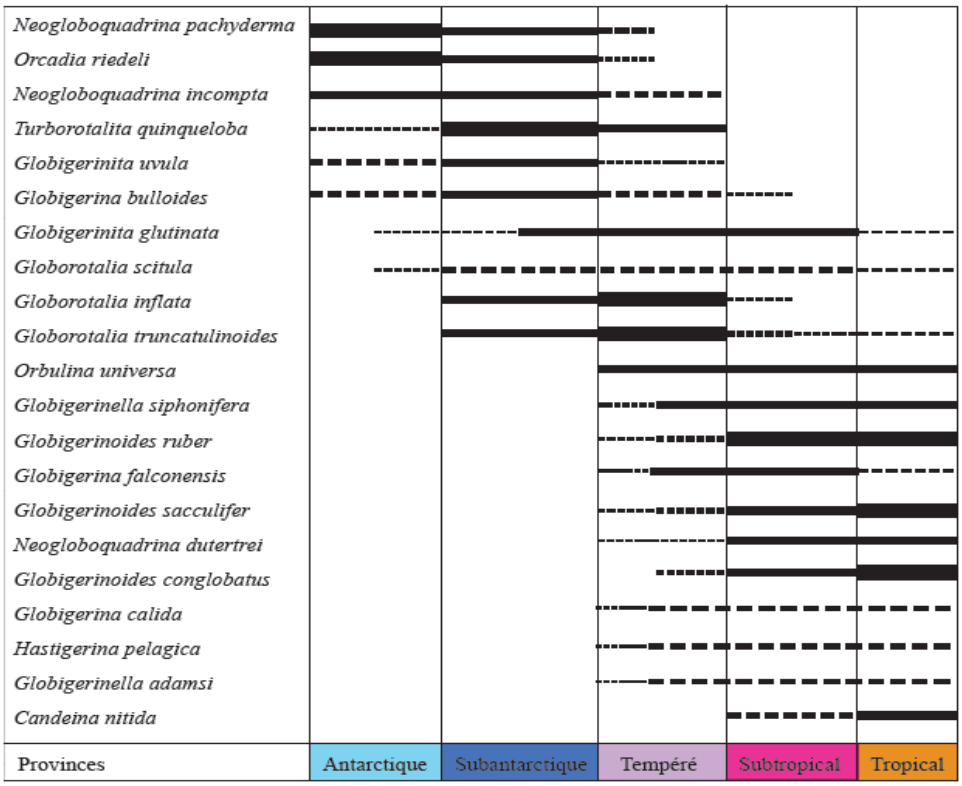


Figure 2-4 : Distribution latitudinale des espèces de foraminifères planctoniques, d'après Bé 1977, Darling *et al*., 2003, André *et al*., 2014).

Nous avons aussi tenu compte des observations de Cifelli (1961), faisant de *Neogloboquadrina pachyderma* et *Neogloboquadrina incompta* deux espèces distinctes. Le morphotype dextre doit alors être nommé *N. incompta* (Cifelli 1961, Darling *et al*., 2006). Le nom de *N. pachyderma* ne s'appliquera donc qu'au morphotype à enroulement sénestre dans la suite de mon travail.

2.3.2 Assemblages des foraminifères planctoniques en 2012

15 espèces sont prédominantes (>5 % dans au moins un échantillon) dans les assemblages de foraminifères planctoniques échantillonnés en 2012. Leur distribution en fonction de la profondeur est représentée pour chaque station sur la Figure 2-5.

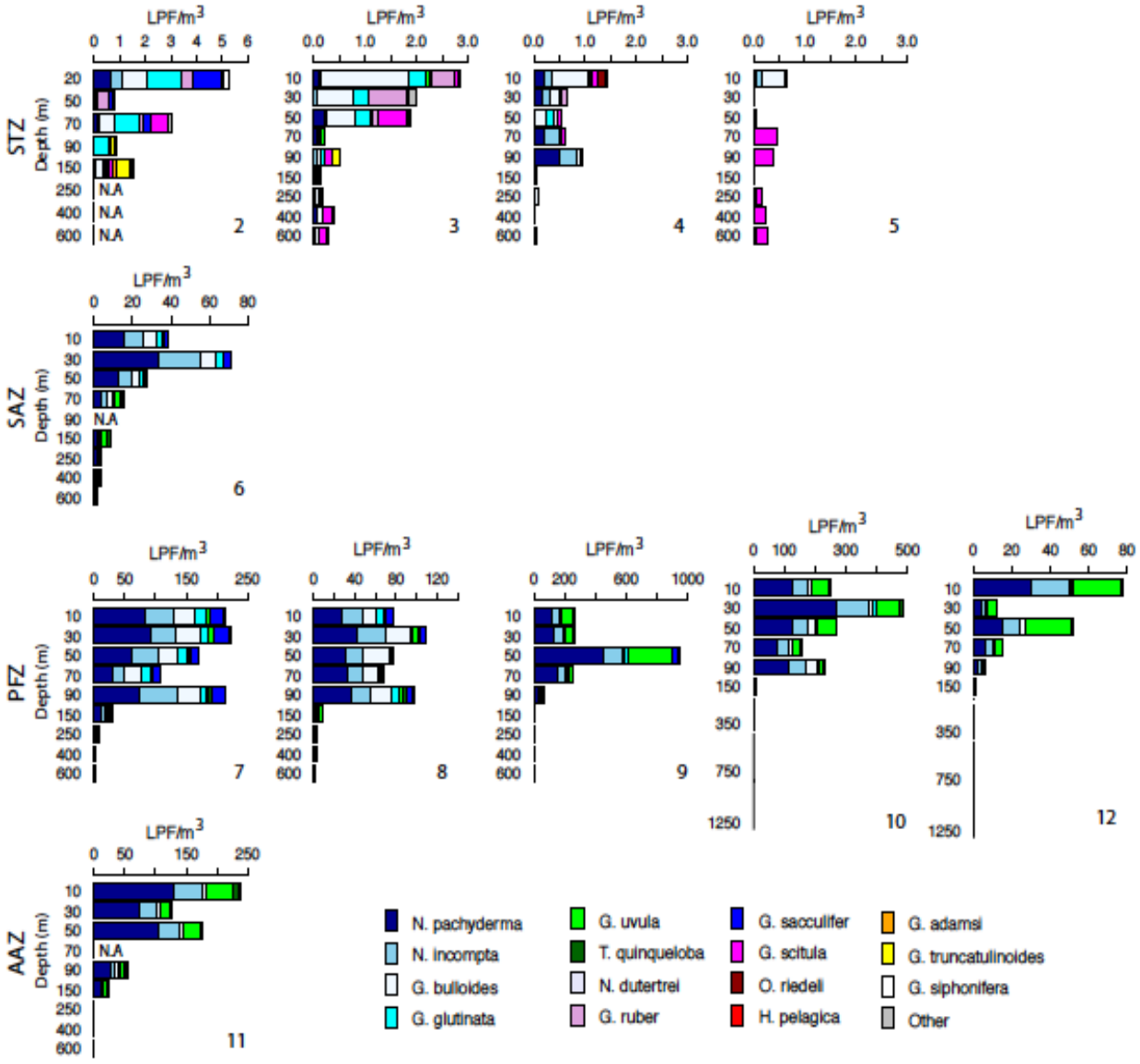


Figure 2-5 : Abondances des foraminifères planctoniques (ind.m^{-3}) par espèces (>5 %), en fonction de la profondeur sur chaque station échantillonnée en 2012 et de la zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ).

En général, les assemblages de foraminifères planctoniques montrent une diversification évidente du Sud (station 11) vers le Nord (station 2). Les assemblages sont similaires entre les stations 12, 11, 10 et 9, avec pour espèces principales, par ordre décroissant : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerinita uvula*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides* et *Turborotalita quinqueloba*. En profondeur, sur l'ensemble de ces 4 stations, les espèces semblent avoir le même comportement. Aucune espèce ne semble

s'exprimer plus en profondeur qu'en surface. Pour ces stations, le nombre d'espèces dans l'assemblage est relativement faible (n =5).

Les stations situées au Sud du SAF se caractérisent principalement par un assemblage d'espèces polaires, avec une dominance des espèces N. pachyderma *et* G.uvula.

Les stations 8, 7 et 6 possèdent elles aussi un assemblage similaire, avec pour espèces principales, et par ordre décroissant : *N. pachyderma*, *N. incompta*, *G. bulloides*, *Globigerinita glutinata*, *Trilobatus sacculifer*, *G. uvula* et *T. quinqueloba*. Par rapport à la zone précédente, on note la forte diminution de l'espèce *G. uvula* et l'apparition des espèces *G. glutinata*, espèce de type transitionnelle, et *G. sacculifer*, significativement présente que dans les eaux tempérées, subtropicales et tropicales (Figure 2-4).

Entre le SAF et le STF, les stations sont dominées par un assemblage d'espèces subpolaires. La présence de G. glutinata *et de* G. sacculifer *marque ce changement, lié à des températures d'eaux plus chaudes.*

La station 5 montre de faibles abondances avec des assemblages pratiquement monospécifiques constitués de l'espèce *Globorotalia scitula* en profondeur, à partir de 70 m. Les stations 4, 3 et 2 témoignent d'une forte diversification des assemblages avec un nombre d'espèces principales plus élevées (n=15) et l'apparition d'espèces tempérées, subtropicales, tropicales, telles que *Globigerinoides ruber*. On observe aussi la présence de l'espèce *Globorotalia truncatulinoides*, en dessous de 90 m de profondeur.

Au Nord du STF, les assemblages deviennent caractéristiques d'eaux tempérées à subtropicales.

2.3.3 Assemblages des foraminifères planctoniques en 2013

Les espèces majeures (>5 % dans au moins un échantillon) dans les assemblages de 2013 sont au nombre de 15. Ces espèces s'organisent en fonction de leurs préférences écologiques, tant vis-à-vis de la position géographique des stations que de la profondeur (Figure 2-6).

La station CRO-KER, échantillonnée, comme son nom l'indique, entre Crozet et Kerguelen se démarque des autres avec une forte concentration de l'espèce *Globigerina bulloides* qui domine l'assemblage, suivit de *Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta* et *Globigerinita uvula*. La distribution de ces espèces en profondeur est homogène, sauf pour *G. uvula* qui s'exprime plus fortement au-dessous de 50 m. Les stations 11, E1 et A3 possèdent sensiblement le même assemblage, avec une très forte dominance de *N. pachyderma* puis des espèces *N. incompta*, et *G. uvula*. On observe sur la station 11 la présence de l'espèce *Turborotalita quinqueloba*, absente pour les stations A3 et E1. En revanche, pour les stations A3 et E1, on note la présence de l'espèce *Globigerinita glutinata*, plus particulièrement sur la station E1. La station 13 se définit par la forte présence de l'espèce *N. pachyderma* et de l'espèce *N. incompta*. On note la présence de plusieurs autres espèces en faible concentration, *Orcadia riedeli* ou encore d'espèces plus représentatives d'environnements tempérés : *Trilobatus sacculifer*, *Globoconella inflata*.

L'espèce O. riedeli *retrouvée juste au Nord de Kerguelen, n'avait jusqu'à ce jour jamais été décrite au Sud de l'Océan Indien. Les stations CRO-KER à 13 se définissent par un assemblage polaire à subpolaire (Figure 2-4).*

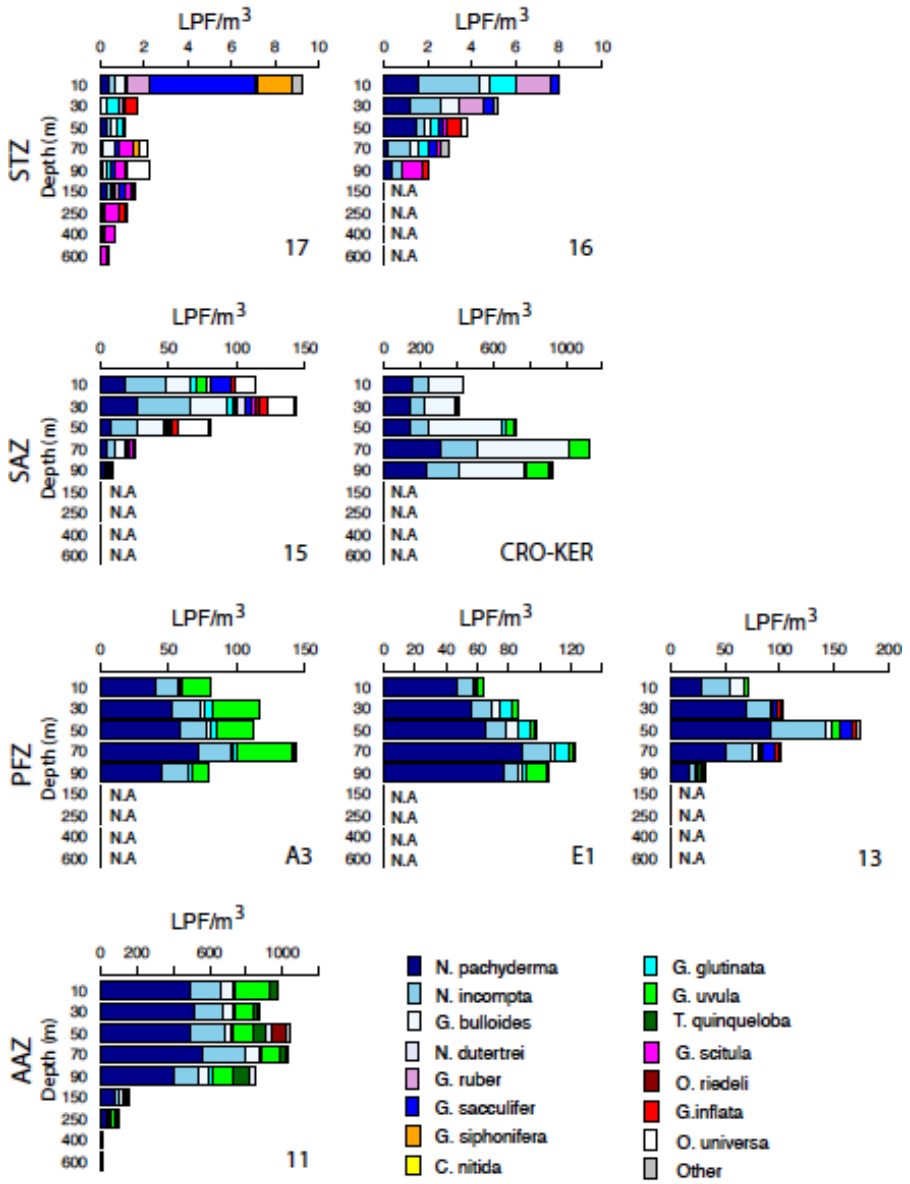


Figure 2-6 : Abondances des foraminifères planctoniques (ind.m^{-3}) par espèces (>5 %), en fonction de la profondeur sur chaque station échantillonnée en 2013 et de la zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ).

La station 15 se caractérise par la présence de l'espèce *Orbulina universa* en assez fortes concentrations (23 ind.m^{-3}) et de l'espèce *G. bulloides* avec des abondances allant jusqu'à 28 ind.m^{-3}. Les stations 16 et 17 présentent une forte diversification spécifique avec un mélange balancé d'espèces tempérées, subtropicales et tropicales telles que *Globigerinoides ruber* ou *Globigerinella siphonifera*. *Globorotalia scitula* en profondeur.

Au Nord du SAF, l'assemblage se diversifie jusqu'à devenir caractéristique d'une zone tempérée à subtropicale.

2.3.4 Définition des assemblages spécifiques de foraminifères planctoniques en fonction des zones biogéochimiques de l'Austral indien.

L'analyse des assemblages de foraminifères planctoniques échantillonnés en 2012 et 2013 est très cohérente avec les anciennes observations de Bé *et al*. (1977) effectuées dans l'Océan Indien, et permet de replacer les assemblages spécifiques dans les zones biogéochimiques définies précisément par Racapé et al. (2010) et Hosie et al. (2014).
Un assemblage polaire fortement dominé par *Neogloboquadrina pachyderma*, et *Globigerinita uvula* caractérise la Zone Antarctique (AAZ ; SST <4°C et SSS >33,8). L'assemblage polaire à subpolaire constitué des espèces *N. pachyderma*, *G. uvula*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides* et *Globigerinita glutinata* domine la Zone Polaire Frontale (PFZ ; 4°C < SST <9°C et SSS <33,85). En remontant vers le Nord, l'apparition d'espèces tempérées à tropicales telles que *Globorotalia scitula*, *Globigerinoides ruber*, *Hastigerina pelagica* ou *Globigerinella siphonifera* engendre des assemblages de plus en plus diversifiés jusqu'à la zone subtropicale où apparaît *Orbulina universa*, pour le transect Est.
La forte diminution vers le Nord du nombre d'individus de l'espèce *G. uvula* dans la SAZ suggère que cette espèce a un caractère exclusivement polaire dans l'Océan Austral Indien.

2.4 Analyse morphométrique des espèces de foraminifères dominantes de l'Austral Indien.

Il est reconnu que la taille de tests de foraminifères planctoniques varie avec les caractéristiques du milieu de croissance telles que la température et la production primaire (Bé et al., 1973 ; Hecht, 1976 ; Fairbanks et Wiebe, 1980 ; Ortiz et al., 1995 ; Naidu et Malmgren, 1996 ; Schmidt et al., 2004 ; Retailleau, 2009). Cette variabilité de la taille des individus, couplée à la variabilité spatiale des abondances spécifiques, suggère une production régionale, organique (cellule vivante) et inorganique (coquille en $CaCO_3$), due à la population de foraminifères, spatialement inhomogène et contrôlée par les paramètres environnementaux (masses d'eau, production primaire). Au vu de l'analyse des assemblages effectuée ci-dessus, il est certain que le rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone de l'Océan Austral Indien présente une efficacité bien plus forte au Sud du STF que dans la Zone Subtropicale.

Afin de pouvoir estimer les budgets de carbone organique (cellule vivante) et inorganique (coquille en $CaCO_3$) des foraminifères dans notre zone d'étude, un des paramètres nécessaires est la taille individuelle des tests. En effet ces mesures morphométriques permettront, couplées aux données des chapitres suivants (3 et 4), de connaître les relations de la masse d'un test et de la biomasse d'un individu en fonction de sa taille, et d'en calculer les courbes de régression et les équations correspondantes, par espèce.

Les assemblages des foraminifères planctoniques dans l'Austral Indien, montrent une forte dominance de quatre espèces *Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides* et *Globigerinita uvula*, dont les abondances cumulées représentent plus de 80 % de la totalité des assemblages de la région étudiée, et plus de 90 % des assemblages situés au Sud du STF. Connaissant la composition spécifique des assemblages, et la taille des individus (paramètres relativement faciles à mesurer) le composant, il sera ainsi

possible de déterminer les budgets de carbone organique et inorganique des foraminifères, à l'actuel (et dans le passé).

2.4.1 Méthodologie des analyses morphométriques.

Les échantillons collectés par filet à plancton (0-100 m) de la mission MD189 (à l'exception de la station 12) conduite en 2012, ont été choisis pour réaliser les analyses morphométriques des quatre espèces dominant les assemblages (*Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides* et *Globigerinita uvula*). Chaque individu appartenant à l'une de ces 4 espèces a été photographié et mesuré grâce à un microscope semi-automatique à lumière incidente (logiciel analySIS, Bollman *et al*. 2004 ; Clayton *et al*. 2009). Cela nous permet de quantifier la géométrie des tests de chaque foraminifère à toutes les profondeurs de chacune des stations. Le paramètre géométrique de diamètre minimum est celui qui sera utilisé dans la suite de ce travail (données de taille pour chaque individu mesuré en Annexe 2).

2.4.2 Distribution de taille des espèces dominantes de l'Austral Indien

Sur l'ensemble de la zone d'étude, la taille des individus capturés par filet à plancton varie d'un minimum de 90,87 µm (*G. uvula* à 10 m de profondeur, station 11) à un maximum de 265,65 µm (*N. pachyderma* à 50 m de profondeur, station 4). La station qui présente la moyenne de taille (toutes espèces et profondeurs confondues) de foraminifères la plus faible est la station 7 (moyenne x = 112,26 µm, écart-type = 7,05 µm), située entre les îles dans la PFZ. S'en suit la station 11, localisée dans l'AAZ, avec une moyenne de taille x = 115,94 µm et un écart-type = 6,05 µm. Ces valeurs témoignent de l'homogénéité (faible écart-type), mais aussi de la très petite taille des individus composant l'assemblage des eaux de la PFZ et plus particulièrement de l'AAZ (Figure 2-7). À l'inverse, la station présentant la moyenne de taille la plus élevée pour son assemblage de foraminifères planctoniques est la station 2, avec x = 130,23 µm et écart-type = 3,05 µm. Cela témoigne de la présence d'individus de plus grande taille dans les assemblages de la Zone Subtropicale.

La gamme de taille des espèces analysées est donc étroite dans l'Austral Indien (limitée bien sûr aux valeurs inférieures par la maille des filets de capture (100µm)), avec un maximum largement inférieur à 300 µm, alors que les populations en latitude tempérée peuvent atteindre jusqu'à 400 µm, exemple du mois de juin 2006 dans le Golfe de Gascogne (Retailleau, 2009).

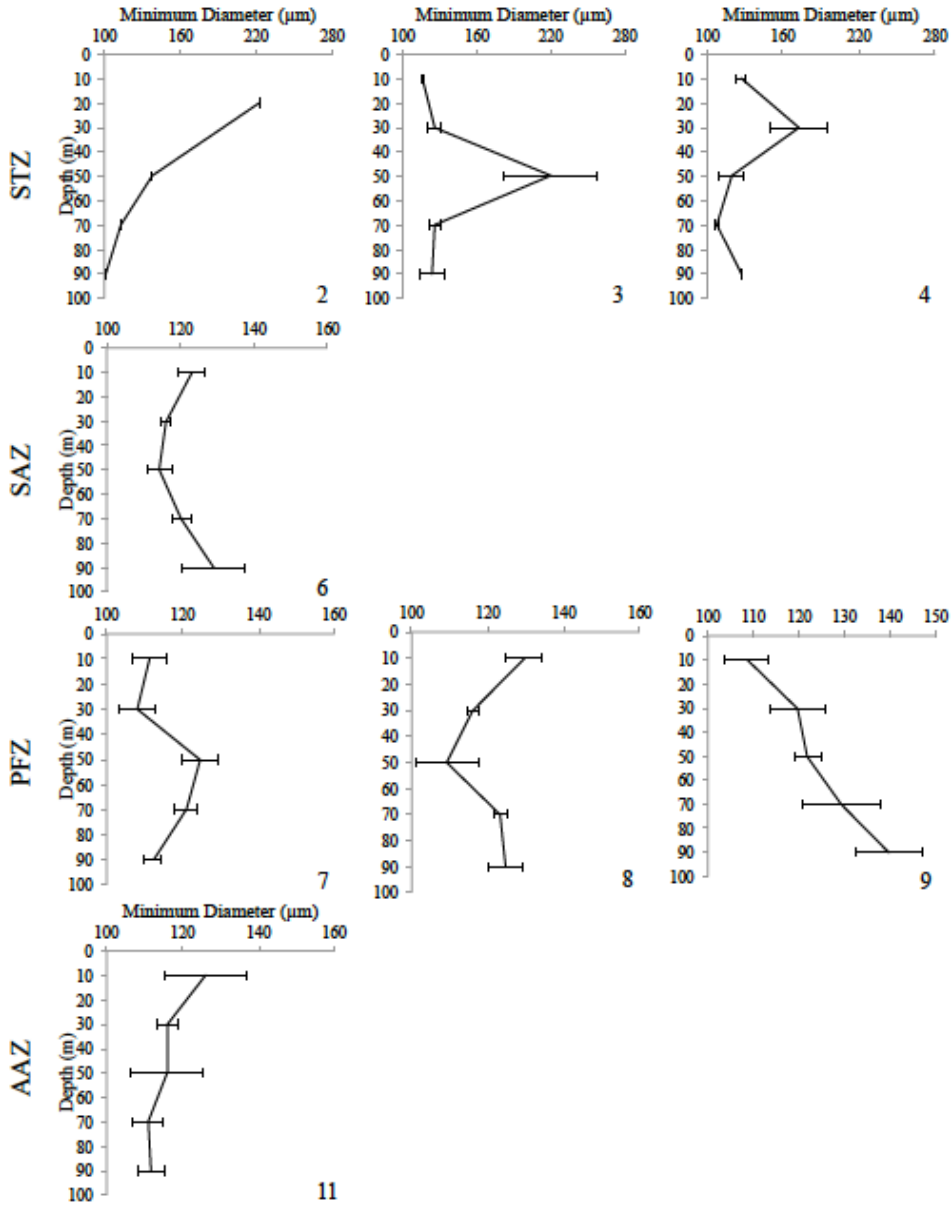


Figure 2-7 : Distribution verticale de la taille moyenne des 4 espèces cumulées de foraminifères planctoniques dominant l'Austral Indien, par station (numéro en bas à droite des graphiques) et par zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ).

La taille moyenne des individus des 4 espèces confondues varie beaucoup en fonction de la profondeur (Figure 2-7) en station 9, elle va de 108,46 µm à 10 m de profondeur à 139,45 µm à 90 m. Cette variabilité de plusieurs dizaines de microns, diffère en fonction des stations puisque l'on peut noter une augmentation de la taille moyenne avec la profondeur (station 9) de 126,12 µm à 110,94 µm (station 11) où encore une diminution de 222 µm à 101 µm (station 2).

Tableau 2-2 : Taille moyenne des foraminifères planctoniques par espèce et par station (noir), écart-type de la taille (bleu).

Station	*Neogloboquadrina pachyderma*	*Neogloboquadrina incompta*	*Globigerina bulloides*	*Globigerinita uvula*
2	N.A N.A	N.A N.A	125,37 54,82	N.A N.A
3	119,64 0	118,62 45,73	128,23 15,04	113,99 0
4	125,79 64,28	120,95 45,48	126,32 16,69	121,89 1,21
5	124,86 1,32	131,64 4,88	128,39 12,01	N.A N.A
6	126,60 7,46	119,17 15,28	118,63 6,36	113,98 1,66
7	124,05 10	117,17 8,14	121,78 10,76	109,07 2,77
8	124,26 14,15	119,18 11,42	130,91 9,41	114,82 2,42
9	126,65 5,95	127,94 10,99	119,27 28,65	113 5,58
10	131,96 16,39	128,53 19,28	169,56 13,51	107,39 0,69
11	120 3,12	112,17 8,06	230,38 0	104,62 7,26

Les tailles des individus des 4 espèces principales des assemblages présentent des répartitions verticales différentes (Figure 2-8).

La taille moyenne de l'assemblage totale dans la zone d'étude = 119,66 µm, avec un écart-type de 24,10 µm.

Pour l'ensemble de la zone d'étude, l'espèce qui a la taille moyenne la plus élevée (126,64 µm) est *Globigerina bulloides*, c'est aussi l'espèce dont la taille présente la plus forte variabilité puisque son écart-type est de 29,03 µm. L'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* dont la taille moyenne est de 124,10 µm présente un écart-type = 25,74 µm. Ces deux espèces sont les plus grandes de la région, et sont celles dont la taille est la plus variable. La variabilité de la taille de l'espèce *Neogloboquadrina incompta* (taille moyenne = 119,18 µm, écart-type de 23,13 µm) est du même ordre de grandeur que celles de *G. bulloides* et *N. pachyderma*. L'espèce *Globigerinita uvula* est la plus petite de la zone d'étude avec une taille moyenne de 112,95 µm. Il s'agit aussi de l'espèce pour laquelle la taille varie le moins puisque son écart-type = 6,46 µm est de loin le plus faible.

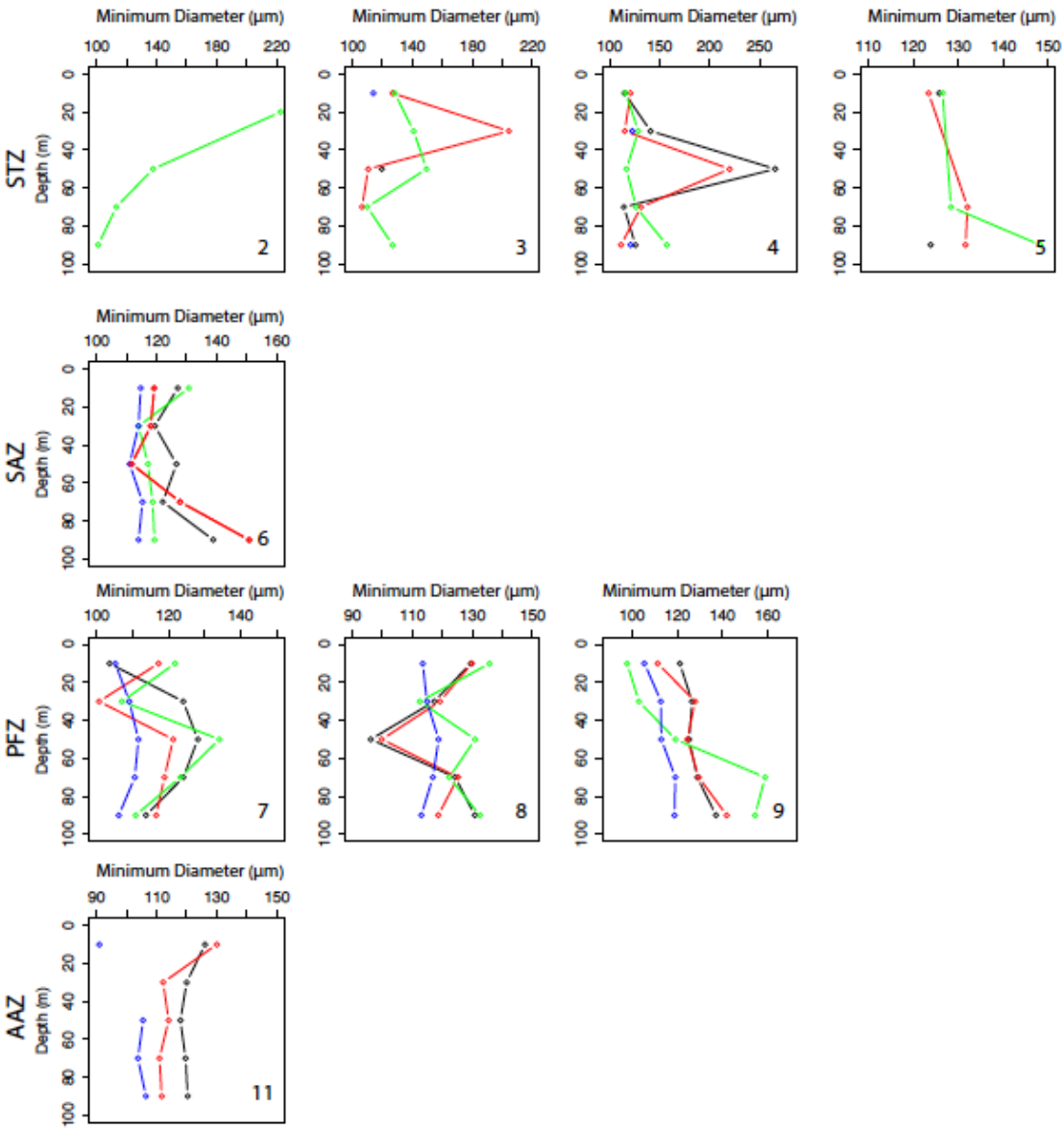


Figure 2-8 : Distribution verticale de la taille moyenne des individus des 4 espèces dominantes en Austral Indien par station (numéro en bas à droite des graphiques). Seules les moyennes de tailles réalisées avec plus de 10 individus sont représentées ici dans un souci de robustesse des données. Les lignes de couleurs représentent les différentes espèces, en noir = *Neogloboquadrina pachyderma*, en rouge = *Neogloboquadrina incompta*, en vert = *Globigerina bulloides*, en bleu = *Globigerinita uvula*.

Les 4 espèces étudiées présentent des répartitions verticales similaires ou différentes suivant les stations. En station 8 et 4 par exemple, les moyennes de taille de *Neogloboquadrina pachyderma* et *Neogloboquadrina incompta* présentent le même profil dans la colonne d'eau avec une diminution de la taille de 20 µm à 50 m de profondeur (station 8) et une augmentation d'environ 100 µm à 50 m de profondeur (station 4). L'espèce *Globigerinita uvula* présente une taille relativement stable en fonction des stations, mais aussi de la profondeur. Cela peut s'expliquer par la technique d'échantillonnage de nos prélèvements. *G. uvula* est un foraminifère de petite taille et le diamètre de la maille de nos filets égale à 100 µm ne permet peut-être l'échantillonnage que des grands spécimens. La taille de l'espèce

Globigerina bulloides varie fortement en fonction de la profondeur allant de 222,56 µm pour 10 m à 100,98 µm pour 90 m de profondeur en station 2, et de 97,8 µm pour 10 m à 159,07 µm pour 90 m de profondeur en station 9.

2.4.3 Discussion de la variabilité de la taille moyenne des foraminifères planctoniques de l'Austral Indien.

Dans cette étude, les plus grands spécimens de foraminifères sont logiquement recensés dans les eaux les plus chaudes, dans les stations situées au Nord du STF, puisque la température est considérée comme l'un des facteurs majeurs influençant la taille et la croissance des foraminifères planctoniques (Hecht, 1976 ; Bijma *et al*., 1990 ; Schmidt *et al*., 2004 et 2006).

Les espèces *Globigerina bulloides* et *Neogloboquadrina pachyderma* sont connues pour être des espèces opportunistes à stratégie R (Thiede 1979, Pados et Spielhagen, 2014). Cela signifie que ces espèces sont de petite taille et présentes en grande quantité (forte abondance) là ou la concentration en nourriture (Chl-*a* par exemple) est forte, car elles favorisent la reproduction à leur croissance. C'est la raison pour laquelle nous avons de plus fortes abondances de foraminifères dans cette région sans pour autant avoir une augmentation significative de la taille des individus. Cette observation est particulièrement juste pour l'espèce Globigerinita uvula qui présente ses plus fortes abondances dans la PFZ et dans l'AAZ, là où sa taille moyenne est la plus faible. Cela suggère que l'espèce G. uvula répond elle aussi à une stratégie de type R.

2.4.4 Couplage de l'abondance relative et de la morphométrie pour les espèces les plus abondantes de l'Austral Indien, par station – Préparation aux calculs de budgets de C_{org} et de C_{inorg}.

Les abondances totales de foraminifères recensées en fin d'été austral 2012 et 2013 (2.2.1, Figure 2-2, Tableau 2-3) sont élevées (> 900 ind.m^{-3}), avec des valeurs 10 à 100 fois supérieures au Sud du STF que dans la Zone Subtropicale (STZ).
Dans la région d'étude, l'été austral correspond à une période très productive aux abords des archipels de Kerguelen et Crozet, où des blooms phytoplanctoniques récurrents sont observés (Kerguelen : Blain *et al*., 2001 ; Blain *et al*., 2008 ; Pollard *et al*., 2009 ; Crozet : Planquette *et al*., 2007), et attribués à la fertilisation en fer d'origine continentale de ces masses d'eaux à caractère HNLC (High Nutrient Low Chlorophyll).
Pour enregistrer la variation annuelle des flux de carbone, trois pièges à sédiments ont été déployés pendant l'année 2005 aux abords de Crozet (Salter *et al*., 2014) : deux pièges dans des régions enrichies en Fe, au Nord et au Nord-Est de l'île, et un troisième au Sud de Crozet, en zone HNLC. Les flux capturés dans ces trois pièges témoignent d'un export maximal lié à la production des foraminifères planctoniques de C_{inorg} = 6 mmol.m^{-2}.int^{-1} de janvier à mi-mars. En dehors de cette période, les flux sont extrêmement faibles, et considérés comme négligeables (Salter *et al*., 2014). Pour étudier la productivité annuelle à Kerguelen, un autre piège à sédiments a plus récemment été déployé (en 2011-2012) sur le Plateau de Kerguelen, au niveau de notre station d'échantillonnage A3 (programme KEOPS, thèse de Mathieu Rembeauville en cours -Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer). L'analyse de ces données en cours de publication (Rembeauville, Meilland *et al*., en préparation), met en évidence une très forte production des foraminifères en période de bloom phytoplanctonique. Le maximum de flux de foraminifères est observé en octobre (printemps austral), avec des

valeurs atteignant 800 ind.m^{-2}.jour^{-1}. Les flux estivaux de janvier - février, un peu plus faibles, restent supérieurs à 500 ind.m^{-2}.jour^{-1}. En automne et hiver, les flux s'effondrent à environ 10 ind.m^{-2}.jour^{-1}, de mars à mai, et à moins de 5 ind.m^{-2}.jour^{-1} de début juin à fin septembre.

Tableau 2-3 : Abondance spécifique et taille moyenne des individus des quatre espèces dominantes dans l'Austral Indien, en fonction de la station et de la profondeur d'échantillonnage pour l'année 2012. Les N.As représentent les données manquantes (n < 10 individus).

Station N°	Depth (m)	Total LPF/m3	% N. pachy.	Number of N. pachy./m3	Minimum Diameter N. pachy. (µm)	% N. inc.	Number of N. inc./m3	Minimum Diameter N. inc. (µm)	% G. uvula	Number of G. uvula/m3	Minimum Diameter G. uvula (µm)	% G. bull.	Number of G. bull./m3	Minimum diameter G. bull. (µm)
2	20	5,58	11,21	0,63	N.A	8,07	0,45	N.A	0,00	0,00	N.A	17,94	1,00	222,56
	50	0,80	0,00	0,00	N.A	6,25	0,05	N.A	0,00	0,00	N.A	6,25	0,05	137,63
	70	3,20	3,13	0,10	N.A	3,13	0,10	N.A	0,00	0,00	N.A	18,75	0,60	113,11
	90	0,85	0,00	0,00	N.A	0,00	0,00	N.A	5,88	0,05	N.A	0,00	0,00	100,98
	150	1,58	1,27	0,02	N.A	3,80	0,06	N.A	0,00	0,00	N.A	18,35	0,29	N.A
3	10	2,85	3,51	0,10	N.A	1,75	0,05	126,72	1,75	0,05	113,99	59,65	1,70	128,23
	30	2,10	0,00	0,00	N.A	2,38	0,05	204,29	0,00	0,00	N.A	33,33	0,70	140,81
	50	1,90	10,53	0,20	119,64	2,63	0,05	110,51	2,63	0,05	N.A	28,95	0,55	149,37
	70	0,20	25,00	0,05	N.A	25,00	0,05	106,38	25,00	0,05	N.A	25,00	0,05	109,91
	90	0,50	0,00	0,00	N.A	10,00	0,05	N.A	0,00	0,00	N.A	20,00	0,10	126,73
4	10	1,45	13,79	0,20	114,82	10,34	0,15	120,95	0,00	0,00	N.A	48,28	0,70	116,00
	30	0,65	23,08	0,15	140,99	23,08	0,15	115,14	0,00	0,00	122,75	30,77	0,20	128,64
	50	0,55	0,00	0,00	265,65	0,00	0,00	220,02	0,00	0,00	N.A	45,45	0,25	116,81
	70	0,60	33,33	0,20	114,30	50,00	0,30	131,38	0,00	0,00	N.A	8,33	0,05	126,32
	90	0,95	52,63	0,50	125,79	36,84	0,35	111,47	5,26	0,05	121,03	5,26	0,05	157,09
5	10	0,65	7,69	0,05	125,79	15,38	0,10	123,42	0,00	0,00	N.A	69,23	0,45	126,54
	70	0,45	0,00	0,00	N.A	0,00	0,00	132,08	0,00	0,00	N.A	0,00	0,00	128,39
	90	0,40	0,00	0,00	123,92	0,00	0,00	131,64	0,00	0,00	N.A	0,00	0,00	148,20
6	10	38,50	39,74	15,30	126,99	25,45	9,80	119,17	1,82	0,70	114,71	20,00	7,70	130,73
	30	71,20	47,19	33,60	119,40	30,34	21,60	118,04	0,28	0,20	113,95	12,08	8,60	114,01
	50	27,50	44,36	12,20	126,60	27,64	7,60	111,63	2,91	0,80	110,97	15,27	4,20	117,07
	70	15,40	26,95	4,15	122,06	18,18	2,80	127,84	20,45	3,15	115,27	15,91	2,45	118,63
	90	20,70	19,81	4,10	138,85	20,77	4,30	150,80	18,84	3,90	113,98	9,18	1,90	119,26
7	10	212,00	38,49	81,60	103,56	22,64	48,00	117,17	3,02	6,40	105,19	16,60	35,20	121,78
	30	223,20	40,86	91,20	124,05	17,92	40,00	100,69	4,30	9,60	109,07	18,28	40,80	107,05
	50	90,80	31,28	28,40	128,08	25,55	23,20	121,23	3,52	3,20	111,58	16,74	15,20	134,10
	70	108,40	26,57	28,80	124,10	19,19	20,80	118,83	3,32	3,60	110,59	24,35	26,40	123,26
	90	212,80	34,21	72,80	113,70	30,08	64,00	116,53	1,50	3,20	106,16	17,29	36,80	110,82
8	10	78,00	35,64	27,80	129,44	24,62	19,20	129,81	1,79	1,40	113,43	18,46	14,40	135,69
	30	110,40	37,68	41,60	117,29	26,09	28,80	119,18	5,43	6,00	114,82	21,01	23,20	112,49
	50	77,20	38,86	30,00	96,12	22,80	17,60	99,83	2,07	1,60	118,74	34,72	26,80	130,91
	70	67,60	47,93	32,40	124,26	23,67	16,00	125,20	1,18	0,80	116,81	19,82	13,40	122,26
	90	97,20	38,27	37,20	130,79	19,34	18,80	118,60	2,47	2,40	112,95	19,75	19,20	132,52
9	10	260,80	46,63	121,60	121,21	17,79	46,40	111,41	29,45	76,80	105,51	0,61	1,60	97,80
	30	265,60	51,20	136,00	126,65	19,88	52,80	127,94	21,99	58,40	112,83	2,11	5,60	102,96
	50	944,00	47,46	448,00	125,35	14,24	134,40	124,56	30,51	288,00	113,00	1,36	12,80	119,27
	70	259,20	57,41	148,80	128,98	22,53	58,40	129,62	8,64	22,40	119,20	4,94	12,80	159,07
	90	66,40	48,80	32,40	137,26	21,69	14,40	142,05	14,46	9,60	118,83	7,23	4,80	154,64
10	30	484,80	55,45	268,80	143,55	21,78	105,60	142,16	16,50	80,00	106,90	2,97	14,40	179,11
	50	270,40	45,86	124,00	120,37	20,12	54,40	114,89	21,89	59,20	107,88	7,69	20,80	160,01
11	10	237,20	55,14	130,80	126,12	18,55	44,00	130,05	17,37	41,20	90,87	3,04	7,20	N.A
	30	126,00	57,78	72,80	120,00	23,49	29,60	112,17	12,06	15,20	N.A	3,81	4,80	N.A
	50	177,60	58,56	104,00	117,91	18,92	33,60	113,98	16,44	29,20	105,49	3,60	6,40	230,38
	70	0,00	N.A	N.A	119,66	N.A	N.A	110,94	0,00	0,00	103,75	0,00	0,00	N.A
	90	56,00	50,00	28,00	120,32	10,00	5,60	111,69	8,57	4,80	106,43	12,86	7,20	N.A

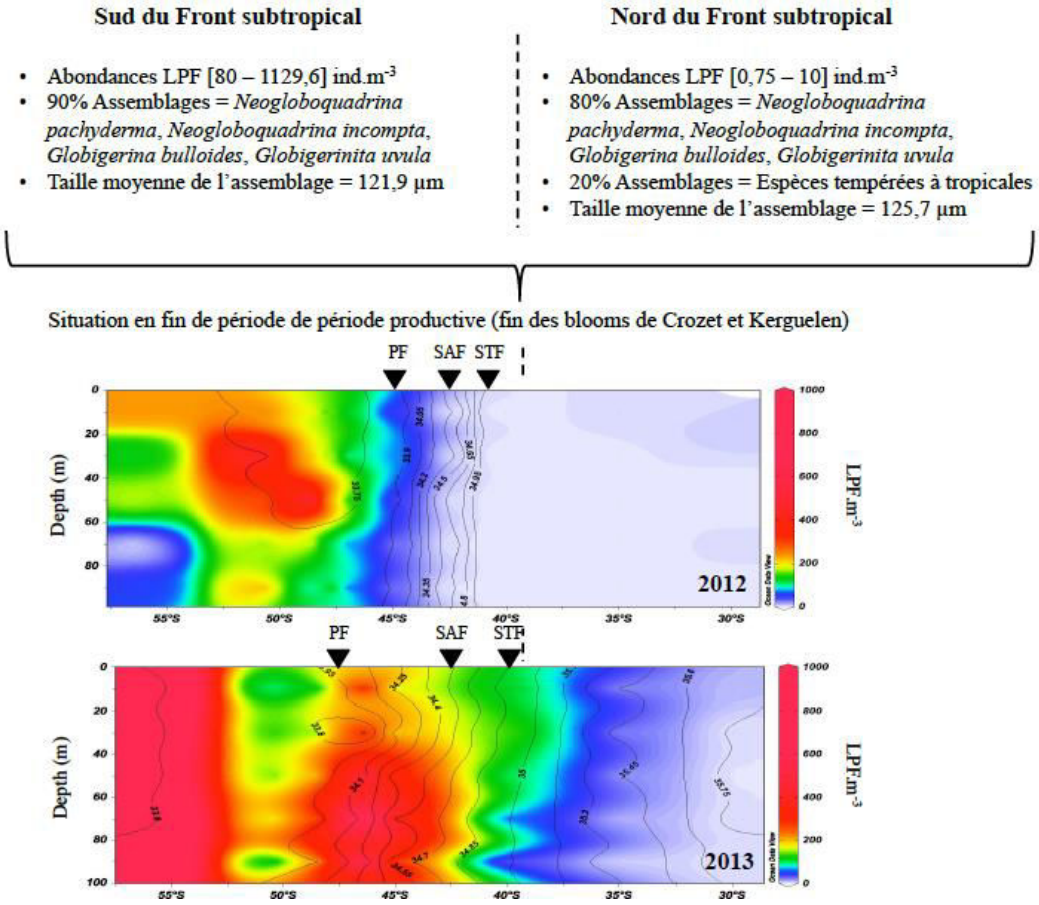
2.5 Conclusion

La distribution des foraminifères planctoniques dans l'Austral Indien en 2012 et 2013 révèle de fortes abondances au Sud du Front Subtropical, de 10 à 100 fois supérieures à celles observées en Zone Subtropicale. Cette très forte production reflète la fin des périodes de blooms phytoplanctoniques de Crozet et de Kerguelen ainsi que la présence d'un milieu extrêmement favorable au développement des foraminifères planctoniques dans les eaux antarctiques. À chacune des stations, le maximum d'abondance des foraminifères planctoniques se trouve aux abords du DCM, en subsurface.
La composition des assemblages de foraminifères planctoniques de notre zone d'étude est conforme à celle décrite par Bé et Hutson en 1977. Cette étude a fait l'observation d'espèces polaires dans la Zone Antarctique, subpolaires dans la Zone Frontale Polaire et dans la Zone Sub-Antactique et d'espèces tempérées à tropicales dans la Zone Subtropicale. Cependant, 80 % des assemblages de l'Océan Austral Indien sont représentés par 4 espèces : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides* et *Globigerinita uvula*.
L'analyse morphométrique de ces 4 espèces principales révèle la présence d'une variabilité de la taille moyenne des individus en profondeur et par station.
Grâce aux données d'abondances spécifiques correspondant à une période de forte production et aux mesures morphométriques, nous disposons de la première partie de la base de données nécessaire à l'estimation des budgets actuels de C_{org} et de C_{inorg} induits par les foraminifères planctoniques dans l'Océan Austral Indien.

L'échantillonnage réalisé pour notre étude est donc représentatif d'une période de forte production estivale, mais ne nous permet pas d'accéder aux valeurs de production maximale qui devrait avoir lieu au printemps.

La très forte variabilité temporelle dans la production des foraminifères planctoniques observée dans les pièges à sédiments est à prendre en considération pour le calcul des budgets de carbone que nous établirons dans la synthèse générale. Afin d'estimer des budgets de C_{org} et de C_{inorg} corrects, il faudra veiller à n'utiliser les fortes abondances de nos échantillons que pour la période productive liée aux blooms phytoplanctoniques, d'octobre à février, et nous considérerons comme négligeables les flux d'automne et d'hiver comme préconisé par Salter *et al*. (2014).

Figure 2-9 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus dans le Chapitre 2. Les sections représentent l'abondance totale des foraminifères planctonique en fonction de la latitude (28 à 57,5°S) et de la profondeur, jusqu'à 100 m. Les lignes noires définissent les isohalines. La position des fronts est indiquée par année, par des triangles.



Chapitre 3 : Essais et critiques d'utilisation d'un Continuous Plankton Recorder pour une analyse biogéographique des assemblages de foraminifères planctoniques.

Chapitre 3 : Essais et critiques d'utilisation d'un « Continuous Plankton Recorder » pour une analyse biogéographique des assemblages de foraminifères planctoniques.

Il existe de nombreuses techniques d'échantillonnage consacrées au prélèvement de zooplancton marin. Concernant les foraminifères planctoniques actuels, ils sont prélevés à l'aide de filets à plancton simple « ouvrant/fermant » (type Nansen Closing Net @ WP2 KC Denmark), de filets « multiples » stratifiés (type MultiNet @ HYDRO-BIOS). Ces méthodes ont été conçues pour échantillonner la colonne d'eau en un point fixe. Il est ainsi possible d'analyser les assemblages vivant dans différentes tranches d'eau, en association avec les conditions physico-chimiques du milieu de vie. Les comparaisons d'abondance relative et totale entre deux stations, ou à une même station à des moments (saisons) différents permettent d'aborder les variations spatio-temporelles de la dynamique de population. Le déploiement de pièges à sédiments apporte une résolution beaucoup plus fine (souvent de l'ordre de la semaine) sur la production saisonnière de foraminifères, l'objectif étant de quantifier les flux d'organismes dans la colonne d'eau, toujours en un point fixe. En revanche, cela ne permet pas d'observer la distribution spatiale des individus avec une résolution suffisamment fine pour caractériser une région extrêmement dynamique telle que les zones frontales de l'Océan Austral.

Le Continuous Plankton Recorder (CPR) a été conçu pour enregistrer rapidement la répartition spatiale du zooplancton dans les couches océaniques de surface (0-15m). Immergé à l'arrière de bateau en vitesse de transit, il permet d'effectuer des prélèvements de plancton sur de grandes zones géographiques (plusieurs degrés de latitude) et à haute résolution (tous les 5 miles nautiques par ex.). Il est un outil de biogéographie du zooplancton marin permettant de mettre en évidence les changements des communautés planctoniques à mésoéchelle (Reid et al., 2003 ; Beaugrand et al., 2009). La Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science (SAHFOS, Plymouth, Angleterre), par exemple, fonde l'intégralité de ses recherches sur des échantillons prélevés par CPR dans l'Atlantique Nord-Est. Ayant équipé des bateaux commerciaux, ils disposent de plus de 246 667 échantillons depuis 1931 (SAHFOS annual report). Ils utilisent le plancton comme indicateur de la santé des Océans grâce à 5 axes de recherches : impacts du changement climatique et macroécologie ; biodiversité et changements de fonctionnalité des écosystèmes ; emploi durable des bioressources marines ; environnement, pollution et santé des écosystèmes ainsi que de la politique maritime.
Dans l'hémisphère Sud, le programme international *Southern Ocean Plankton Recorder* (SO-CPR, Figure 3-1), coordonné par le *Scientific Committee on Antarctic Research* (SCAR) se focalise sur la distribution du zooplancton des hautes latitudes à diverses échelles de temps et d'espace (Hosie et al., 2003).

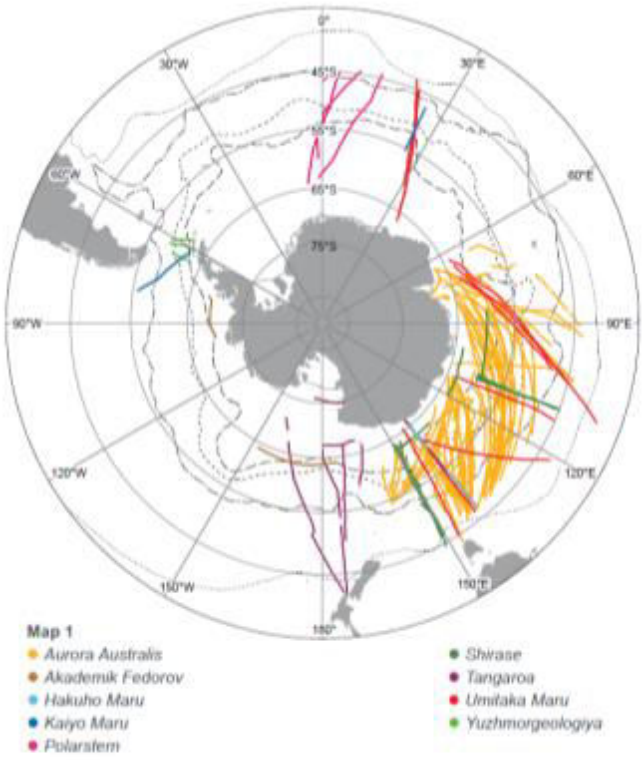


Figure 3-1 : Trajets du Continuous Plankton Recorder réalisés dans l'Océan Austral de 1991 à 2008 (McLeod et al., 2010).

En collaboration avec l'Australie, la Nouvelle-Zélande, le Japon et de nombreux autres pays, le SO-CPR a permis d'échantillonner plus de 210 000 milles nautiques à travers l'océan Austral. Dans cet effort d'échantillonnage international la France a lancé en 2013, et pour une durée minimale de trois ans, le programme *Marion Dufresne Continuous Plankton Recorder* (MDCPR). Ce programme, lié au programme RECEPT (Réponses Écologiques aux changements climatiques et Conservation de l'Écosystème Pélagique des TAAF) du Ministère de l'Outre Mer et des TAAF, permettra d'échantillonner, pour la première fois, la partie Indienne de l'océan Austral au niveau des archipels des Terres Australes et Antarctiques Françaises. Aussi bien dans les travaux de SAFHOS que dans le programme SO-CPR, les foraminifères planctoniques sont dénombrés au niveau du groupe, mais pas au niveau de l'espèce.

L'objectif de ce chapitre est de discuter de la pertinence de l'outil CPR pour la collecte des foraminifères planctoniques, leur dénombrement au niveau de l'espèce, et pour réaliser leur étude biogéographique à très large échelle spatiale. Afin d'y répondre, nous avons travaillé en collaboration avec deux laboratoires spécialistes du CPR.

Une collaboration avec le porteur du projet français « MDCPR », au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN, Pr. P.Koubbi) s'est concrétisée par :

Deux missions communes d'échantillonnage CPR et filet à plancton stratifié, sur le NO Marion Dufresne en Océan Indien Sud et un stage de recherche de Master 2 (Ruiz Salomé, 2014. Biogéographie des Foraminifères dans la zone de Crozet, Kerguelen et Saint Paul Amsterdam), financé par les TAAFs, et co-encadré par le MNHN (Pr. P.Koubbi) et le LPG-BIAF (Pr. H.Howa). J'ai participé activement à l'encadrement de ce travail, notamment pour la formation en taxonomie de la stagiaire, et pour l'écriture de l'article scientifique présenté

au chapitre 3.2. Une seconde collaboration a été établie avec l'Australian Antarctique Division (AAD), grâce au soutien financier de la bourse de mobilité « ARIANES » qui m'a été attribuée par l'Université d'Angers pour un mois de séjour en Tasmanie. L'AAD a mis à ma disposition des échantillons de CPR prélevés en 2010 et 2011 entre Hobart (Tasmanie - Australie) et l'Antarctique, à bord du NO Aurora Australis. Ma mission a été, d'une part de dénombrer les foraminifères planctoniques au niveau de l'espèce, ce qui n'avait jamais été fait dans cette zone, et d'autre part de réaliser un guide taxonomique des espèces de la zone qui est ainsi disponible à l'AAD pour leurs études ultérieures. Les résultats de ce travail sont exposés dans le chapitre 3.3.

3.1 Le Continous Plankton Recorder

Créé en 1925 par Sir Alister Hardy, le CPR est un outil de collecte de zooplancton entièrement mécanique et métallique ce qui favorise son utilisation en région polaire où les conditions climatiques, pouvant être extrêmes, fragilisent les dispositifs électroniques (câbles électroporteurs par exemple). Il s'agit d'un appareil robuste, tracté à l'arrière des bateaux afin de collecter le zooplancton de la tranche d'eau supérieure (0-15m), jusqu'à une vitesse de 20 nœuds (Figure 3-2).

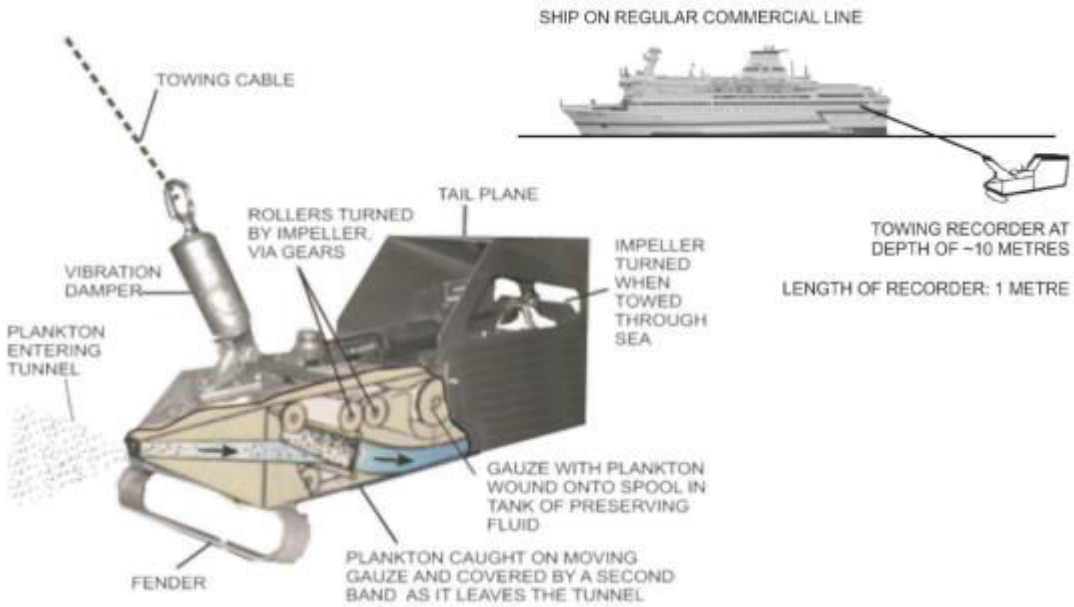


Figure 3-2 : Mécanisme du CPR – rapport GACS 2014.

Son mécanisme interne est composé d'une série de rouleaux, sur lesquels sont enroulées 2 soies d'une maille de 270 µm. La soie n° 1, filtrante, va piéger les organismes planctoniques lors de l'échantillonnage. La soie n° 2, dite « supérieure », va venir recouvrir la soie filtrante lors de l'échantillonnage en emprisonnant le plancton. Les deux soies sont par la suite enroulées ensemble autour d'une bobine située dans une cuve de stockage (Figure 3-2) qui contient une solution diluée de formaldéhyde (~ 5 %) tamponnée avec du tétraborate de sodium.

3.2 Utilisation du CPR pour l'étude biogéographique des foraminifères planctoniques actuels du Sud/Austral de l'Océan Indien.

Le manuscrit « Planktonic foraminiferal biogeography in the Indian sector of the Southern Ocean; contribution of CPR data » (Meilland, Ruiz, Koubbi, Lo Monaco, Cotte, Hosie, Terrien, Howa) a été soumis le 13 mai 2015 au journal « Deep Sea Research » Part I.

Résumé en Français :

Sous l'égide du SCAR (Scientific Committee of Antarctic Research) et dans le cadre du programme SO-CPR, les régions océaniques de Crozet et Kerguelen furent prospectées de février à mars 2013. Des foraminifères planctoniques (FP) y ont été collectés sur 4 200 miles nautiques (cinq transects), traversant les fronts majeurs de l'Océan Austral Indien. En comparant nos résultats à ceux du programme SO-CPR, nous observons que le nombre moyen de FP durant l'été Austral présente une forte variabilité interannuelle, allant de 10 à 250 ind.m^{-3}, représentant ainsi de 10 à 40 % de l'abondance totale du zooplancton. Dans l'Océan Austral, d'autres auteurs (e.g. Takahashi *et al*., 2010) rapportent des changements interannuels majeurs dans la structure de la communauté zooplanctonique. Aujourd'hui, nous ne disposons pas d'explications pour définir pourquoi/à quelle fréquence ces changements en abondances relatives par espèces arrivent dans l'Océan Austral, alors qu'ils pourraient avoir de forts impacts sur la chaîne alimentaire et sur les prédateurs supérieurs. À la fin de l'été austral 2013, l'abondance totale des FP enregistrée entre 40°S et 60°S allait de 10 à 600 ind.m^{-3}. Les fortes abondances de FP sont généralement décrites comme reflétant les efflorescences algales (e.g. Schiebel *et al*., 2001) induites par les circulations océaniques particulières au niveau des fronts hydrologiques ou aux abords des Archipels de Crozet et de Kerguelen (e.g. Pollard *et al*., 2009). Cependant notre set de données, récolté à la fin de l'été austral 2013, révèle des écarts entre les concentrations de chlorophylle-*a* (déterminées par image satellite) et les abondances de FP. Les FP se nourrissent à partir de diverses sources allant de l'algue aux métazoaires (Hemleben, 1989), ce qui pourrait expliquer la différence observée entre production primaire (concentration en Chl-*a*) et forte abondance de FP. Une étude de la succession des espèces de diatomées durant le développement des blooms autour de Kerguelen (Queguiner, 2013), révèle que les blooms de fin d'été sont constitués de diatomées très silicifiées. La cooccurrence de faibles abondances de FP que nous observons en fin d'été 2013 dans des zones de fortes concentrations en Chl-*a* nous permet de faire l'hypothèse que les diatomées lourdes en silice ne sont pas une source de nourriture accessible aux FP. Les concentrations en Chl-*a* observées en surface doivent donc d'abord être converties en communautés phytoplanctoniques avant d'être regardées comme des facteurs de contrôle de la distribution régionale des foraminifères planctoniques. De plus, nos résultats soulignent le fait que les fortes abondances de FP sous l'influence de la fertilisation des îles subantarctiques sont dues à une forte présence de *G. uvula*. La dominance de cette espèce pourrait aussi bien être le témoin d'une fin de production estivale que d'un signal côtier.

Planktonic foraminiferal biogeography in the Indian sector of the Southern Ocean; contribution of CPR data.

Julie Meilland[a], Salomé Fabri-Ruiz[b], Philippe Koubbi[b], Claire Lo Monaco[c], Cédric Cotte[c], Graham Hosie[d], Sophie Sanchez-Terrien[a], Hélène Howa[a*]

[a] : Bio-indicateurs Actuels et Fossiles (UMR CNRS 6112, LPG-BIAF), Université d'Angers, 2 boulevard Lavoisier, 49045 Angers, France
[b] : Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (UMR CNRS 7208, BOREA), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Pierre et Marie Curie, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France.
[c] : Sorbonne Universités (UPMC, Université Paris 06)-CNRS-IRD-MNHN, LOCEAN Laboratory, 4 place Jussieu, 75005 Paris, France
[d] : SCAR life Sciences. Formerly of the Australian Antarctic Division, Department of the Environment, 203 Channel Highwa, Kingston Tasmania 7050, Australia

*Corresponding author
E-Mail address : helene.howa@univ-angers.fr

Abstract

Within the framework of the Scientific Committee on Antarctic Research (SCAR) Southern Ocean-Continuous Plankton Recorder (SO-CPR) Survey, the oceanic regions around Crozet and Kerguelen Islands were investigated in February-March 2013. Living planktonic Foraminifera (LPF) were collected with a CPR along a 2160 nautical mile sea transect that crossed main hydrological fronts in the Indian sector of the Southern Ocean. In the SO-CPR database, mean total abundances of Foraminifera occurring during late austral summer are highly variable at an inter-annual scale, from 10 to 250 ind.m^{-3}, representing 10 to 40% of the total zooplankton abundance, respectively. In the Southern Ocean, other authors already reported major inter-annual changes in zooplankton community structure. In this study we attempted to define why such major changes in relative foraminifera species abundances occur in the Southern Ocean.

During late austral summer 2013, LPF total abundances recorded between 40°S and 60°S ranged from 0 to a maximum of 258 ind.m^{-3}. Generally, LPF abundances are supposed to mirror primary production induced by hydrological fronts or induced by topography near Crozet and Kerguelen Islands. However, during late austral summer 2013, the confrontation of primary production (high Chl-*a* concentration) and high foraminiferal abundances revealed discrepancies. Low LPF standing stocks coincided with the presence of high densities of heavily silicified diatoms in late austral summer. This suggests that the late bloom production is not a suitable resource for planktonic Foraminifera. In consequence, Chl-*a* concentrations cannot be considered directly as a controlling factor of planktonic foraminiferal regional distribution, but they have to be converted first into phytoplankton community composition.

Our results also emphasise that the polar/subpolar foraminiferal assemblages are composed of high abundances of *Globigerinita uvula* in iron-enriched regions leeward of the Sub-Antarctic Islands. This species might encounter either coastal or late summer production in high latitudes.

1. Introduction

An ecoregion is "a recognizable space which can be distinguished by its abiotic characteristics and associated biological assemblage, operating at particular spatial and temporal scales" (ICES, 2005). The first approach to pelagic regionalization is based on

abiotic (i.e. water masses, fronts, upwellings), geomorphic features (i.e. island shelves, seamounts) and surface chlorophyll *a* (Chl-*a*) distribution derived from satellite imagery. This procedure frequently called 'bioregionalization' allows determining biogeochemical regions. However, Chl-*a* cannot be the only proxy of plankton productivity and biodiversity. When shifting from bioregions or biogeochemical provinces to ecoregions, it is essential to add a biogeographical approach by considering species assemblages (Koubbi et al., 2011). Biogeography is the study of the present (and past) distribution of species and ecosystems in geographical space, with a focus on ecological factors that shape the distribution of organisms (Lomolino et al., 2005). The biogeographical approach usually considers levels of endemism whereas ecoregions are "areas of relatively homogeneous species composition, clearly distinct from adjacent systems" (Spadling et al., 2007). It is a component of the ecoregionalization process. Ecoregions are not only based on levels of endemicity but on slight differences in species assemblages. In the Indian sector of the Southern Ocean, ecoregions based on myctophid fish assemblages were described by Koubbi et al. (2011) from historical datasets. However, to define smaller pelagic ecoregions like in the Crozet basin and around the Kerguelen Islands, it is essential firstly to use a standard procedure for sampling and secondly to target pelagic groups that we suspect show high relationships with biogeochemical characteristics.

The Continuous Plankton Recorder (CPR) is considered as the most appropriate tool for sampling large areas during a vessel's journey with a standard procedure allowing to map the distribution of the surface zooplankton community over large spatial scales (Reid et al., 2003). *An international scientific network of CPR users* was established in 2011, under the name of "Global Alliance of CPR Surveys (GACS)". The goal of GACS is to coordinate the worldwide effort *« to* characterise, analyse and interpret *changes in marine plankton biodiversity at ocean basin scales through a global network of CPR surveys »* (http://www.globalcpr.org/). The SO-CPR (*Southern Ocean Continuous Plankton Recorder*) Survey is a founding member of GACS. SO-CPR was established by the *Australian Antarctic Division in 1991, and involves Antarctic programmes and ships from Japan, New Zealand, United Kingdom, Germany, Russia, USA, Chile, Brazil, South Africa and France*. It is also supported by the SCAR (Scientific Committee on Antarctic Research) Expert Group on Plankton Research and the data are a SCAR Business Product. The SO-CPR *is dedicated to « mapping* the spatial-temporal patterns of zooplankton biodiversity, and then to use the sensitivity of plankton to environmental change as early warning indicators of the health of the Southern Ocean » (Hosie et al., 2003). The SO-CPR Survey covers much of the region around Antarctica, but prior to 2013 the oceanic regions of the Crozet basin and the Kerguelen Islands had not been investigated. In 2013, France started a new survey in this area using the R/V *Marion Dufresne*. The first survey was realised in February and March 2013. In the context of the logistic support of the French Sub-Antarctic Islands, the CPR survey offers recurrent opportunities to collect plankton samples in the Crozet basin and around Kerguelen Islands, during the austral summer.

As part of the MARine Ecosystem DATa (MAREDAT) initiative, the geographical distribution of marine plankton organisms has been examined in order to set up a world atlas (Buitenhuis et al., 2013). Biomass data for 11 Plankton Functional Types, including planktonic Foraminifera, were compiled in global gridded data products **(Smith and Pesant, 2013 ;** http://www.earth-syst-scidata.net/special_issue7. html). From this compilation, it appears that more data on marine plankton are needed to characterise ocean ecosystem functioning and associated biogeochemistry in the Southern Hemisphere (Buitenhuis et al., 2013) and particularly in the Southern Ocean (de Broyer et al., 2014). The present study focuses on modern living planktonic Foraminifera (LPF) that belong to the marine

mesozooplankton. These heterotrophic organisms feed on a diversified source of nourishment ranging from algae to small metazoans (Hemleben et al., 1989). In mid and high latitudes, LPF abundances fluctuate annually following the seasonal availability of food (e.g. Schiebel et al., 2001). LPF are considered as major producers of calcareous shells (Schiebel and Hemleben, 2005) that are eventually preserved in the underlying marine sediments (when lying above the Carbonate Compensation Depth). The links between LPF standing stock, distribution pattern, and hydrographic conditions have been applied to paleoclimatic reconstructions since the 1960s (e.g., Kucera, 2007, and references therein). LPF shell production and deposition are key components of the marine calcite budget (Schiebel, 2002). At a global scale, LPF species distribution shows a latitudinal gradient pattern, mainly driven by sea water temperature and associated salinity (e.g. Bé and Tolderlund, 1971 ; Žarić et al., 2005 ; Katz et al., 2010). Few studies on recent planktonic Foraminifera were conducted in (sub-) polar regions, and these were concentrated in the Arctic region, and mainly in Fram Strait (Pados and Spielhagen, 2014). In the Indian Ocean, modern biogeographical patterns and ecology of LPF were studied by means of 154 vertical plankton tows collecting plankton samples in the upper 300-m water (Bé and Hutson, 1977). Following these authors, three assemblages of LPF, defined on the basis of species abundances, can be distinguished in the South Indian Ocean, the Transition (between 35° and 45°S), Subpolar (south of ~40°S) and Polar assemblages (south of ~45°S), corresponding in general with major hydrological features (i.e. water masses). As far as we know, no other dataset on LPF, identified at species level, is available for the Indian sector of the Southern Ocean.
The present work was completed to test the capacity of the CPR methodology to describe the LPF biogeography. The CPR investigations, presented in this study, were performed across the Indian sector of the Southern Ocean in order to enrich the SO-CPR database with LPF abundances given at a species level. They also allowed tracking the highly spatial variability of the foraminiferal fauna response to phytoplankton efflorescence near the French Sub-Antarctic Islands and across frontal zones of the Indian sector of the Southern Ocean.

2. Hydrological and biogeochemical context of the Indian sector of the Southern Ocean

One of the major physical drivers in the Southern Ocean is the Antarctic Circumpolar Current (ACC) that separates the cold nutrient-rich polar waters in the south from the warm and salty oligotrophic subtropical waters in the north. Strong salinity and temperature gradients define three main hydrological fronts, the Subtropical Front, the Sub-Antarctic Front which is the northern boundary of the ACC, the Polar Front (e.g. Sokolov and Rintoul, 2009a, b; Park et al., 2002 ; Park et al., 2014). Although hydrological fronts are usually defined using subsurface criteria, they can also be identified from surface properties, notably salinity (Chaigneau and Morrow, 2002; Table 1). The three major fronts separate four circumpolar biogeochemical zones, from north to south, the Subtropical Zone, the Sub-Antarctic Zone (SAZ), the Polar Frontal Zone (PFZ) and the Antarctic Zone (AAZ), that have specific hydrological and biogeochemical characteristics in the Indian sector of the Southern Ocean (Table 1). Hosie et al. (2014) defined biogeographical zones based on zooplankton assemblages that were identified using the SO-CPR data, and these more or less matched the geochemical zones mentioned above (Table 1). Our study area covers two of these zoogeographical divisions: 1) the Open Ocean Zone, in between the maximum seasonal sea ice extent and the Sub-Antarctic Front, which includes the PFZ and the northern part of the AAZ; and 2) the Sub-Antarctic Zone (SAZ), the region north of the Sub-Antarctic Front, which in some places includes the Subtropical Front. Correspondences between the biogeochemical (Racapé et al., 2010), and biogeographical (Hosie et al., 2014) zones with the ecoprovinces described by Longhurst et al. (2007) are shown on Table 1.

Table 1
Surface and subsurface characteristics of the main oceanic fronts in the Southern Ocean (underlined in grey ; Chaigneau and Morrow, 2002; Sokolov and Rintoul, 2009a, b), and correspondences between geochemical zones (Racapé et al., 2010), biogeographical zones (Hosie et al., 2014) and ecoprovinces described by Longhurst et al. (2007). Zonal biochemical characteristics (Racapé et al., 2010) are given in capital letters.

Chaigneau and Morrow, 2002 *(Sokolov and Rintoul, 2009a, b)*		Racapé et al., 2010	Hosie et al., 2014	Longhurst et al., 2007
Subtropical Front	Around 46°S - SSS decrease from 35 to 34.6 *(core at 45.2°S - Θ150m : decrease from >12°C to < 10°C)*			
MODERATE NUTRIENTS, HIGH CHLOROPHYLL		Sub-Antarctic Frontal Zone (SAFZ) 35.00>SSS>33,85 15>summer SST>8°C	Sub-Antarctic Zone (SAZ)	Sub-Antarctic Province (*Westerlies Biome*)
Sub-Antarctic Front	Around 50° - SSS decrease from 34,4 to 33.8 *(two cores at 50.5° and 52°S - Θ200m : from >8°C to <4°C)*			
MODERATE NUTRIENTS, MODERATE CHLOROPHYLL		Polar Frontal zone (PFZ) SSS<33.85 9°C>SST>4°C	Open Ocean Zone (OOZ)	
Polar Front	Between 52° and 54°S - SSS increase from 33.8 to 34 *(Northernmost extent of the subsurface T° minimum < 2°C)*			
HIGH NUTRIENTS, LOW CHLOROPHYLL		Antarctic Zone (AAZ) SSS>33.8 SST<4°C		Antarctic Province (*Polar Biome*)
Antarctica				

Constituting hydrological barriers, frontal zones are highlighted by enhanced primary production due to upwelling of nutrients, and a shift in their position could strongly affect species biogeography. In the studied area, positions of the fronts and widths of their meandering envelopes are strongly influenced by bathymetry (Park et al., 2010; Park et al., 2014). In the Southern Ocean, front latitudinal displacements are observed on inter-annual time scales (Sokolov and Rintoul, 2009a, b), and are predicted to vary in the future due to climate changes, that might have important consequences on species distribution in high southern latitudes (Constable et al., 2014; Reygondeau et al., 2014; Huettmann et al., 2014). Across the AAZ, despite high macro-nutrient content in surface waters, chlorophyll *a* concentrations remain generally low (< 0.5 $mg.m^{-3}$, according to Moore and Abbott, 2002). These high-nutrient, low-chlorophyll (HNLC) conditions result from both light and iron limitations (Martin et al., 1990). Where iron-stress on the marine plankton ecosystem is weakened by an external continental iron source (dust deposition, riverine input, sediment reworking or ice-melt), phytoplankton efflorescence may occur in the presence of sufficient light levels (e.g., de Baar, 1995; Borrione and Schlitzer, 2013). The AAZ, south of the Indian Ocean, displays both HNLC and iron-depleted conditions (Blain et al, 2007). Iron fertilization is observed above and downstream the Kerguelen Plateau (Blain et al., 2001; Blain et al., 2008; Pollard et al., 2009), and Crozet Islands (Planquette et al., 2007) where recurrent extended phytoplankton blooms develop during austral spring and summer.

3. Material and methods

The MD193-LOGIPEV cruise took place on board the R/V *Marion Dufresne* during late austral summer of 2013. Plankton samples were collected from the 12th to the 28th of February 2013 in an area between [49.75° E-75.41°E] and [42.86° S-56.42°S] in the Indian sector of the Southern Ocean, including localities around Crozet and Kerguelen islands. Zooplankton were collected with a type 2 mark IV Continuous Plankton Recorder (CPR). The CPR works by filtering plankton from sea water on a moving filter silk band of 270-µm mesh size (for CPR technical descriptions see Batten et al. 2003 ; Reid et al. 2003 ; and http://www.sahfos.ac.uk/). Following the protocol of the SO-CPR Survey (Hosie et al., 2003 ; Reid et al., 2003), the CPR was towed 125 m directly behind the vessel at an average ship speed of 12.7 knots. The CPR sampled subsurface waters with an estimated average sampling depth of about 10.5 m. During the MD193-LOGIPEV cruise, six tows were completed along six transects for a total of ~ 2160 nautical miles logged (Table 2 and Fig. 1).
Transect T.1 was NNW-SSE oriented, and cut across the Sub-Antarctic Front, north of Crozet Islands. Transects T.2 and T.3 connected Crozet and Kerguelen Islands through the PFZ. T.4 was a SW-NE transect crossing the Kerguelen Plateau in the AAZ, and ended at the Polar Front. T.5 was a SW-NE transect south of Kerguelen Island, starting at the southernmost point of the study area in the AAZ (56.42°S), and ended in the southern coastal area of Kerguelen Island. T.6 was NE oriented, starting at Kerguelen island and ended north of the Subtropical Front, in the Subtropical Zone. Gaps in sampling along the prospection route are due to navigation requirements or heavy seas. In order to facilitate the lecture of maps shown on figures 2 and 3, the longitudinal transects T.1, T.4, T.5 and T.6 will be described following latitude, and the latitudinal transects T.2 and T.3 will be described following longitude.

Table 2
Sampling date (time in GMT), geographical location (in decimal degrees), tow length (in nautical miles), total number of 5-nm segments per CPR tow completed in the Indian sector of the Southern Ocean in austral summer 2013, and number of segments (nb of samples) analysed for this study.

Tows Nb	Begin Date	End Date	Starting Latitude	Starting Longitude	Ending Latitude	Ending Longitude	Tow Length (nm)	Nb of 5-nm Segments	Nb of Samples
1	12/2/13 10:17	13/2/13 5:19	-42,863417	49,777743	-46,426323	51,874275	240	48	48
2	13/2/13 11:55	14/2/13 6:09	-46,384818	52,001417	-46,465378	57,903910	250	50	50
3	16/2/13 22:22	17/2/13 22:59	-46,644143	60,665555	-49,757642	68,767962	380	76	26
4	20/2/13 18:58	22/2/13 15:49	-48,883832	75,406280	-54,212903	65,825122	487	98	96
5	23/2/13 13:32	25/2/13 1:09	-56,416363	63,083495	-49,823310	69,196055	438	88	37
6	25/2/13 5:41	28/2/13 1:32	-49,591272	69,247043	-42,996697	74,608350	365	74	56

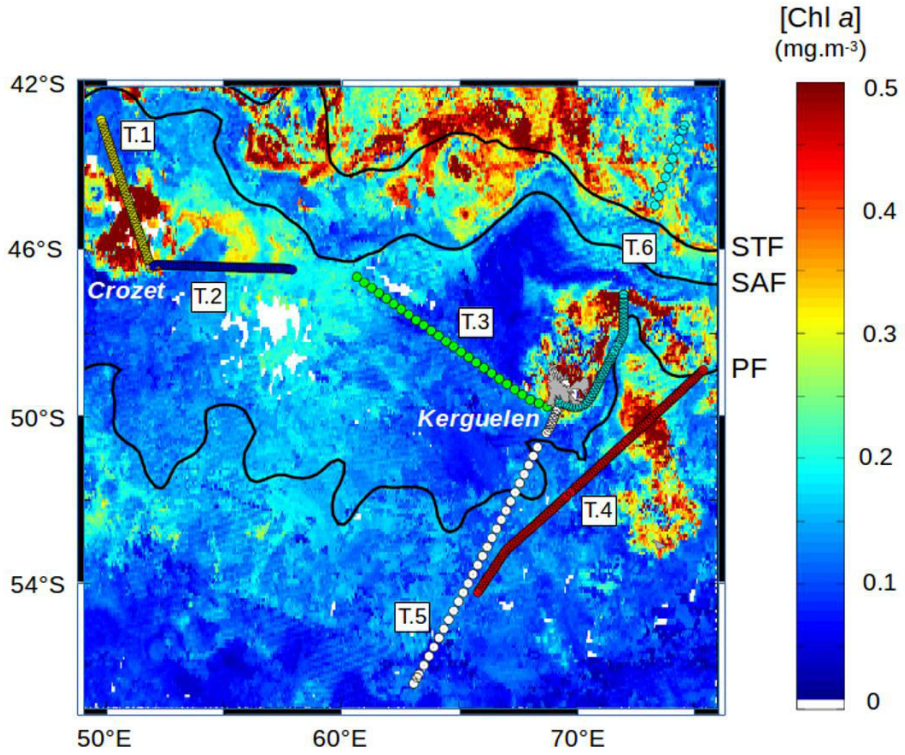


Fig. 1. Surface distribution of Chl-*a* concentration (mg.m^{-3}) in the Indian sector of the Southern Ocean in late summer 2013, derived from a 40-day composite Aqua-MODIS satellite image. Oceanic fronts derived from satellite altimetry are indicated : STF, Subtropical Front ; SAF, Sub-Antarctic Front ; PF, Polar Front.

The bands of filter silk corresponding to the six different tows along the six surveyed transects were preserved in a 5% formalin-seawater solution. This solution was buffered with borax to prevent unfavourable increases in acidity. Back in the laboratory, the silk bands were segmented into samples representing 5 nautical miles (5-nm segments) of towing following the procedure described by Hunt and Hosie (2003). Each silk segment, properly labelled, was laid out under a binocular magnifier, and all LPF seen were removed from the silk, picked out, counted and determined at a species level following the taxonomy of Hemleben et al. (1989).
All 5-nm segments of transects T.1, T.2, T.4, the north-Polar Front part of T.5 and the south-Subtropical Front part of T.6 were processed for this study whereas one out of three 5-nm segments were analysed elsewhere (whole T.3, the south-PF part of T.5 and the north-STF part of T.6). For these three last mentioned areas, we decided not to analyse all samples for reasons of time and because of the apparent stability of LPF faunal density and composition. LPF abundances mentioned in the text correspond to the exact number of foraminiferal tests present on the silk bands and are given in number of individuals per segment long of 5 nautical miles (ind.5 nm^{-1}). Census data are available as supplementary material.
Assuming 100 % filtration efficiency, the sea water volume filtered by CPR was evaluated at 1.5 m^3.5 nm^{-1} (Batten et al., 2003). LPF abundances, counted in number of individuals per segment (ind.5 nm^{-1}), can be converted in individuals per cubic meter (ind.m^{-3}), as an approximate abundance for a 5-nm segment. This approximation in ind.m^{-3} will be used in the discussion for comparison with the literature data.
Sea surface temperature (SST) and salinity (SSS) were continuously recorded by a SeaBird thermosalinograph. Water samples were collected regularly to check SSS data against

measurements performed using a Guildline salinometer. Together with these *in situ* measurements, remotely-sensed data were used to map Chl-*a* concentration, which is considered as an indicator of phytoplankton biomass (e.g. Takahashi et al., 2011). Aqua MODIS (Moderate Resolution Satellite Spectroradiometer) daily images at 9-km resolution, supplied by the NASA/GSFC/DAAC (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov//), provided Chl-*a* concentration at a regional scale, concurrent with the CPR sampling period. À 40-day composite (25/01/2013 – 14/03/2013) was computed to optimize the time window corresponding to the sampling period (i.e. February 2013) and to minimize the lack of data due to cloud cover. Chl-*a* concentrations were extracted from the 40-day composite to get a set of precise data located exactly along the six surveyed transects (Chl-*a* census data are available as supplementary material). The hydrological fronts were outlined from satellite-derived altimetry. We used the absolute dynamic topography at ⅓º resolution on a Mercator projection (Ssalto-Duacs) distributed by Archiving Validation and Interpretation of Satellite and Oceanographic data (AVISO, http://www.aviso.oceanobs.com). The absolute dynamic topography was obtained by satellite-derived anomalies to which the mean dynamic topography of Rio et al. (2011) was added.

4. Results

4.1. Chlorophyll a *distribution in the Indian sector of the Southern Ocean during late summer 2013*

In the Indian sector of the Southern Ocean, the phytoplankton bloom period is known to occur from October to December (Venables et al., 2007 ; Mongin et al., 2008). The February 2013 survey was most likely carried out during a bloom decline expected to end in mid-March (Blain et al., 2007). The satellite image of Chl-*a* distribution in the Indian sector of the Southern Ocean is a 40-day composite, encompassing the whole survey period (Fig. 1). During the survey period, the Polar Front showed successive tight meanderings between 47°S and 53°S (west of 70°E) and a pronounced hairpin meander east of Kerguelen Plateau (around 71°E). À large area of relatively high Chl-*a* concentrations (0.3 to > 0.5 $mg.m^{-3}$) was observed north of the Subtropical Front. À maximum of 1.27 $mg.m^{-3}$ was observed along the north-STF part of T.6, extending into the Sub-Antarctic Zone (SAZ). South of the Sub-Antarctic Front, in the Polar Frontal Zone (PFZ), patches of high Chl-*a* concentrations (>0.5 $mg.m^{-3}$) were distributed according the two plumes located west and north of Crozet Islands (with a maximum of 1.12 $mg.m^{-3}$ along T.1), and north-northeast of the Kerguelen Plateau. In the Antarctic Zone (AAZ), a large patch of high Chl-*a* (with a maximum of 0.66 $mg.m^{-3}$ along T.4, north of 50.3°S) was located south of the Polar Front hairpin meander, above the Kerguelen-Heard Plateau (53°S, 73.50°E). Moderate Chl-*a* concentrations (0.25-0.3 $mg.m^{-3}$) were observed in the PFZ between 55°E and 60°E (with a maximum of 0.32 $mg.m^{-3}$along T.2, around 55.40'E), and in other isolated patches scattered over the AAZ.

The CPR survey conducted in February 2013 seems to have recorded a typical biogeochemical context in the region with main phytoplankton efflorescence located north of Crozet Islands, around and northeast of Kerguelen Islands, and in the Polar Front hairpin meander above the Kerguelen Plateau (Fig. 1 and Fig. 4). Previous studies based on the CROZEX experiment (CROZet natural iron bloom and Export) support the hypothesis of enhanced primary production due to natural iron enrichment in the region north of the Crozet Plateau, while south of the plateau low productivity results primarily from iron limitation

(Seeyave et al., 2007; Planquette et al., 2007). Two contrasted environments were also emphasised in the waters surrounding the Kerguelen Islands: (i) the naturally iron-enriched waters above and downstream of the Kerguelen Plateau, where a large phytoplankton bloom occurs annually (Blain et al., 2007, 2008 ; Chever et al., 2010; Mongin et al., 2008; Grenier et al., 2014), and (ii) the nearby high-nutrient low-chlorophyll (HNLC) waters upstream (Uitz et al., 2009). It was shown that the plateau benefits from an upward transfer of dissolved iron from deep enriched waters via vertical mixing mainly induced by internal wave activities (Blain et al., 2007, 2008) and strong wind events (Park et al., 2010; Gilles et al., 2014). In addition, Park et al. (2014) hypothesized that, in contrast to HNLC waters which are on the route of strong flows, weak mean currents possibly enable the retention of nutrients and materials above the plateau. The fast transport of iron in the jets associated with the Polar Front provides a reliable supply of shelf-derived iron to large areas, extending offshore downstream of the Kerguelen Plateau (Blain et al., 2008 ; d'Ovidio et al., 2015), similarly as for other major Islands lying in the Antarctic Circumpolar Current, e.g. South Georgia (Borrione and Schlitzer, 2013).

4.2. Planktonic Foraminifera total abundance

Along the six surveyed transects, the combined (total) abundances of LPF ranged from 0 to 387 ind.5 nm^{-1}, with a mean of 24.8 ind.5 nm^{-1} (standard deviation SD 47.9), and demonstrate a highly contrasted geographical distribution (Fig. 2).

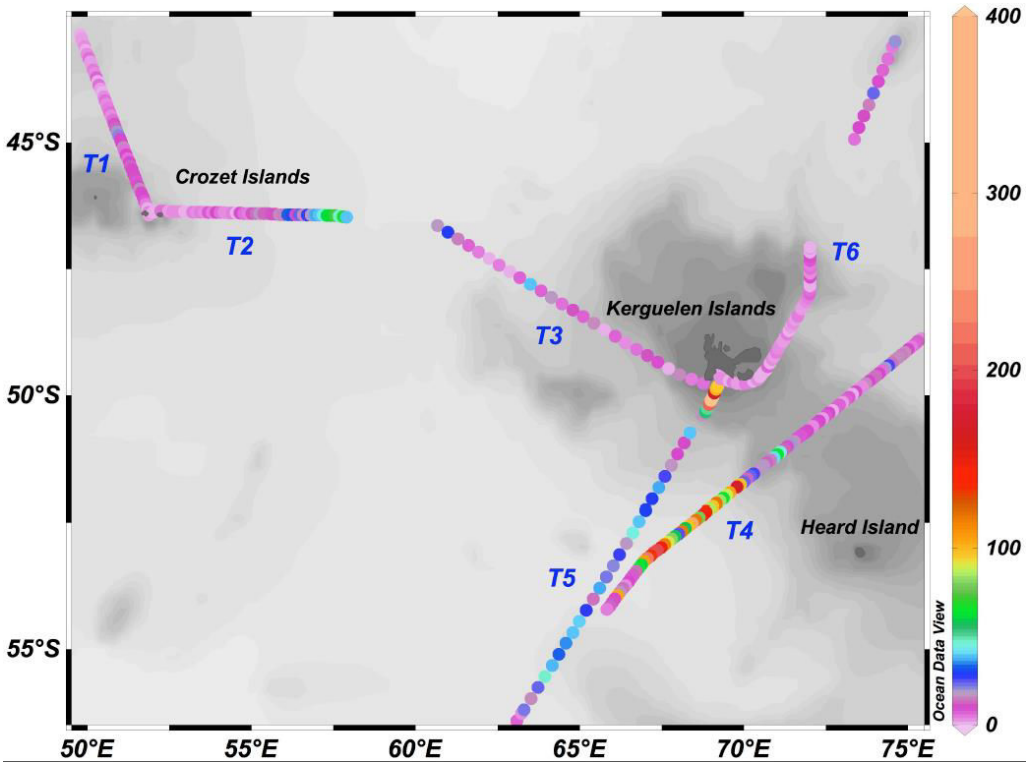


Fig. 2. Geographical distribution of planktonic Foraminifera total abundances (coloured circles in ind.5nm^{-1} ; scale on the right) in the Indian sector of the Southern Ocean in February 2013. Depth contours are drawn at 50 m intervals (from WOCE-ODV).

North of Crozet Islands, along the NNW-SSE transect T.1, LPF total abundances were very low, averaging at 5.4 ind.5 nm^{-1} (SD 4.8), and very locally peaking up to 20 ind.5 nm^{-1} at about 44.80°S. Between Crozet and Kerguelen Islands (T.2 and T.3), LPF total abundances oscillated around 8 ind.5nm^{-1}, except between 57°E and 57.90°E where LPF abundances increased up to 71 ind.5 nm^{-1} with a mean of 50 ind.5 nm^{-1} (SD 13.5). Unfortunately a gap due to navigation constraints of about 115 nm between the two transects T.2 and T.3 prevented us to observe the eastern extension of this relatively more productive area, that could have reached ~ 61°E where an abundance peak of 27 ind.5 nm^{-1} was observed at the eastern beginning of transect T.3. Along transect T.3, a secondary abundance peak of 38 ind.5 nm^{-1} was observed northwest of Kerguelen Island, around 63.5°E. South of Kerguelen Island, the segment of transect T.4 comprised between 51.76°S and 53.45°S showed very high LPF abundances, reaching a maximum of 252 ind.5 nm^{-1}. In this area, abundances varied around a mean of 111.5 ind.5 nm^{-1} (SD 51.6). At the beginning of transect T.4, south of 53.45°S, LPF abundances were low with a mean of 16.7 ind.5 nm^{-1} (SD 27.1). North of 51.76°S where transect T.4 crossed the Kerguelen Plateau, LPF abundances became low again averaging 11.9 ind.5 nm^{-1} (SD 11.2). All along the southern part of transect T.5, south of 50.33°S, LPF abundances were moderate (maximum 45 ind.5 nm^{-1}, mean 25 ind.5 nm^{-1}, SD 12). North of 50.33°S, in the vicinity of Kerguelen Island, LPF abundances increased abruptly to a maximum of 387 ind.5 nm^{-1} (mean 176.5 ind.5 nm^{-1}, SD 133). Northeast of Kerguelen Island, the southern part of transect T.6, until 47,07°S, presented minimal abundances, ranging from 0 to 7 ind.5 nm^{-1} (mean 2 ind.5 nm^{-1}, SD 1.9). After a gap of 140 nm, along the northern part of transect T.6 located north of the Subtropical Front, LPF abundance slightly increased up to a maximum of 22 ind.5 nm^{-1}, but still with a low mean of 9.4 ind.5 nm^{-1} (SD 6.6).
In brief, LPF total abundances were generally low throughout the studied region (~5 to 25 ind.5 nm^{-1}), except in the area SSW of Kerguelen Plateau, and immediately south of Kerguelen Island where the highest values (~110 to 180 ind.5 nm^{-1}) were recorded. The lowest LPF abundances (~ 2 ind.5 nm^{-1}) were observed close by the eastern coast of Kerguelen Island and northeast of Kerguelen Plateau.

4.3. Geographical distribution of planktonic Foraminifera species

In the Open Ocean Zone (comprising the PFZ and the northern part of the AAZ), four major species were found (*Globigerinita uvula*, *Neogloboquadrina pachyderma* sinistral, *Neogloboquadrina incompta* dextral, *Globigerina bulloides*). North of the Subtropical Front, northeast of Kerguelen Island, a single major species (*Orbulina universa*) was present, which was totally absent from the Open Ocean Zone. Together the five major species accounted for 89.8% of the 7763 individuals collected in the whole study area. Two minor species, *Globigerina glutinata* and *Turborotalia quinqueloba*, were represented together by less than 330 individuals (i.e. 4.2% of the total). Other rare species (i.e. ≤ 1.7% of the total), like *Orcadia riedeli*, *Globoconella inflata*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerinoides ruber*, *Trilobatus sacculifer* and *Globorotalia scitula*, were present in very low numbers, from 43 to 12 individuals per species. Undetermined specimens, too small or broken, accounted for 4.3% of the total number of individuals.
Biogeographical maps (Fig. 3) combine the abundances of the four major species found south of the Subtropical Front during the sampling period, with the Chl-*a* data extracted from the 40-day composite satellite image (Fig. 1). To prevent over-interpretation, the species abundances and relative percentage are discussed in the following only wherever the Foraminifera total abundances were higher than 10 ind.5 nm^{-1}. North of Crozet Islands

(transect T.1), the few patches of relatively high Foraminifera total abundances were clearly dominated by *G. bulloides*, representing 54 % of the total assemblage, with mean of 7.3 ind.5 nm^{-1}, and a maximum of 20 ind.5 nm^{-1}. This species was accompanied by *N. pachyderma* sinistral (~20%, mean 2.5 ind.5 nm^{-1}). East of 55°E, between Crozet and Kerguelen Islands, *G. bulloides* increased regularly to reach 90 % of the total assemblage (mean 45.7 ind.5 nm^{-1}, max 64 ind.5 nm^{-1}, SD 13) at the eastern end of transect T.2 [56.94°E – 57.90°E] where Chl-*a* slightly increased. On transect T.3, *G. bulloides* and *N. pachyderma* sinistral, were equally distributed (both around 24 %, mean 3.5 ind.5 nm^{-1}) in the two patches (61°E and 63.5°E) of relatively high Foraminifera total abundances. Along these first three transects, *N. incompta* dextral and *G. uvula* presented low relative and total abundances, 8% and 0.8 ind.5 nm^{-1}, and 4% and 0.4 ind.5 nm^{-1}, respectively.

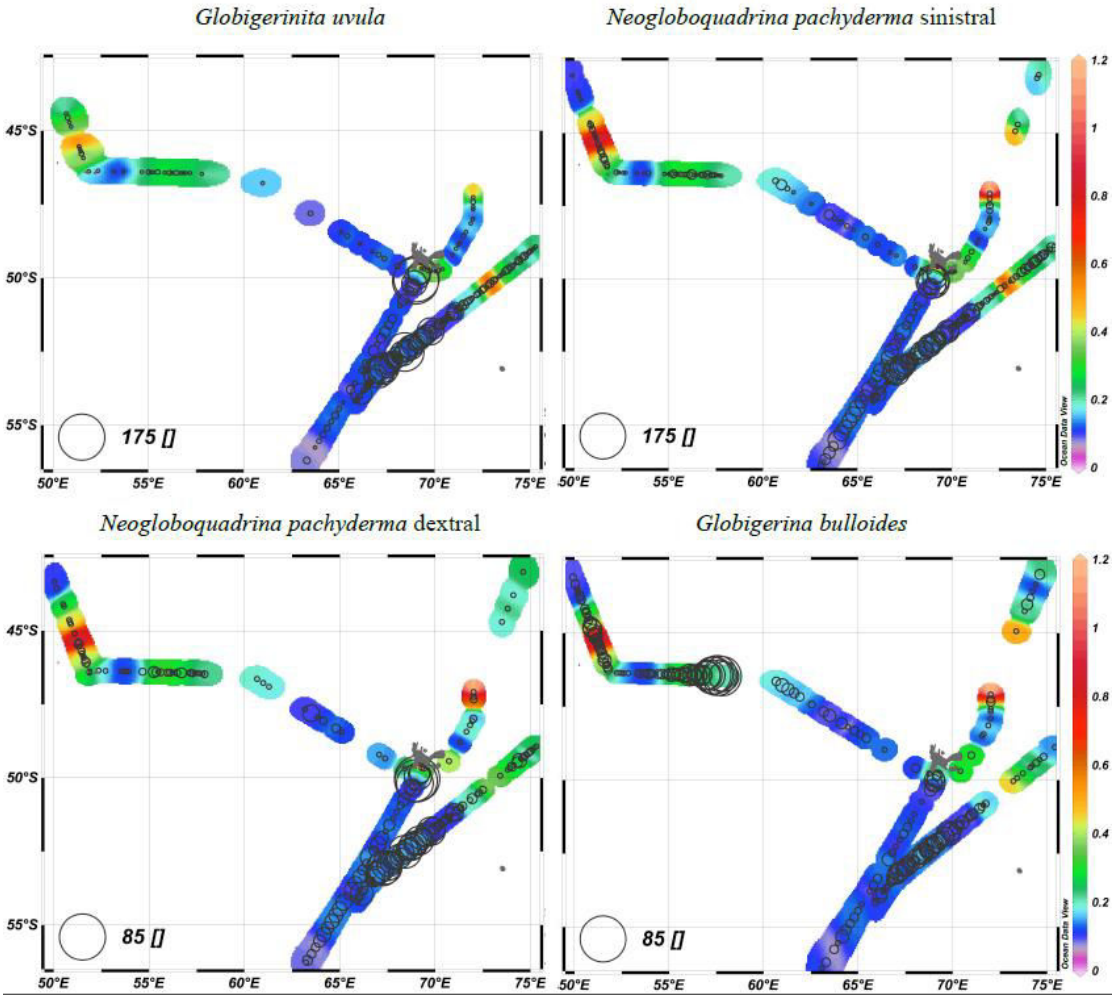


Fig. 3. Geographical distribution of abundances of the four major species (black circles in ind.5nm^{-1} ; scale on the left down corner of each panel) in February 2013. Coloured circles (scale on the right) indicate Chl-*a* concentrations extracted from the 40-day composite at each sample location.

On transect T.4, the area of high abundances (51.76°S - 53.45°S) southeast of Kerguelen Plateau, was dominated by *G. uvula* that presented a relative abundance of 35 %, a mean of 39 ind.5 nm^{-1}, and a maximum of 122 ind.5 nm^{-1} (SD 24.2). The second dominant species was *N. pachyderma* sinistral accounting for 24.4% of the total abundance, with a mean of 27.6 ind.5 nm^{-1} (max 60 ind.5 nm^{-1}, SD 13.2). *N. incompta* dextral was slightly less

abundant, with a relative abundance of 21 % and a mean of 22.8 ind.5 nm^{-1} (max 46 ind.5 nm^{-1}, SD 10.2). The species *G. bulloides* was also present with lower abundances, 10.8 % and 11.4 ind.5 nm^{-1} (max 24 ind.5 nm^{-1}, SD 4.8). South of 53.45°S, the dominance order among the four major species was similar with lower average absolute abundances of 7.7, 5.1, 4.7, and 2.9 ind.5 nm^{-1}, respectively. North of 51.76°S, *N. pachyderma* sinistral became slightly dominant in a context of low Foraminifera total abundances, closely followed by *G. uvula*, with average absolute abundances of 6.5 and 5.7 ind.5 nm^{-1}, respectively. From the southernmost sampled point (56.42°S ; T.5) to 20 nm south of Kerguelen Island (50.39°S), *N. pachyderma* sinistral was dominant with a relative abundance of 47 % and a mean of 11.6 ind.5 nm^{-1} (max 29 ind.5 nm^{-1}, SD 6.6). The second dominant species was *N. incompta* dextral (21 %, mean 5.3 ind.5 nm^{-1}, max 17 ind.5 nm^{-1}, SD 3.6). Close to the southern coast of Kerguelen Island, in the area of very high total abundances, *G. uvula* became the dominant species (37 %, mean 70.3 ind.5 nm^{-1}, max 174 ind.5 nm^{-1}, SD 64.6). The LPF assemblage was also composed of 29 % *N. pachyderma* sinistral (mean 47.1 ind.5 nm^{-1}, max 94 ind.5 nm^{-1}, SD 30), and 19% *N. incompta* dextral (mean 36.1 ind.5 nm^{-1}, max 82 ind.5 nm^{-1}, SD 29.4). After very low abundances recorded on the eastern side of Kerguelen Island, transect T.6 crossed the Subtropical Front. From this frontal line north-eastwards, *O. universa* appeared and dominated the assemblages. On the three 5-nm segments carrying more than 10 ind.5 nm^{-1}, this species peaked up to 68 % of the Foraminifera total abundance, with a maximum of 15 ind.5 nm^{-1} and was accompanied by *G. bulloides* (22 %, max 5 ind.5 nm^{-1}).

Temperature (T)-salinity (S) diagrams were constructed for the area located south of the Subtropical Front (SST < 10°C). Chl-a data (Fig. 4) and absolute abundances of the major species (Fig. 5) were reported on the corresponding T-S points. The criteria reported in Table 1 were used to delineate the biogeochemical zones (SAZ, PFZ, AAZ) on the T-S diagram shown on figure 4. In the PFZ, spots of high Chl-*a* concentrations (>0.5 $mg.m^{-3}$) recorded in waters with SST around 7°C and SSS around 33.91 corresponded to enhanced primary production north of Crozet Islands. In waters with SST around 6.7°C and SSS around 33.75, spots of high Chl-*a* corresponded to enhanced primary production observed northeast of Kerguelen Island (Fig. 4 and Fig. 1). At the northern border of the AAZ, the patch of high Chl-*a* associated with SSS of 33.94 and SST between 3.88°C and 4.43°C, underlined enhanced primary production within the Polar Front hairpin meander above the Kerguelen Plateau.

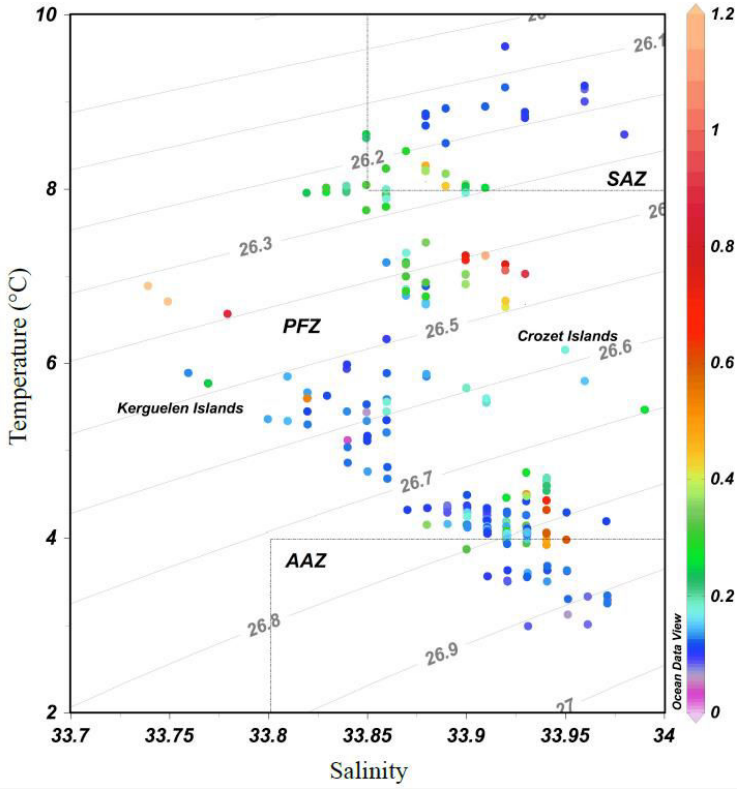


Fig. 4. T-S diagram based on sea surface temperature and salinity measured at each sample location south of the Subtropical Front in February 2013. Isopycnal lines are drawn in grey. Rectangles delimitate geochemical zones (Table 1). Chl-*a* concentrations extracted from the 40-day composite correspond to the coloured dots (scale on the right).

The species *O. universa* was not shown on figure 5 because it was only present north of the Subtropical Front, in waters warmer than 12.9 °C and saltier than 34 where it was dominant within LFP assemblages of very low total abundances. In relatively warm waters (6-9°C) of the PFZ, *G. bulloides* distinctly dominated the assemblages (Fig. 5 and Fig. 3). This species peaked at about 8°C - 33.84 (end of T.2) that could reveal a southward meander of the Sub-Antarctic Front entering into the PFZ between Crozet and Kerguelen Islands (Fig. 4 and Fig. 1). The second peak of *G. bulloides* was centered around 7°C - 33.92, corresponding to the production above the Crozet plateau (Fig. 5 and Fig. 3). Among the other major species present in the warmer part of the PFZ, *G. uvula* was notably rare to absent. The temperature-salinity gradient, extending from 6°C - 33.75 (Kerguelen coastal area) to 3°C - 33.97 (southernmost sampled point [56.42°S] located in the middle of the AAZ) revealed the spatial evolution of sea surface water characteristics (Fig. 5). Along this strong T-S gradient, two patches of Foraminifera production were characterised by high abundances of all four major species, *G. uvula* being the more abundant species, followed by *N. pachyderma* sinistral, and *G. bulloides* being the less abundant species. The patch of stronger production centred around 5.3°C - 33.81 was located in the middle of the PFZ, and close to the south of Kerguelen coast. The midpoint of the second patch at 4.1°C - 33.91, corresponded to the production southwest of Kerguelen Plateau where transect T.4 allowed to collect Foraminifera at the border of the AAZ, alongside of the Polar Front (Fig. 1).

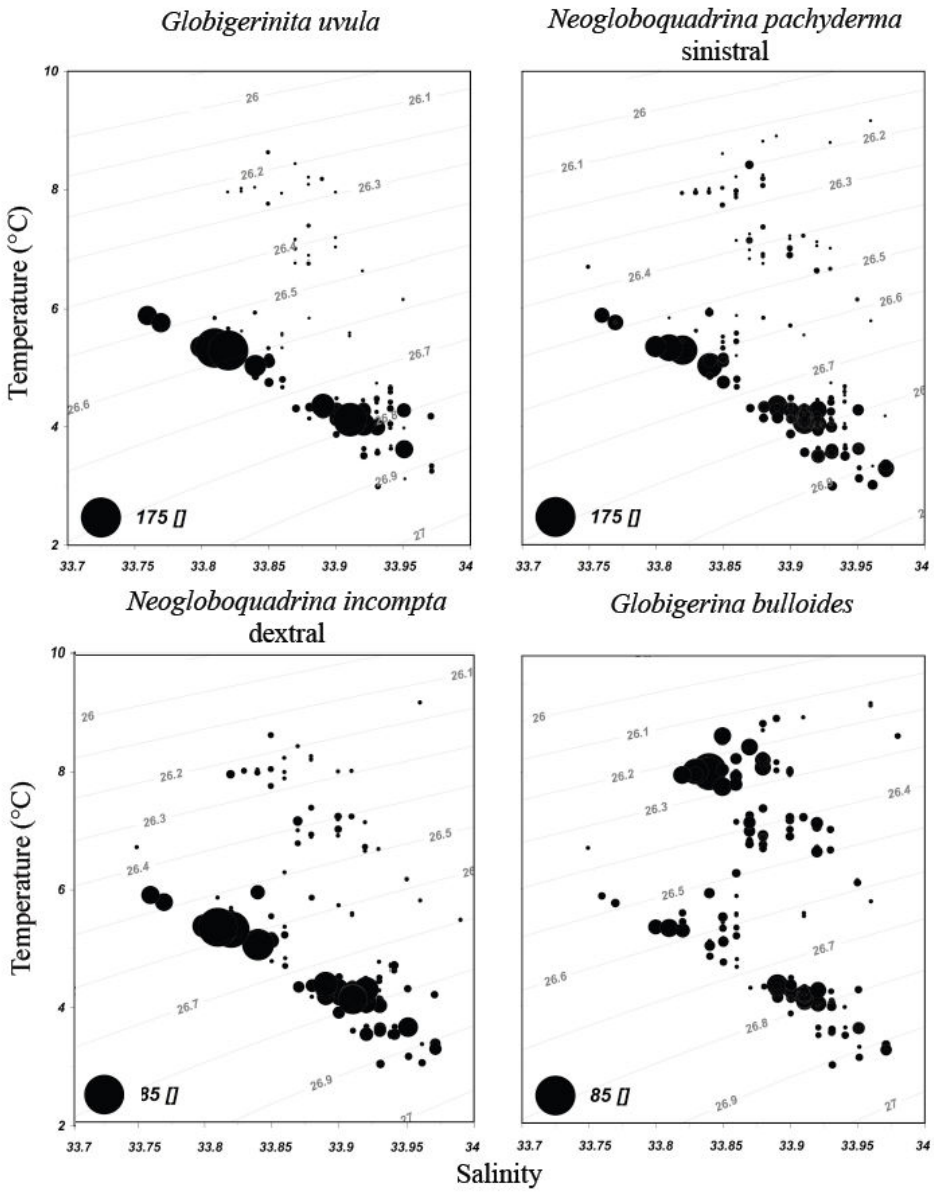


Fig. 5. T-S diagram based on sea surface temperature and salinity measured at each sample location south of the Subtropical Front in February 2013. Isopycnal lines are drawn in grey. Abundances of the four major species (black circles in ind.5nm^{-1} ; scale on the left down corner of each panel) recorded in February 2013.

Discussion

5.1. Foraminifera as a main component of Southern Ocean zooplankton communities

In the Biogeographical Atlas of the Southern Ocean, data on near-surface zooplankton communities were compiled by Hosie et al. (2014), and yearly and monthly means of major abundant species were calculated from more than 20 years of CPR data collection. À copepod-dominant community is typical of the circumpolar distribution pattern in the permanent OOZ (Table 1). In this area, planktonic Foraminifera were constantly detected as one of the main contributing groups to the zooplankton community composition, with a yearly average of almost 9% of the total zooplankton abundance (Hosie et al., 2014). In the

SAZ (Table 1), Foraminifera were observed by Hosie et al. (2014) with high abundances (yearly average about 18%), and were even dominant in February with a mean of 20 ind.m^{-3} in a total zooplankton community of 56.8 ind.m^{-3}. South of Tasmania, a CPR survey was conducted during the austral summer 2007-2008 (Takahashi et al., 2011). The zooplankton community was dominated by small copepods (*Oithona similis* and *Calanus simillimus*) accounting for >70% of the total abundance. Foraminifera occurred in low abundances ranging in mean values from 1.27 ind.m^{-3} to 13.3 ind.m^{-3}, i.e. about 5.5 % of the total zooplankton abundance (Takahashi et al., 2011). During the austral summer 2001-2002, changes in total zooplankton densities were reported in detail South of Tasmania (Hunt and Hosie, 2006b). Throughout austral spring and summer, zooplankton densities showed very low values in October (mean <15 ind.m^{-3}) that increased very slowly until January (mean 115 ind.m^{-3}). Zooplankton densities then peaked abruptly in February (mean 634 ind.m^{-3} ; max 1593 ind.m^{-3}), and remained relatively high in March (mean 193 ind.m^{-3}). Foraminifera demonstrated a similar temporal density distribution, as did small copepods (e.g. *Oithona similis*) that systematically dominated the zooplankton assemblages. Foraminifera contributed substantially to the peak abundance of February, with over than 250 ind.m^{-3}, i.e. about 40% of the total zooplankton abundance (Hunt and Hosie, 2006b).

In four transects from south of Cape Town to south of Tasmania, Takahashi et al. (2010) reported major interannual changes in zooplankton abundances on the basis of a comparison of zooplankton distribution patterns observed in four summer seasons. In this zooplankton community largely dominated by copepods, Foraminifera presented very high abundances and were numerically dominant, up to 80%, along some transects located in the AAZ, southeast of Kerguelen Island in 2005. The elevated average Chl-*a* biomass observed in 2005 (0.64 mg.m^{-3}) might have provided favourable conditions for Foraminifera, which were dominant and widespread (Takahashi et al., 2010). Our samples collected in the Indian sector of the Southern Ocean during late austral summer 2013, showed Foraminifera mean total abundances of 24.8 ind.5 nm^{-1}, i.e. 16.53 ind.m^{-3}, and a peak of abundance at 387 ind.5 nm^{-1}, i.e. 258 ind.m^{-3}. These values are in the same order of magnitude than the mean abundances of Foraminifera recorded in February in the SO-CPR data base (Hunt and Hosie, 2006b ; Hosie et al., 2014 ; Takahashi et al., 2011).

In the Indian Ocean sector of the Southern Ocean, the close vicinity of several oceanic fronts, and the occurrence of numerous meanders and eddies generated by the Antarctic Circumpolar Circulation (Philips and Rintoul, 2000; Sokolov and Rintoul 2009a), may produce contrasting surface environments over short distances that favour different zooplankton communities (Takahashi et al., 2010). However, it appears also that not only the surface environment at the time of towing, but also environmental conditions well below the sampling depth of the CPR, may influence the zooplankton abundance and community structure at the surface (Takahashi et al., 2010).

5.2. Submesoscale processes : LPF total abundances versus Aqua MODIS Chl-a data

It is generally assumed that the abundance of planktonic Foraminifera is controlled by the fertility of the ocean surface waters (Murray, 1991). At some geographically limited areas, high LPF abundance collected on CPR silk bands coincided with high Chl-*a* concentration zones seen on the 40-day composite satellite image (Fig. 1). There, LPF abundance measured in the late austral summer 2013 mirrored primary production as usually expected (e.g. Schiebel et al., 2001). Also in the southern coastal area of Kerguelen Island (end of transect T.5), high LPF abundances were observed at sites characterised by enhanced Chl-*a*

concentration. In this area, higher LPF abundances also coincided with slightly lower salinities (Fig. 4 and Fig. 5). The highest LPF abundance recorded during the sampling period occurred in the coastal area around Kerguelen Island, where fresh water discharge may supply nutrients that favoured primary production. It has been observed repeatedly that regular phytoplankton blooms develop downstream of islands in the austral summer, as observed around the Kerguelen plateau (Blain et al., 2001 and 2008; Pollard et al., 2009). The observed slightly lower salinity waters were most probably due to admixture with draining continental waters from Kerguelen Island, originating from precipitation and glacier melt, which are nutrient and iron enriched. We suggest that island plumes may enhance primary production of a coastal phytoplankton community which forms a suitable food source for Foraminifera.

Midway between Crozet and Kerguelen Islands (end of transect T.2), high LPF abundances were observed in a zone with relatively high Chl-*a* concentrations and slightly lower salinity (Fig. 4 and Fig. 5). This physicochemical context, favourable to bio-production, may be generated by a southward meander of the Sub-Antarctic Front that penetrates into the PFZ (Fig. 1).

However, the comparison between high LPF abundance and Chl-*a* data does not show such a straightforward pattern in the Indian sector of the Southern Ocean in February 2013. Our dataset reveals regions of locally high LFP production coinciding with very low Chl-*a* concentration as seen in the south-western area of Kerguelen Plateau, between 51.76°S and 53.45°S (Fig. 1 and Fig. 2). This area coincided with slightly lower salinity (Fig. 4) that could be attributed to oceanic front dynamics in the vicinity of the Polar Front meander around Kerguelen plateau driven by strong topographic effects (Park et al., 2014).

Conversely, very low LPF abundances were observed in high Chl-*a* concentration zones over the Kerguelen Plateau (second half of transect T.4) (Fig. 2). In mid-latitudes, LPF production is known to rely heavily on diatom blooms which occur off shore at the beginning of the spring period (e.g. Retailleau et al., 2009). In the Southern Ocean, spring phytoplankton blooms are dominated by slightly silicified fast growing diatoms (Queguiner, 2013). This community declines rapidly due to iron and silicic acid limitation, and is gradually replaced by a second diatom community composed of heavily silicified diatoms, more resistant to grazing. The efflorescence of this second diatom community occurs after the bloom climax, during the late austral summer period. According to the conceptual model of Queguiner (2013), we could hypothesise that heavily silicified diatoms are not a suitable food source for LPF, and consequently LPF are low frequent in areas where late summer diatom bloom occurs, as appeared to have occurred over the Kerguelen Plateau. This conceptual model (Queguiner, 2013) also suggests that phytoplankton composition changes throughout the productive season could lead to the gradual increase in the number of large carnivorous zooplankton in the community during the late austral summer. This post bloom zooplankton community may support higher numbers of large predators and/or competitors for LPF, which could further accentuate their low abundances.

Another possible explanation for discrepancies between LPF abundances and Chl-*a* concentrations could be the large integrative period used to compute the Chl-*a* satellite image (Fig. 1). Unfortunately, in high southern latitudes, the cloud cover is constantly dense so that it is not possible to obtain a better adequate daily/weekly dataset. Even so, the 40-day composite image (Fig. 1) depicts a typical situation where extended phytoplankton blooms develop around Kerguelen plateau (Blain et al., 2001 and 2008), and Crozet Islands (Planquette et al., 2007 ; Pollard et al., 2009) in a context of very low productive waters.

5.3. Species geographical repartition

At a global scale, Rutherford et al. (1999) revealed that the maximum diversity of Foraminifera occurred in middle latitudes, a minimum in high latitudes and was intermediate at the equator. Among the 40 morphospecies of planktonic Foraminifera described worldwide, 13 were collected during the 2013 survey in the Indian sector of the Southern Ocean. However we considered that the very low abundances of the two minor and six rare species cannot be discussed with confidence, and that only the abundances of the five major species are properly representative of the foraminiferal assemblages. Even based on one sampling period in summer, our results show that the distribution of LPF species in the surface ocean waters is linked to the geographical extension of frontal zones and describes distinct pelagic regions.

Orbulina universa occurred north of the Subtropical Front, which had a southward meander northeast of Kerguelen. This species is found nowhere else further South. The optimum habitat of *O. universa*, is in relatively warm and salty waters of the Southern Indian Ocean, as described by Bé and Tunderlund (1977).

In relatively warm waters (6-9°C) of the PFZ, *Globigerina bulloides* is the dominant species, reacting positively to coastal (around Crozet Islands) and frontal influence (on the Sub-Antarctic Front, north of Crozet). The data collected during the current study partly support the idea that *G. bulloides* occurs mainly in frontal regions, as proposed by Bé et al. (1977). *G. bulloides* was also described as dominant in the SAZ south of Australia (Moy et al., 2009), and south of Tasmania where it dominated the foraminiferal communities in spring, while *N. pachyderma* (sinistral and dextral) was the most abundant species during the summer months (King and Howard, 2003). Unfortunately the scarcity of our dataset in this frontal region, does not allow us to provide new insight on the foraminiferal community structure in the SAZ.

In the AAZ and north of 57°S, three species co-occurred during the late austral summer 2013, *Neogloboquadrina pachyderma* sinistral, *Neogloboquadrina incompta* dextral and *Globigerinita uvula* (Fig. 3). Whereas Scott and Marchant (2005) assumed the existence of a single dominant species south of the SAF, i.e. *N. pachyderma* sinistral, a codominance of *N. pachyderma* sinistral and *Turborotalia quinqueloba* was described at 54°S by King and Howard (2003). During their two year sediment trap deployment period at 54°S, *N. pachyderma* sinistral accounted on average for 45% of the Foraminifera flux, reaching peaks of over 85% in austral summer, whereas fluxes of *T. quinqueloba* were highest in spring with peaks of up to 70% (King and Howard, 2003). In our study, *N. pachyderma* sinistral was present everywhere in the AAZ in relatively high abundances, but *T. quinqueloba* was a minor species present with very low abundances. *G. uvula* was dominant in areas with maximum LPF abundances. This species was mainly observed in polar and subpolar coastal areas by Bé et al. 1977, and was one of the major components of the foraminiferal community in the coastal area of south Kerguelen Island, as well as in the area under oceanic front influence southwest of the Kerguelen Plateau, far from any coastal system. It appears that the late austral summer polar/subpolar period is characterised by high abundances of *G. uvula*, with *N. pachyderma* sinistral as a background component.

5. Conclusion

With a contribution of about 10 % to 40 % to the total zooplankton abundance collected by CPR (Hosie et al., 2014), Foraminifera are considered as a main component of the zooplankton community in the Southern Ocean. In comparison with the SO-CPR database, our data suggest that the biogeochemical regions in the Indian sector of the Southern Ocean have enhanced foraminiferal production during the late austral summer period. The high abundances observed along the two oceanic fronts, the Polar Front and the Sub-Antarctic Front, and around Crozet and Kerguelen Islands (Fig. 4 and Fig. 5) demonstrate the strong influence of complex hydrography and circulation on the foraminiferal community.

Mismatches between primary production (high Chl-*a* concentration) and high LPF abundances suggest that the composition of the phytoplankton assemblages could be an important secondary forcing mechanism on foraminiferal production after phytoplankton biomass. If true, Chl-*a* concentrations should not be used at face value, but information concerning the phytoplankton community composition is needed when discussing how primary production controls the Foraminifera regional distribution. Comparison of our dataset collected during the late austral summer 2013 to the Queguiner conceptual model (2013) allows us to hypothesise that heavily silicified diatoms blooming in late summer are not a suitable food source for LPF. It would be necessary to obtain *in situ* data earlier in the bloom period to confirm how the LPF respond to the spring diatom bloom. Moreover, other biotic factors could explain the near absence of LPF in high primary production areas, such as predation and competition.

The foraminiferal species distribution in the Indian sector of the Southern Ocean follows the biogeographic zones described by Hosie et al., (2014). North of the Subtropical Front, *Orbulina universa* is the most abundant species in very poor foraminiferal assemblages. In the northern part of the PFZ, *Globigerina bulloides* is the dominant species that clearly responds to nutrient input from the island and in frontal upwelling areas. The species *Globigerinita uvula* relies on to the same environmental forcings, however its proliferation is obvious south of the PFZ and in the AAZ. *G. Uvula* was always dominant where high production of Foraminifera occurred, and its high abundances might occur with late austral summer production and coastal production in relatively cold water of the Open Ocean Zone. The overall constancy of *Neogloboquadrina pachyderma* sinistral as second dominant species in the austral polar/subpolar region characterises the foraminiferal production in the late austral summer.

Planktonic Foraminifera are very abundant in CPR samples, and are of large interest because they accurately describe properly pelagic regions. Moreover, as producer of calcium carbonate shells susceptible to dissolution in acidic conditions, planktonic Foraminifera may be strongly affected by a changing climate and ocean acidification. Evidence from top core records from the Southern Ocean indicates that planktonic Foraminifera shell weights are already being affected by acidification (Moy et al., 2009). In addition, data from the CPR survey of the North Atlantic suggest that certain calcareous taxa including Foraminifera are increasing in abundance, a trend associated with climate shifts in Northern Hemisphere temperatures (Edwards et al., 2009). By means of extended CPR surveys in high latitudes, planktonic Foraminifera could be useful indicators of ocean acidification and climate change impacts.

Acknowledgments

We are grateful to the captain and crew of R/V *Marion Dufresne*, chartered by IPEV - French Polar Institute Paul Emile Victor, as well as all participants to the MD193-LOGIPEV cruise. This work was funded by CNRS, INSU (OISO Program and LEFE-CYBER "SOforCO2" project), IPSL ("OISO" program), and the French *Ministère des Outre-mer* ("RECEPT" program) for the CPR acquisition. This research profits also from the support of GACS, the SCAR SO-CPR Survey and the European Project CARBOCHANGE (grant number 264879). We thank the Regional government TAAF for support through the AAMP "Ecoregionalisation" project. Salomé Fabri-Ruiz fellowship was funded by *Réserve Naturelle National des Terres Australes Françaises*, with appreciate agreement of Cédric Marteau. Many thanks to John Kitchener and Lance Gregory for their help in the implementation of the CPR.

Bibliography

Batten, S., Clark, R., Flinkman, J., Hays, G., John, E., John, A.W., Jonas, T., Lindley, J., Stevens, D., Walne, A., 2003. CPR sampling : the technical background, materials and methods, consistency and comparability. Progress in Oceanography 58, 193–215.

Bé, A.W.H., Hutson, W.H., 1977. Ecology of planktonic foraminifera and biogeographic patterns of life and fossil assemblages in the Indian Ocean. Micropaleontology, 23, 369-414.

Bé, A.W.H., Tolderlund, D.S., 1971. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans, in Funnel, B.M. and Riedel, W.R. (eds.), The Micropaleontology of Oceans, 105-149.

Blain, S., Tréguer, P., Belviso, S., Bucciarelli, E., Denis, M., Desabre, S., Fiala, M., Martin-Jézéquel, V., Le Fèvre, J., Mayzaud, P., Marty, J.-C., Razouls, S., 2001. A biogeochemical study of the island mass effect in the context of the iron hypothesis : Kerguelen Islands, Southern Ocean. Deep Sea Research I, 48, 163–187.

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., Souhaut, M., Thuiller, D., Timmermans, K., Trull, T., Uitz, J., van Beek, P., Veldhuis, M., Vincent, D., Viollier, E., Vong, L., Wagener, T., 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. Nature 446, 1070–1074.

Blain, S., Sarthou, G., Laan, P., 2008. Distribution of dissolved iron during the natural iron-fertilization experiment KEOPS (Kerguelen Plateau, Southern Ocean). Deep Sea Research Part II, 55, 594–605.

Borrione, I., and Schlitzer, R., 2013. Distribution and recurrence of phytoplankton blooms around South Georgia, Southern Ocean. Biogeosciences, 10, 217-231. doi : 10.5194/bg-10-217-2013.

Buitenhuis, E. T., Vogt, M., Moriarty, R., Bednarsek, N., Doney, S. C., Leblanc, K., Le Quéré, C., Luo, Y.-W., O'Brien, C., O'Brien, T., Peloquin, J., Schiebel, R., Swan, C., 2013. MAREDAT : towards a world atlas of MARine Ecosystem DATa, Earth Syst. Sci. Data, 5, 227–239, doi:10.5194/essd-5-227-2013.

Chaigneau, A., Morrow, R., 2002. Surface temperature and salinity variations between Tasmania and Antarctica, 1993–1999. J. Geophysical Research, 107, C12, 8020.

Chever, F., Sarthou, G., Bucciarelli, E., Blain, S., & Bowie, A., 2010. An iron budget during the natural iron fertilisation experiment KEOPS (Kerguelen Islands, Southern Ocean). Biogeosciences, 7, 455-468.

Constable, A. J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S. P., Arrigo, K. R., Barbraud, C., Barnes, D. K., Ziegler, P. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. Global change biology, 20(10), 3004-3025.

De Baar, H. J. W., de Jong, J. T. M., Bakker, D. C. E., Löscher, B. M., Veth, C., Bathmann, U., Smetacek, V., 1995. Importance of iron for phyto- plankton spring blooms and CO_2 drawdown in the Southern Ocean, Nature, 373, 412–415.

De Broyer C., Koubbi P., 2014. The biogeography of the Southern Ocean. In : De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H.J., Raymond, B., Udekem d'Acoz, C. d', et al. (eds.). Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, pp. 2-9.

Gille, S. T., Carranza, M. M., Cambra, R., Morrow, R., 2014. Wind-induced upwelling in the Kerguelen Plateau Region, Biogeosciences Discuss., 11, 8373-8397.

Grenier, M., Della Penna, A., Trull, T. W., 2014. Autonomous profiling float observations of the high biomass plume downstream of the Kerguelen plateau in the Southern Ocean, Biogeosciences Discuss., 11, 17413-17462.

Hemleben, H.,1989. Modern planktonic foraminifera. Springer-Verlag, 363pp.

Hosie, G., Fukuchi, M., Kawaguchi, S., 2003. Development of the Southern Ocean Continuous Plankton Recorder survey. Progress in Oceanography 58, 263–283.

Hosie, G., Mormède, S., Kitchener, J., Takahashi, K., Raymond, B., 2014. Near-surface zooplankton communities. In : De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H.J., Raymond, B., Udekem d'Acoz, C. d', et al. (eds.). Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, 10 pp.

Huetmann, F., Schimd, M., 2014. Climate change and predictions on pelagic biodiversity components. In : De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H.J., Raymond, B., Udekem d'Acoz, C. d', et al. (eds.). Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, pp. 390-396.

Hunt, B.P.V., Hosie, G.W., 2003. The Continuous Plankton Recorder in the Southern Ocean : a comparative analysis of zooplankton communities sampled by the CPR and vertical net hauls along 140°E. Journal of Plankton Research 25 (12), 1-19.

Hunt, B.P.V., Hosie, G.W., 2006a. Continuous Plankton Recorder flow rates revisited : clogging, ship speed, and flowmeter design. Journal of Plankton Research, 28, 847-855

Hunt, B.P.V., Hosie, G.W., 2006b. The seasonal succession of zooplankton in the Southern Ocean south of Australia, part II : The Sub-Antarctic to Polar Frontal Zones. Deep Sea Research I, 53, 1203–1223.

ICES, 2005. Report of the Working Group on Marine Habitat Mapping (WGMHM), Bremerhaven, Germany, 5–8 April, ICES CM 2005/E:05, 85 pp.

Katz, M.E., Cramer, B.S., Franzese, A., Hönisch, B., Miller, K.G., Rosenthal, Y., Wright, J.D., 2010. Traditional and emerging geochemical proxies in foraminifera. The Journal of Foraminiferal Research 40, 165–192.

King, A. L., Howard, W. R., 2003. Planktonic foraminiferal flux seasonality in Subantarctic sediment traps: A test for paleoclimatic reconstructions. Paleoceanography, 18(1), 1019, doi:10.1029/2002PA000839.

Koubbi, P., De Broyer, C., Griffiths, H.J., Raymond, B., Udekem d'Acoz, C. D', Van De Putte, A., Danis, B., David, B., Grant, S., Gutt, J., Held, C., Hosie, G., Huettmann, F., Post, A., Ropert-Coudert, Y., Stoddart, M., Swadling, K.M., Wadley, V., 2014. Conclusions : Present and Future of Southern Ocean Biogeography. In : De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H.J., Raymond, B., Udekem d'Acoz, C. d', et al. (eds.). Biogeographic Atlas of the Southern Ocean, Scientific Committee on Antarctic Research, pp.469-475.

Koubbi, P., Moteki, M., Duhamel, G., Goarant, A., Hulley, P.A., O'Driscoll, R., Ishimaru, T., Pruvost, P., Tavernier, E., Hosie, G., 2011. Ecoregionalisation of myctophid fish in the Indian sector of the Southern Ocean: results from generalized dissimilarity models. Deep-sea Research II, 58 : 170-180.

Kučera, M., 2007. Planktonic Foraminifera as Tracers of Past Oceanic Environments. In : Hillaire-Marcel, C. and de Vernal, A. (eds), Proxies in Late Cenozoic Paleocenaography, Developments in Marine Geology vol. I, Elsevier, Amsterdam, pp. 213–62.

Lomolino M.V., Riddle B.R., Brown J.H., 2005. Biogeography-Third Edition. Sinauer Associates, 560 pp.

Longhurst A., 2007. Ecological geography of the Sea, Vol.2. Academic Press, London, 398 pp.

Martin, J. H., Fitzwater, S. E., Gordon, R. M., 1990. Iron deficiency limits phytoplankton grow thin Antarctic waters, Global Biogeochemical Cycles,4, 5-12.

Mongin, M., Molina, E., Trull, T.W., 2008. Seasonality and scale of the Kerguelen plateau phytoplankton bloom: A remote sensing and modelling analysis of the influence of natural iron fertilization in the Southern Ocean. Deep Sea Research II, 55, 880–892.

Moore, J.K., Abbott, M.R., 2002. Surface chlorophyll concentrations in relation to the Antarctic Polar Front : Seasonal and Spatial Patterns from Satellite Observations, J. Mar. Sys., 37, 69-86.

Moy, A. D., Howard, W.R., Bray, S.G., Trull, T.W., 2009. Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. Nature Geoscience, 2, 276-280. doi:10.1038/NGEO460.

Murray, J.W.,1991. Ecology and palaeoecology of benthic foraminifera, Vol. Longman Scientific and Technical, New York.

Orsi, A.H., Whitworth, T., Nowlin, W.D., 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep Sea Research I 42, 641-673.

Ovidio d', F., Della Penna, A., Trull, T. W., Nencioli, F., Pujol, I., Rio, M. H., Park, Y.-H., Cotté, C., Zhou, M., Blain, S., 2015. The biogeochemical structuring role of horizontal stirring: Lagrangian perspectives on iron delivery downstream of the Kerguelen plateau, Biogeosciences Discuss., 12, 779-814.

Pados, T., Spielhagen, R.F., 2014. Species distribution and depth habitat of recent planktic foraminifera in Fram Strait, Arctic Ocean. Polar Research, 33, 22 483.

Park, Y.H., Pollard, R.T., Read, J.F., Leboucher, V., 2002. À quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise. Deep-Sea Research II 49, 1823–1842.

Park, J., Oh, I.-S., Kim, H.-C., Yoo, S., 2010. Variability of SeaWiFS chlorophyll-a in the southwest Atlantic sector of the Southern Ocean: Strong topographic effects and weak seasonality, Deep Sea Research I, 57, 604–620, doi:10.1016/j.dsr.2010.01.004.

Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d'Ovidio, F., Cotté, C., Lee, J.-H., 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands : An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters, J. Geophys. Res. Oceans, 119, 6575–6592, doi:10.1002/2014JC010061.

Phillips, H.E., Rintoul, S.R., 2000. Eddy variability and energetics from direct current measurements in the Antarctic Circumpolar Current south of Australia. J. Phys. Oceanogr., 30, 3050–3076.

Planquette, H., Statham, P.J., Fones, G.R., Charette, M. A., Moore, C.M., Salter, I., Nédélec, F.H., Taylor, S.L., French, M., Baker, A.R., Mahowald, N., Jickells, T.D., 2007. Dissolved iron in the vicinity of the Crozet Islands, Southern Ocean. Deep Sea Research II, 54, 1999–2019.

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., Nedelec, F.H., Nielsdottir, 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., Zubkov, M.V., 2009. Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. Nature, 457 (7229), 577-U81.

Quéguiner, B., 2013. Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. Deep-Sea Research II, 90, 43–54.

Racapé, V., Lo Monaco, C., Metzl, N., & Pierre, C., 2010. Summer and winter distribution of δ13CDIC in surface waters of the South Indian Ocean [20° S–60° S]. Tellus B, 62(5), 660-673.

Reid, P.C., Colebrook, J.M., Matthews, J.B.L., Aiken, J., 2003. The Continuous Plankton Recorder : concepts and history, from Plankton Indicator to undulating recorders. Progress in Oceanography 58, 117–173.

Retailleau, S., Howa, H., Schiebel, R., Lombard, F., Eynaud, F., Schmidt, S., Jorissen, F., Labeyrie, L., 2009. Planktic foraminiferal production along an offshore-onshore transect in the southeastern Bay of Biscay, Cont. Shelf Res., 29, 1123–1135, doi:10.1016/j.csr.2008.12.021, 2009.

Reygondeau G., Huettmann F., 2014. Past, present and future state of pelagic habitats in the Antarctic Ocean. In : De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H.J., Raymond, B., Udekem d'Acoz, C. d', et al. (eds.). Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge, pp. 397-403.

Rio, M. H., Guinehut, S., Larnicol, G., 2011. New CNES-CLS09 global mean dynamic topography computed from the combination of GRACE data, altimetry, and in situ measurements. Journal of Geophysical Research : Oceans (1978–2012), 116(C7).

Rutherford, S., D'Hondt, S., Prell, W., 1999. Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. Nature 400, 749–753.

Schiebel R., Waniek J., Bork M. & Hemleben C. 2001. Planktic foraminiferal production stimulated by chlorophyll redistribution and entrainment of nutrients. Deep-Sea Research I, 48, 721–740.

Schiebel, R., 2002. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget : MARINE CALCITE BUDGET. Global Biogeochemical Cycles 16, 3–1–3–21.

Schiebel, R., Hemleben, C.,2005. Modern Planktic foraminifera. Paläontologische Zeitschrift 79, 135-148.

Scott F.J., Marchant H.J., 2005. Antarctic Marine Protists. Australian Antarctic Division, 563 pp.

Seeyave, S., Lucas, M.I., Moore, C.M., Poulton, A.J., 2007. Phytoplankton productivity and community structure in the vicinity of the Crozet Plateau during austral summer 2004/ 2005. Deep-Sea Research II, 54, 2020-2044, doi:10.1016/j.dsr2.2007.06.010.

Smith, W., Pesant, S., 2013. MAREDAT - Towards a world atlas of marine plankton functional types, Special Issue 7, Earth System Science Data. http://www.earth-syst-sci-data.net/special_issue7.html

Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2009a. The circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar fronts : I. Mean circumpolar paths. Journal of Geophysical Research 114, C11018, doi : 10.1029/2008JC005108

Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2009b. The circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar fronts : II. Variability and relationship to sea surface height. Journal of Geophysical Research 114:C11019, doi : 10.1029/2008JC005248

Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M. A. X., Halpern, B.S.,
Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J., 2007. Marine ecoregions of the world : a bioregionalization of coastal and shelf areas. BioScience, 57 (7), 573-583.

Takahashi, K.T., Hosie, G.W., Kitchener, J.A., McLeod, D.J., Odate, T., Fukuchi, M., 2010. Comparison of zooplankton distribution patterns between four seasons in the Indian Ocean sector of the Southern Ocean. Polar Science, 4, 317-331.

Takahashi, K.T., Hosie, G.W., McLeod, D.J., Kitchener, J.A., 2011. Surface zooplankton distribution patterns during austral summer in the Indian sector of the Southern Ocean, south of Australia. Polar Science, 5, 134-145.

Uitz, J., Claustre, H., Gentili, B., Stramski, D., 2010. Phytoplankton class specific primary production in the world's oceans: seasonal and interannual variability from satellite observations. Global Biogeochemical Cycles, 24(3).

Venables, H.J., Pollard, R.T., Popova, E.E., 2007. Physical conditions controlling the development of a regular phytoplankton bloom north of the Crozet Plateau, Southern Ocean. Deep Sea Research Part II 54, 1949–1965.

Žarić, S., Donner, B., Fischer, G., Mulitza, S., Wefer, G., 2005. Sensitivity of planktic foraminifera to sea surface temperature and export production as derived from sediment trap data. Marine Micropaleontology 55, 75–105.

3.3 Abondances globales et assemblages des foraminifères planctoniques du Sud de la Tasmanie à l'Antarctique (Sud Est de l'Océan Indien) à l'aide du CPR.

Grâce au support financier de l'aide à la mobilité « ARIANES » délivré par l'Université d'Angers pour mon projet « Dynamique des populations de zooplancton calcaire de l'Océan Austral. », j'ai eu l'opportunité d'aller travailler plus d'un mois avec les spécialistes du zooplancton de l'Australian Antarctic Division. L'AAD est l'un des acteurs principaux du projet SO-CPR et a en charge le suivi du plancton sur divers transects allant du Sud de la Tasmanie à l'Antarctique (Figure 3-1 : contexte international ; Figure 3-3 : trajets du N/O Aurora Australis, contexte de mon étude).

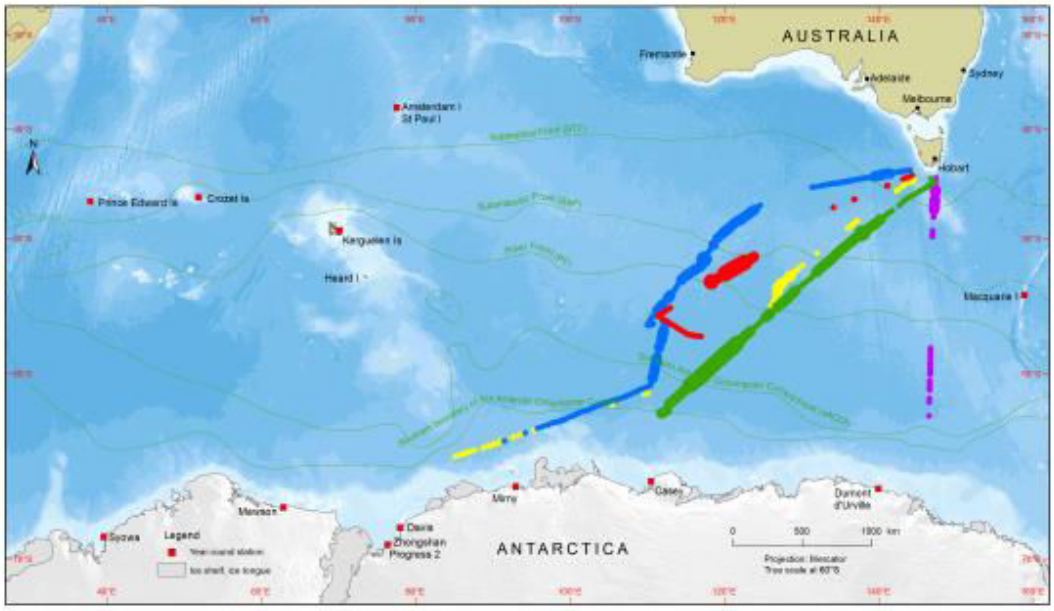


Figure 3-3 : Trajets de CPR effectués par l'Australian Antarctic Division de 2010 à 2011, à bord du N/O Aurora Australis. Chaque couleur représente 1 voyage (V). Les transects V2 (décembre 2010) =vert et V3 (février 2011) =bleu font l'objet de cette étude. La taille des cercles correspond au nombre de foraminifères planctoniques par échantillons ; petit cercle=1-10, cercle moyen=11-50, large cercle=51-500 ind.5nm. Les fines lignes vertes représentent les différents fronts hydrologiques.

Ce groupe est encore très peu étudié dans l'actuel par les biologistes marins ainsi que par l'ensemble de la communauté « CPR », car il ne représente que 1,3 à 9,9 % de la communauté zooplanctonique (King and Demond, 1953). Cependant l'intérêt de la communauté scientifique pour les FP est grandissant, car les FP font partie du zooplancton calcaire (avec les ptéropodes et coccolithophoridae) et l'état de calcification de leur coquille pourrait être un indicateur de l'acidification des océans. Cependant leur sensibilité à de faibles pH n'a été quantifiée et prouvée que dans très peu d'études (Moy *et al*., 2009). Si une telle sensibilité s'avère réelle, leur bonne conservation dans les sédiments pourrait leur conférer un statut de proxies de paléo pH et permettre des reconstitutions de l'acidité des eaux océaniques au cours de l'Anthropocène.

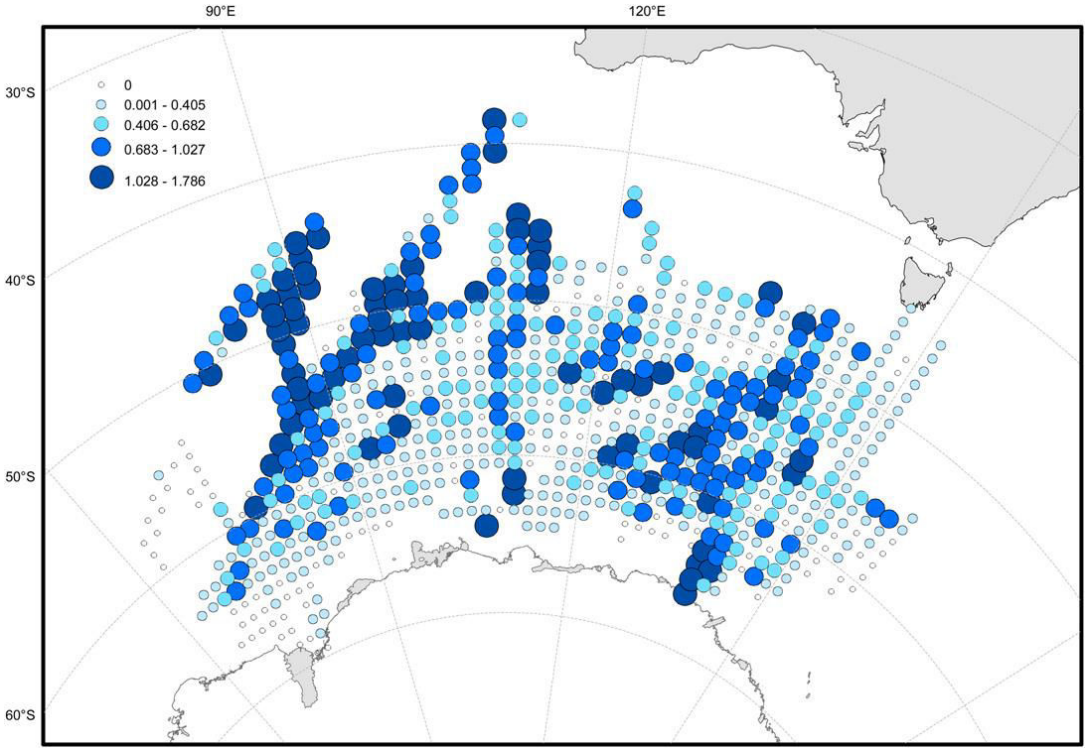


Figure 3-4 : Abondance totale des foraminifères planctoniques de l'Océan Austral, collectés dans le cadre du « SO-CPR survey » de 1991 à 2008. La transformation log10 (xfl 1) des données est calculée dans une grille aux cases de 1° de latitude sur 2° de longitude. Les abondances sont relatives à la taille et à la couleur des cercles de couleur (McLeod et al., 2010).

L'objectif de la collaboration avec l'AAD était, d'une part de leur apporter une expertise taxonomique en FP afin d'obtenir la caractérisation des assemblages des FP présents dans leur zone d'étude et, d'autre part, d'élargir géographiquement notre base de données pour améliorer les connaissances sur l'écologie des FP des hautes latitudes.
La combinaison des données Sud-Est (collaboration MNHN) et Sud-Ouest (collaboration AAD) de l'Océan Indien nous donne l'opportunité de calculer les flux de carbone que les FP induisent à grande échelle dans l'Océan Austral Sud Indien et ainsi de quantifier avec plus de précision la pompe biologique de Carbone activée par la dynamique des populations de FP et plus généralement du zooplancton carbonaté, en hautes latitudes sud. Ces calculs seront développés dans la conclusion générale de la thèse.

3.3.1 Matériel

Les échantillons analysés dans le cadre de cette collaboration avec l'AAD ont été prélevés avec un CPR type 2 Mark IV, au cours des voyages V2 (décembre 2010) et V3 (février 2011) du N/O Aurora Australis (Figure 3-3). Ces trajets, au départ de la Tasmanie et à destination des bases Australiennes de l'Antarctique (Mawson et Davis), couvrent ainsi une zone géographique allant de [-44°S ; -62,5°S] à [110°E ; 141°E]. Le voyage V2 est centré sur la période estivale australe, alors que V3 cible la fin d'été.

Tableau 3-1 : Date et lieu d'échantillonnage des segments de soies provenant des voyages V2 et V3, et nombre total de foraminifères planctoniques (FP) par segments de 5 miles nautiques.

Année	Mois	Soie	Segment	Latitude (°S)	Longitude (°E)	Nb. FP
2010	12	2	26	49,37	138,27	29
2010	12	2	28	49,46	138,06	27
2010	12	2	30	49,56	137,86	42
2010	12	2	32	49,66	137,65	12
2010	12	2	34	49,77	137,45	24
2010	12	3	48	55,35	126,97	23
2010	12	3	58	55,90	125,86	37
2010	12	3	80	57,13	123,40	18
2010	12	4	21	58,66	120,16	138
2010	12	4	28	59,05	119,31	131
2010	12	4	35	59,45	118,48	74
2010	12	4	44	59,96	117,39	41
2010	12	4	58	60,72	115,62	46
2010	12	4	71	61,45	113,96	46
2010	12	4	85	62,32	112,47	9
2011	2	1	30	44,33	140,84	9
2011	2	3	21	48,12	122,71	28
2011	2	3	51	49,61	119,72	12
2011	2	3	82	51,70	117,40	32
2011	2	4	10	52,38	116,63	36
2011	2	4	17	52,68	115,81	27
2011	2	4	25	53,06	114,90	14
2011	2	4	58	55,21	112,00	9
2011	2	5.1	12	57,26	112,07	42
2011	2	5.2	21	59,88	110,93	9

Le traitement des échantillons s'est effectué comme décrit au chapitre 3.2 (Meilland *et al.*, sous presse). Les foraminifères planctoniques ont été prélevés un par un et collés en cellule de comptage afin de pouvoir les ramener en France dans de bonnes conditions pour effectuer des analyses de tailles (microscope automatisé – AnalySIS).
L'AAD ayant mis à notre disposition son service d'imagerie MEB (Microscope Électronique à Balayage), nous avons aussi réalisé un plot afin d'illustrer un guide taxonomique dédié aux foraminifères présents dans les soies de l'AAD.

Grâce aux images satellites disponibles sur le site Giovanni - Aqua-MODIS (Moderate Resolution Satellite Spectroradiometer) de la NASA (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov//), une carte de la distribution des teneurs en Chl-*a* a été générée aux lieux et périodes d'échantillonnage V2 et V3, avec une résolution de 9km (Figure 3-5). Il s'agit de compilation mensuelle (30 jours) des données extraites pour décembre 2010 (Figure 3-5 a.) et février 2011 (Figure 3-5 b.).

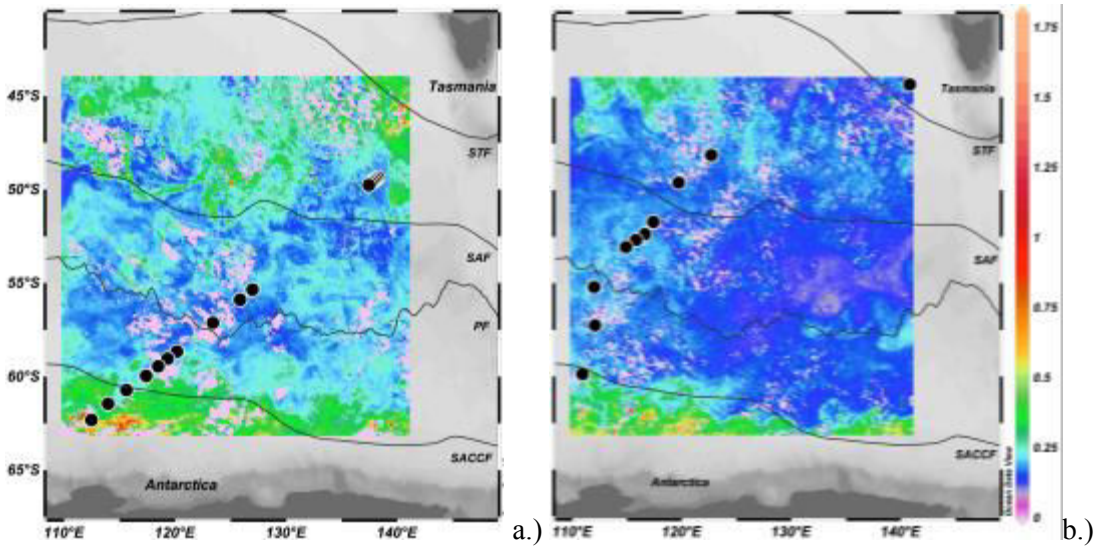


Figure 3-5 : Carte des concentrations en Chl-*a* (mg.m^{-3}) entre la Tasmanie et l'Antarctique. Données extraites sur le site Giovanni – Aqua-MODIS. a) décembre 2010, b) février 2011. La position des échantillons analysés est indiquée par des disques noirs. Les fronts sont représentés par des lignes noires et positionnées à partir des données d'Orsi et al. (1995).

La zone géographique prospectée recoupe plusieurs fronts hydrologiques. Ainsi, le trajet du CPR pour les deux voyages croise le STF (Sub-Tropical Front) à environ 45°S, le SAF (Sub-Antractic Front) à environ 50°S, le PF (Polar Front) à environ 55°S et le SACCF (Southern Antarctic Circumpolar Current Front) à environ 58°S.

3.3.2 Résultats

3.3.2.1 Abondance totale des foraminifères planctoniques au Sud Est de l'Océan Indien

L'abondance totale des foraminifères planctoniques varie de 6 à 92 ind.m^{-3} pour le voyage V2 effectué en décembre 2010 et de 6 à 28 ind.m^{-3} pendant le voyage V3 réalisé en février 2011 (Figure 3-6). Les fortes abondances de début d'été austral (décembre) sont trois fois plus importantes que celles observées en fin d'été (février). Les données de Chl-*a* (Figure 3-5) montrent aussi les plus fortes concentrations (jusqu'à 1,80 mg.m^{-3}) en décembre, indiquant une production primaire légèrement plus intense, mais surtout plus étendue qu'en février, et la présence d'une zone productive est à noter entre 50 et 60°S (Figure 3-5 a.)). Les concentrations moyennes en décembre 2010 et en février 2011 sont respectivement de 0,22 mg.m^{-3} et 0,175 mg.m^{-3}. De plus, on observe une hausse de la densité des FP aux passages des fronts (Figures 3-5 et 3-6). La très forte densité enregistrée en décembre 2010 peut s'expliquer par la présence du SACCF situé à environ 58°S.

La comparaison entre la répartition des abondances totales de foraminifères (Figure 3-5) et les cartes de teneur en Chl-*a* (Figure 3-6) montre que les zones de productivité de FP les plus fortes ne sont pas toujours directement corrélées aux plus fortes concentrations en Chl-*a*. En décembre 2010, l'échantillon situé à 58,662°S présente la plus forte abondance de

foraminifères planctoniques (92 ind.m^{-3}) dans une zone de faible concentration en Chl.*a* de 0,18 mg.m^{-3}. En revanche, l'abondance minimale (6 ind.m^{-3}), mesurée à 62,32°S, correspond à une relativement forte concentration en Chl-*a* de 0,45 mg.m^{-3}. Cela fait résonnance à l'un des résultats majeurs présentés au chapitre 3.2 (Meilland *et al.*, sous presse),concernant la zone de l'archipel des Kerguelen où l'on observe un « déphasage » entre la Chl-*a* et la densité des individus, hypothétiquement lié à la qualité du phytoplancton (espèces de diatomées par exemple).

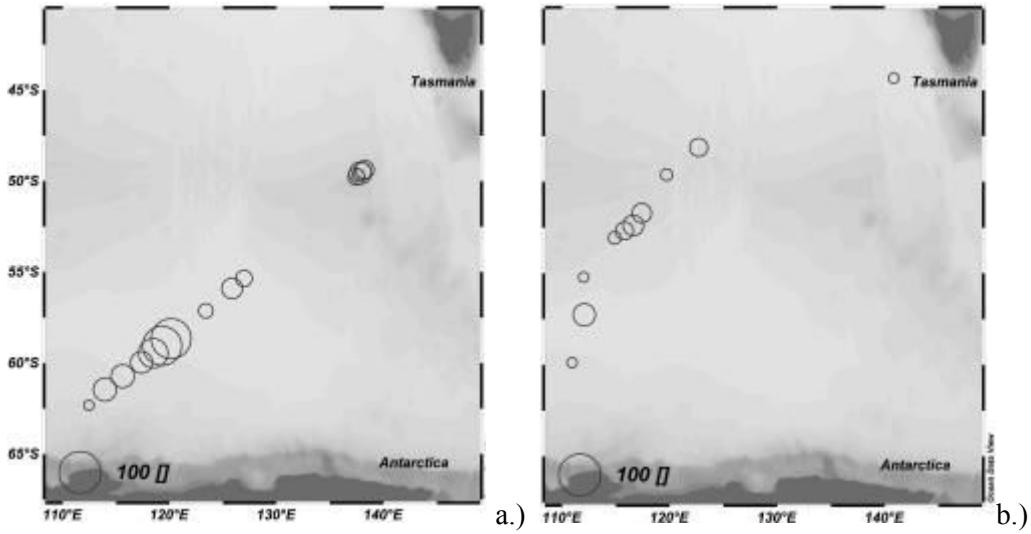


Figure 3-6 : Position des échantillons de CPR analysés a.) Décembre 2010 b.) Février 2011. La taille des cercles symbolise l'abondance totale des foraminifères planctoniques. En bas à gauche figure le cercle de légende.

Les densités de foraminifères planctoniques les plus fortes ont été observées en décembre, allant jusqu'à 92 ind.m^{-3} à 58,62°S (aux abords du SACCF). En février, elles atteignent 28 ind.m^{-3} à 57,26°S. En période de production primaire active (décembre), les abondances de foraminifères semblent plus fortes. Nos résultats ne nous permettent cependant pas d'observer une corrélation simple entre concentration en Chl-a et abondance totale des foraminifères planctoniques.

3.3.2.2 Abondances spécifiques des foraminifères planctoniques au Sud Est de l'Océan Indien

Dans sa base de données du zooplancton de l'Océan Austral, le SO-CPR témoigne de fortes abondances de foraminifères planctoniques (Figure 3-4 ; McLeod *et al.*, 2010). Au Sud du front Subantarctique (SAF), une seule espèce de foraminifères planctoniques est généralement décrite dans le SO-CPR : *Neogloboquadrina pachyderma* (Scott and Marchant, 2005). Au Nord du SAF, une plus large diversité spécifique est attendue (Darling et Wade, 2008), avec une forte dominance de l'espèce *Globigerina bulloides* décrite au Sud de l'Australie (Moy et al., 2009).

Lors de notre étude des échantillons CPR de Déc. 2010 et Févr. 2011, 7 espèces majeures de foraminifères planctoniques ont été rencontrées : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Turborotalia quinqueloba*, *Globigerina bulloides*, *Orcadia riedeli*, *Globoconella inflata et Globigerinita uvula* (Annexe 3).

En décembre, dans les échantillons du voyage V2, l'espèce *G. bulloides* domine l'assemblage à plus de 70 % de 49,3°S à 49,8°S, soit dans la zone subantarctique (entre le STF et le SAF) (Figure 3-7).
De 55°S à 58°S (entre le PF et le SACCF), la composition de l'assemblage est équilibré entre 4 espèces : *N. pachyderma*, *N. incompta*, *T. quinqueloba*, *G. bulloides*.
De 58,6°S à 61,45°S, l'espèce dominante est *T. quinqueloba*, à plus de 60 %, avec un pic de dominance de plus 80 % à 59,45°S, avec une abondance de 50 ind.m^{-3}. Cette espèce domine aussi l'échantillon présentant la plus forte abondance de foraminifères planctoniques (92 ind.m^{-3}), avec une représentativité de plus de 79 % (Figure 3-7).

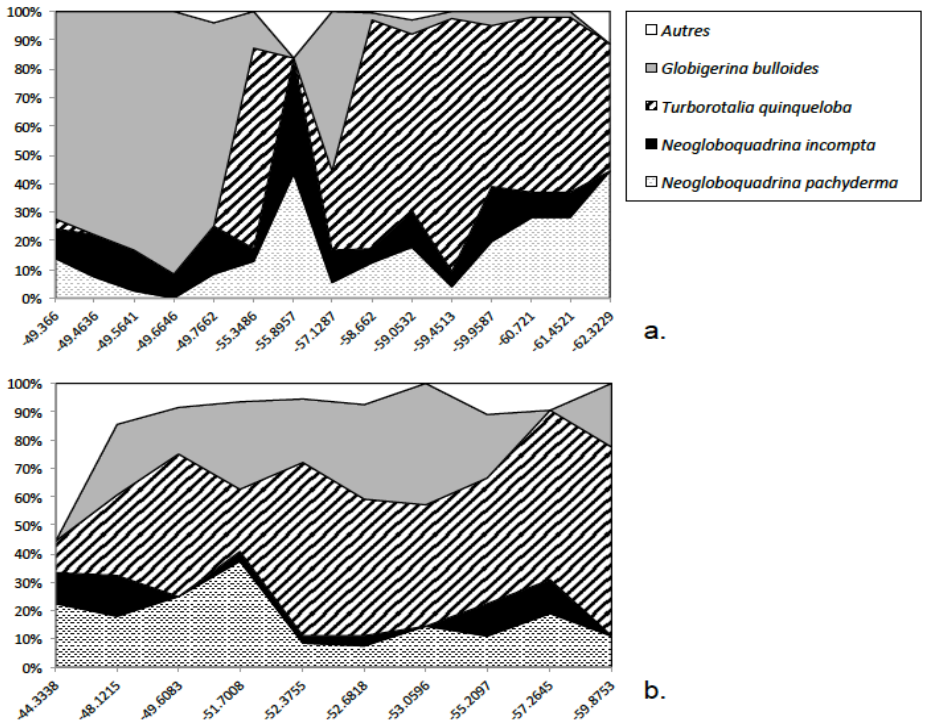


Figure 3-7 : Abondances relatives des espèces de foraminifères planctoniques a.) Décembre 2010 ; b.) Février 2011.

En février, pour les échantillons prélevés lors du voyage V3, la composition de l'assemblage est équilibrée entre 4 espèces : *N. pachyderma*, *N. incompta*, *T. quinqueloba* et *G. bulloides* de 44,3°S à 51,7°S.
De 52,7°S à 55,2°S, il existe une co-dominance des espèces *T. quinqueloba* et *G. bulloides* avec environ 40 % de représentativité pour chacune d'entre elles.
Plus au Sud, jusqu'à 59,87°S, l'espèce dominante est *T. quinqueloba*.

En décembre, Globigerina bulloides domine à plus de 70 % l'assemblage de la Zone Sub-Antarctique (SAZ). En revanche, en février, cette région est co-dominée par les espèces Neogloboquadrina pachyderma, Neogloboquadrina incompta, Turborotalia quinqueloba et

Globigerina bulloides. Pour les deux voyages, l'espèce la plus abondante le plus au Sud est Turborotalia quinqueloba. On observe, pour une même latitude, un changement d'assemblage entre décembre et février, ce qui laisse penser à une variabilité saisonnière des espèces de foraminifères planctoniques.

3.3.3 Discussion

D'après la base de données du SO-CPR (survey de 1998 à l'actuel), les foraminifères planctoniques dominent les assemblages de zooplancton au mois de février dans la zone subantarctique (entre le STF et le SAF), avec une abondance moyenne de 20 ind.m^{-3} (Hosie et al., 2014). Au Sud de la Tasmanie, un suivi conduit en été 2007 et 2008, témoigne d'abondances de foraminifères allant de 1,27 à 13,3 ind.m^{-3} (Takahashi et al., 2011). Une autre étude conduite très au Sud de la Tasmanie (62°S à 65°S) pendant l'été austral 2001-2002 témoigne de très fortes abondances de foraminifères planctoniques, atteignant jusqu'à 250 ind.m^{-3} (Hunt and Hosie, 2006b). Ces abondances qui semblent très exceptionnelles pourraient s'expliquer, d'après les auteurs, par les très fortes concentrations en Chl-*a* (atteignant 40 mg.m^{-3}) enregistrées au même instant dans un bloom situé aux abords du couvert de glace Antarctique.
Une étude conduite au Sud de la Tasmanie avec des pièges à sédiments (King and Howard, 2003) a permis un suivi de l'évolution saisonnière des flux de foraminifères planctoniques de 1997 à 1999. King et Howard (2003) ont alors pu décrire de fortes variations annuelles dans les flux de foraminifères, avec un pic de productivité enregistré en janvier. Ce fort flux enregistré en profondeur peut être l'image du signal (fortes abondances) de surface que nous avons observé en début d'été austral (décrit au chapitre 3.3.2).

Les abondances totales de foraminifères planctoniques que nous avons quantifiées à deux moments de l'été austral 2010-2011 sont cohérentes en termes de quantité (en moyenne 31 ind.m^{-3} en décembre et 15 ind.m^{-3} en février) avec les informations issues de la base de données SO-CPR. En termes de période de plus forte production, les résultats des différentes études, y compris la nôtre, indiquent une variabilité du pic de productivité de FP allant de décembre à février.

Les pièges à sédiments étudiés par King et Howard (2003) ont permis de révéler la présence de 15 espèces de foraminifères planctoniques, parmi lesquelles toutes les espèces que nous avons observées en été 2010-2011 ont été reconnues, à l'exception de *Globigerinita uvula* et *d'Orcadia riedeli* ; ce qui s'explique par la position géographique et dans la colonne d'eau (profondeur) de leurs pièges à sédiments. En effet, leurs 7 pièges sont positionnés entre 46,76°S et 53,75°S, soit au Nord de notre zone d'étude, ce qui ne permet alors pas d'observer *G. uvula* qui semble apparaître plus au Sud. Avec une profondeur de déploiement allant de 830 à 3 850 m, il est fortement envisageable qu'*O. riedeli*, au test extrêmement fragile n'ait pu résister au transport, ou encore à l'accumulation des particules dans les pièges.
Leurs observations, basées sur un suivit mensuel de septembre 1997 à février 1999 montrent une succession saisonnière des espèces de foraminifères planctoniques qui pourrait être liée directement à des variations dans la hauteur de la couche de mélange. Conformément à ce qui est décrit dans nos résultats, ils notent une forte diminution de l'espèce *G. bulloides* entre décembre et février à 51°S, et une augmentation de densité de *T. quinqueloba* vers les hautes latitudes (grâce à leurs pièges positionnés le long d'un transect Nord-Sud).

3.3.4 Les divers apports de la collaboration avec l'Australian Antarctique Division.

Pour la première fois, une étude taxonomique a été conduite sur les foraminifères planctoniques des échantillons de CPR prélevés à bord du N/O Aurora Australis, entre la Tasmanie et l'Antarctique. Elle a mis en évidence la présence de 7 taxons et l'observation de densités maximales de foraminifères planctoniques pouvant aller jusqu'à 92 ind.m^{-3} aux abords du SACCF. Conformément à ce qui est observé dans le secteur Ouest de l'Océan Austral Indien (Meilland et al., sous presse), on note un lien éventuel entre densité de population et front ainsi qu'un léger déphasage entre densité et concentration chlorophyllienne.

Grâce à l'analyse d'échantillons provenant de voyages différents (décembre, février), nous avons pu mettre en évidence une éventuelle saisonnalité (plus d'individus en décembre qu'en février). En observant avec attention les assemblages qui composent la population de foraminifères planctoniques en février et en décembre, on observe qu'en février, *Globigerina bulloides* ne domine jamais complètement l'assemblage, ce qui correspond aux observations faites dans les pièges à sédiment en 1997/1999 par King et Howard (2003). Cela laisse à penser que sa très forte domination au mois de décembre serait liée à la production primaire ce qui confirme les connaissances écologiques sur cette espèce dite « opportuniste », abondamment décrite en zone de production primaire particulièrement active comme les zones d'upwelling (Bé et Hutson, 1977 ; Hemleben et al., 1989).

La présence des espèces *Orcadia riedeli* et *Globigerinita uvula* met en évidence la capacité du CPR à prélever de petits individus aux tests extrêmement délicats.

Lors de mon séjour en Tasmanie, nous avons analysé les pH des solutions dans lesquelles sont conservés de nombreux échantillons de CPR stockés à l'AAD depuis de nombreuses années. Nous avons enregistré des valeurs de pH inférieures à 8 pour certaines séries anciennes. Cela peut s'expliquer par la présence en forte concentration de phytoplancton qui, en se dégradant avec le temps, acidifie le milieu. Ainsi, nous avons établi un protocole plus élaboré pour la conservation des organismes à tests carbonatés en choisissant d'adapter le tamponnage des échantillons à la concentration d'individus qu'ils contiennent.
Afin d'améliorer les déterminations taxonomiques des échantillons des futures campagnes CPR de l'AAD, nous rédigeons, avec John Kitchener (Biologiste du zooplancton à l'AAD), un catalogue des espèces trouvées dans les soies, avec leur description morphologique et écologique, et illustré d'images MEB.

3.4 Le CPR, un outil de collecte pertinent pour les foraminifères planctoniques

3.4.1 État de l'art

La communauté du SO-CPR publie en moyenne 2 à 4 articles par an de très haut rang scientifique (Nature, Science) sur les communautés zooplanctoniques ce qui témoigne de la qualité de son échantillonnage pour le zooplancton. Les foraminifères planctoniques (et les organismes du zooplancton calcaire) étant très minoritaires dans les communautés de zooplancton marin (MAREDAT, 2014), ils n'avaient pas attiré l'attention des biologistes

utilisateurs de CPR, et les échantillons CPR ont été tamponnés à un trop faible pH pour la bonne conservation des coquilles calcaires (fortes dissolutions). Donc la communauté scientifique du zooplancton calcaire n'avait pas retenu le CPR comme un outil adéquat d'observation des foraminifères. Cependant, dans le contexte actuel d'augmentation de la pCO_2 océanique, l'étude des organismes calcaires est devenue une priorité. Aujourd'hui, les échantillons de CPR sont extrêmement bien conservés dans des solutions tamponnées à pH=8.2, pour éviter toute dissolution des coquilles calcaires. Une récente collaboration entre le SAHFOS et le Laboratoire d'Océanologie et de Géologie (LOG) de Lille a permis la publication d'un article scientifique de haut rang sur la réponse du plancton calcaire au changement climatique dans l'Atlantique Nord (Beaugrand *et al*., 2002), grâce à des échantillons de CPR. Ils montrent que des changements biologiques majeurs ont pris place entre le milieu et la fin des années 1990 avec une diminution de l'abondance des ptéropodes et des larves de bivalves corrélée à une hausse de la fréquence d'occurrence des coccolithophores et des foraminifères.

Cette étude, conduite dans les hautes latitudes Nord, témoigne de la qualité des prélèvements de foraminifères planctoniques au CPR (coquilles intactes) et de leur conservation. Elle assure aussi de la pertinence d'étude biogéographique du plancton calcaire, tel que les foraminifères, en région polaire.

Plusieurs articles de Dippner, Owens et co-auteurs, publiés en 2013 dans le « Journal of Marine Systems », témoignent de l'efficacité du CPR pour le prélèvement du plancton. Ces études de zooplancton, incluant la communauté des foraminifères planctoniques, révèlent que cette communauté est l'une des plus abondantes dans les échantillons de CPR (Hunt and Hosie, 2006b).

3.4.2 Comparaison des assemblages : CPR vs Multinet

D'après Batten *et al*. (2003), et comme expliqué dans Meilland *et al*. (sous presse chapitre 3.2), en assumant une filtration du CPR efficace à 100 %, un segment de 5 nm filtre en moyenne 1,5 m^{-3}. Cependant, une autre étude (Hunt et Hosie, 2006) suggère un volume filtré par le CPR moins important à cause des variations de vitesse du bateau et du colmatage des soies. Ces auteurs ont mesuré une filtration effective moyenne de 0.6 m^3 par 5 nm.

Les abondances observées avec le CPR dans le secteur Ouest de l'Austral Indien (Meilland et al., sous presse ; chapitre 3.2) varient ainsi de 0 à 250 $ind.m^{-3}$ en utilisant un chiffre d'efficacité de filtration à 100 %. En utilisant la proposition de Hunt et Hosie (2006) d'une filtration effective de 0.6 m^3 par nm, les abondances observées seraient alors comprises entre 0 et 625 $ind.m^{-3}$.

Dans la même zone (sud du front subtropical), les abondances observées en stations par prélèvements de filet à plancton (chapitre 2) sont du même ordre de grandeur, soit une centaine d'individus par m^3. En 2012, elles varient de 80 (Station 12) à 260 $ind.m^{-3}$ (Station 9) et en 2013, de 63 $ind.m^{-3}$ (Station E1, Nord Est de Kerguelen) à 970 $ind.m^{-3}$ (Station 11, 56°30S, non échantillonnées par le CPR).

Les zones les plus productives détectées par filets à plancton sont aussi celles que l'on observe grâce à l'échantillonnage CPR.
Le nombre de foraminifères planctoniques par m^3 augmente puis diminue entre Crozet et Kerguelen, dans les échantillons du CPR, de manière à atteindre un maximum entre les deux îles. Nous observons le même phénomène dans les filets, prélevés en 2012 où l'abondance est de 260 $ind.m^{-3}$ pour la station 9, et en 2013 où elle atteint 437 $ind.m^{-3}$ pour la station « CRO-KER ».
En 2013, les stations E1 et A3, localisées à l'Est de Kerguelen, ne présentent pas, en surface (0-20 m) de très fortes abondances avec respectivement 63 et 81 $ind.m^{-3}$. Cette « faible » densité s'observe aussi dans les échantillons du CPR qui présentent pour la même région ± 15 $ind.m^{-3}$ (en utilisant le facteur de conversion nm/m^3 le plus faible, celui de Batten et al., 2003).

Les abondances de foraminifères planctoniques observées grâce au CPR sont du même ordre de grandeur que celles obtenues avec le multinet, pour une profondeur similaire.

L'assemblage est lui aussi correctement représenté dans les échantillons du CPR, puisque la dominance spécifique est la même entre les deux moyens de prélèvements. À savoir une forte dominance de l'espèce *Globigerina bulloides* entre les archipels de Crozet et Kerguelen qui s'estompe un peu dans le Sud et réaugmente au Nord Est de Kerguelen ; et une cooccurrence de *Neogloboquadrina pachyderma* sinistral, de *Globigerinita uvula* et de *Neogloboquadrina incompta* dextral aux abords de Kerguelen. Dans les échantillons des filets à plancton comme dans ceux du CPR, dont la maille est grande (=270 µm), on observe une très forte occurrence de *Globigerinita uvula*, foraminifère pourtant de très petite taille dans les hautes latitudes Sud.

Le CPR permet d'échantillonner correctement toutes les espèces de foraminifères planctoniques de la région indienne de l'Océan Austral, incluant les petites espèces (Globigerinita uvula) et les plus fragiles (Orcadia riedeli), avec des chiffres d'abondances relatives similaires à ceux observés par les méthodes de prélèvements classiques.

3.5 Conclusions

Cette étude a permis l'analyse à très large échelle spatiale des abondances et des assemblages de foraminifères planctoniques de la partie Australe de l'Océan Indien, de 50°E à 145°E et de 42°S à 63°S.
Nous avons mis en évidence la forte diversité spécifique des foraminifères planctoniques dans cette région en décrivant la présence de 13 espèces différentes dans le cadre du projet MD-CPR (3.2) et de 7 espèces dans les échantillons prélevés par le N/O Aurora Australis durant l'été austral 2010-2011.

Dans la Zone Subantarctique (entre le STF et le SAF) et au Nord de la Zone Frontale Polaire (entre le SAF et le PF), l'espèce dominante, à l'Ouest comme à l'Est est l'espèce *Globigerina bulloides*, avec des abondances allant jusqu'à plus de 80 $ind.m^{-3}$ entre Crozet et Kerguelen.

Dans la Zone Antarctique (Sud du FP) Ouest, de très fortes densités des espèces *G. uvula* et *N. pachyderma* furent enregistrées, allant jusqu'à 175 $ind.m^{-3}$ pour *G.uvula*. À l'Est (Tasmanie → Antarctique), l'espèce dominante, en décembre tout comme en février est *T. quinqueloba*, pouvant atteindre une abondance de 73 $ind.m^{-3}$.

Ces données témoignent de la diversité spatiale des assemblages de foraminifères planctoniques dans la partie australe de l'Océan Indien (Figure 3-8).

La région des archipels de Crozet et Kerguelen (3.2), échantillonnée de janvier à février 2013 présente de fortes abondances (jusqu'à 258 ind.m^{-3}) aux abords de Kerguelen et dans la zone Antarctique. En revanche, les observations faites au Sud de la Tasmanie (chapitre 3.3) témoignent de plus faibles abondances, particulièrement en février, où elles n'atteignent que 28 ind.m^{-3}.

Ces données témoignent de la variabilité spatiale des abondances de foraminifères planctoniques (Figure 3-8).

De la Tasmanie à l'Antarctique, l'analyse de deux transects prélevés à 2 mois d'intervalle pendant l'été austral, met en évidence une évolution des assemblages de foraminifères avec la réduction des densités de *G. bulloides* au Nord de la zone d'étude, et l'augmentation de *T. quinqueloba* avec une hausse de la latitude. Cela permet aussi de constater une baisse des densités de population entre décembre et février.

Ces données témoignent d'une variabilité saisonnière des assemblages et des abondances de foraminifères planctoniques (Figure 3-8).

Dans les deux secteurs Est (collaboration AAD) et Ouest (projet MD-CPR) de l'Austral Indien, on observe un léger antagonisme entre la production de Chl-*a* et les concentrations de foraminifères planctoniques. Cela nous laisse penser, comme suggéré dans la discussion et dans la conclusion de l'article Meilland *et al*. (sous presse) inséré dans le chapitre 3.2, qu'il ne faudrait pas considérer la quantité de production chlorophyllienne comme un facteur de contrôle direct de la distribution des populations de FP, mais plutôt utiliser les données de Chl-*a* comme un témoin de qualité de production (diversité spécifique) phytoplanctonique.

La confrontation des données issues de prélèvements effectués au CPR avec les données issues de récoltes par filet à plancton (Chapitre 2) témoigne des capacités de l'outil CPR pour les analyses biogéographiques des foraminifères planctoniques. Le CPR s'est révélé être un outil judicieux pour les études que nous avons eu la chance de conduire ; l'ensemble de ce travail offre des perspectives de recherche extrêmement intéressantes pour les suivis de population dans le contexte actuel du changement climatique.

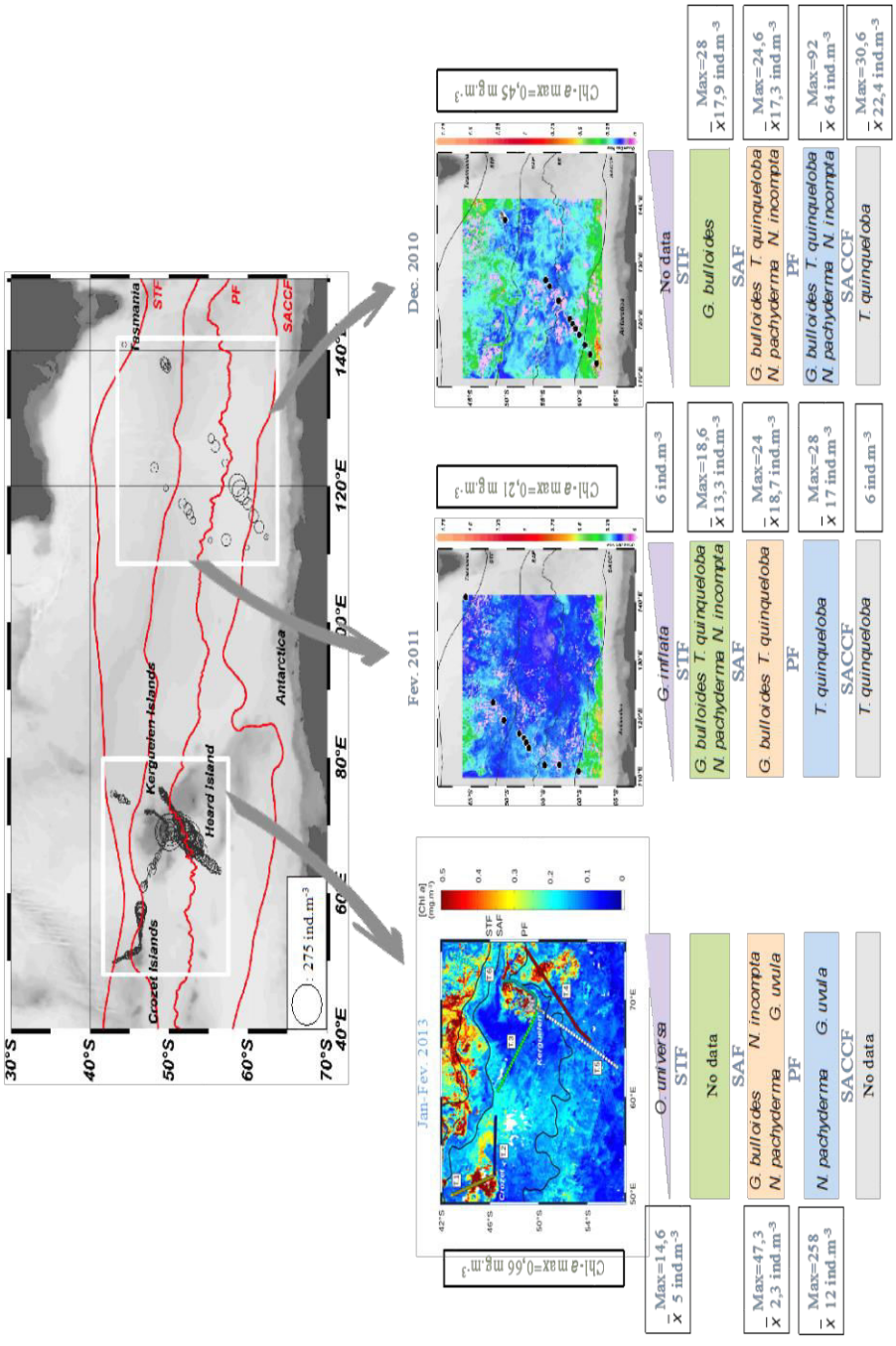


Figure 3-8 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus à l'aide du CPR. La carte principale illustre les abondances de foraminifères enregistrées sur l'ensemble de la zone d'étude ; les fronts y sont représentés par des lignes rouges. Les trois cartes secondaires permettent un agrandissement des zones d'échantillonnage. Les points représentent les échantillons prélevés au CPR et l'échelle de couleur, la chlorophylle *a*, obtenue par données satellites. Les espèces présentes ici sont les espèces dominantes.

Chapitre 4 : Production de carbone organique et inorganique par les foraminifères planctoniques des hautes latitudes de l'Océan Indien

Chapitre 4 : Production de carbone organique et inorganique par les foraminifères planctoniques des hautes latitudes de l'Océan Indien

Les foraminifères planctoniques jouent un rôle majeur dans le cycle des carbonates marins (Milliman 1974, Milliman et al., 1999). Ils représentent entre 25 et 50 % des flux totaux de carbonates marins (Schiebel, 2002) et influencent les transports de carbone organique dans l'océan profond. Leur contribution à la pompe biologique du carbone se fait au travers de leur production de matière organique (C_{org} : biomasse) et inorganique (C_{inorg} : test carbonaté) (Schiebel et Movellan, 2012 ; Buitenhuis *et al*., 2012c). Cependant, jusqu'à présent, la quantification de C_{org} et C_{inorg} produits par les foraminifères s'est appuyée seulement sur des échantillons prélevés dans les eaux subtropicales et transitionnelles de l'hémisphère Nord (ref MAREDAT, cf. Introduction générale).

Dans ce chapitre, nous avons tenté de comprendre (et de contraindre) les facteurs de contrôle de la production de C_{org} et de C_{inorg} des foraminifères planctoniques afin d'en estimer les budgets totaux qu'ils représentent dans des latitudes transitionnelles, subpolaires et polaires de l'Océan Indien. Ces hautes latitudes sud, qui présentent des conditions environnementales particulières (cf. chapitre 1), supportent une faune de foraminifères planctoniques différente de celle des basses latitudes, dont la production de carbone a été étudiée jusqu'alors. Il est donc important d'élargir les connaissances systématiques de production de carbone à ces hautes latitudes, pour préciser le rôle des FP dans la pompe biologique de carbone à l'échelle globale. Enfin, ces résultats sont cruciaux pour améliorer l'utilisation des foraminifères planctoniques en tant que proxies de la paléopompe de carbone et des conditions paléo-océanographiques des hautes latitudes.

4.1. Biomasse des foraminifères planctoniques et production de C_{org}

4.1.1 Introduction à l'étude de la biomasse

En écologie, le terme « biomasse » se réfère à la « masse totale des organismes vivants présents à un moment donné dans un biotope » ou à la « masse totale des organismes vivants mesurée dans une population ». Dans le cadre de notre étude, nous avons focalisé sur la biomasse individuelle des foraminifères planctoniques, et voici la définition que nous retiendrons :

La biomasse d'un organisme est la masse de l'unique cellule vivante dont il est constitué (ce qui exclut le poids de sa coquille calcaire)

Les foraminifères planctoniques produisent de la matière organique (biomasse) via leur consommation de zoo- et/ou de phytoplancton. Ainsi, la biomasse d'un individu reflète la qualité de sa nourriture et dépend donc de son régime alimentaire (Anderson *et al*., 1979 ; Hemleben *et al*., 1989). La mesure directe de la masse d'une cellule unique de foraminifère étant trop délicate, c'est le contenu en protéines qui peut être correctement quantifié suivant la méthode d'Altenbach *et al*. (1985), adaptée aux foraminifères planctoniques par Movellan *et al*. (2012).

Plusieurs études ont été menées sur le contenu protéique des foraminifères considéré comme équivalent de la biomasse : sur les foraminifères benthiques (Altenbach *et al*., 1985 ; Korsun *et al*., 1998 ; Murray et Alve, 2000) ; sur les foraminifères planctoniques (Michaels *et al*., 1995 ; Movellan, 2013, Açores, Golfe de Gascogne et Pacifique Nord-Ouest).

En première approximation, le contenu protéique d'une cellule de foraminifère planctonique a été considéré, dans ce travail, comme équivalent à la biomasse produite.

Le contenu protéique d'un individu peut être aussi utilisé comme un proxy du carbone organique contenu dans la cellule vivante.

Les travaux de Movellan *et al*. (2012) ont permis pour la première fois de quantifier les protéines des foraminifères à échelle individuelle grâce à la méthode BCA (Bicinchoninic Acid). Dans la thèse de Movellan (2013), les mesures de protéines ont été confrontées à des mesures directes de C_{org} pour l'espèce de foraminifère benthique *Ammonia tepida*. Les résultats suggèrent que les valeurs de protéines obtenues peuvent être extrapolées à des valeurs de carbone organique avec un rapport 1:1. Notons tout de même une sous-estimation probable des budgets de C_{org} avec cette technique qui ne permet pas la mesure du C_{org} contenu dans d'autres composants de la cellule tels que les lipides par exemple.

Il est alors important de retenir les équivalences suivantes sur lesquelles est basé le raisonnement de la suite de cette étude :

Biomasse ≈ Contenu protéique => proxy C_{org}

Dans le cadre du projet MAREDAT sur la production de biomasse du plancton marin à l'échelle globale (cf. Introduction générale), le contenu protéique de 754 individus fut analysé conjointement à leurs tailles (Movellan, 2013). Ce travail ne témoigne d'aucunes différences significatives de biomasse entre espèces, ni entre les provinces océaniques des moyennes et basses latitudes prospectées dans l'hémisphère Nord. Une droite de calibration a ainsi pu être proposée reliant la biomasse à la taille d'un individu de foraminifère planctonique. Cette relation unique permet d'estimer rapidement les budgets de production de C_{org} dus aux FP, en ne connaissant que leur taille (paramètre facile à mesurer).
Afin de compléter la base de données MAREDAT, nous avons analysé des échantillons provenant des hautes latitudes, plus particulièrement au Sud de l'Océan Indien, contrôlé par ses nombreux fronts océaniques (cf. Chapitre 1).

Nous avons conduit notre étude sur un nombre important de foraminifères (1441) collectés lors de trois campagnes océanographiques successives au Sud de l'Océan Indien à bord du navire Marion Dufresne. Les échantillonnages ont été effectués dans trois régions océaniques des moyennes et hautes latitudes sud (Zone Subtropicale, Zone Sub-Antarctique, Zone Polaire), très contrastées en termes de physico-chimie des eaux et d'intensité de la production primaire. Ce travail a permis d'approfondir et de détailler les variations spatio-temporelles de la production de biomasse des foraminifères planctoniques en rapport à leurs conditions trophiques.

4.1.2. Biomasse protéique individuelle des foraminifères planctoniques affectée par les conditions trophiques dans la partie Australe de l'Océan Indien [30° S-60°S]

Ce manuscrit a été soumis le 6 juin 2015 dans le journal « Marine Micropaleontology »

Résumé en français de l'article « Individual planktic foraminifer protein-biomass affected by trophic conditions in the Southwest Indian Ocean, 30°S-60°S », J. Meilland, H. Howa, C. Lo Monaco, R. Schiebel :

Les foraminifères planctoniques sont ubiquistes et appartiennent au méso zooplancton. Ils contribuent à la pompe biologique du carbone en générant des flux de carbone organique et inorganique. Nous avons quantifié, dans la partie Australe de l'Océan Indien (30° S-60°S, 50° E-80°E), la biomasse protéique et la masse calcique de 1 441 foraminifères planctoniques vivants (LPF) sur 19 stations, échantillonnées durant trois années consécutives (2012 – 2014). Les transects ont été échantillonnés à travers trois fronts hydrologiques, les fronts Subtropical (STF), Sub-Antarctique (SAF) et Polaire (PF), comprenant des masses d'eau de différents types de production primaire saisonnière. Les changements de production primaire sont induits par la topographie aux abords de Crozet et du plateau de Kerguelen. Les biomasses protéiques normalisées par la taille des LPF varient selon années, espèces et masses d'eau. Cela suggère que les paramètres environnementaux affectent à divers niveaux la production de carbone organique (cytoplasme) et inorganique (coquille) des foraminifères. Les foraminifères planctoniques affectent ainsi la pompe biologique du carbone à différents niveaux, en fonction des conditions écologiques et biologiques dans lesquelles ils évoluent. L'utilisation de la coquille des foraminifères planctoniques comme proxy de paléopompe biologique du carbone, entre moyenne et haute latitude, dépendrait fortement des effets produits par les changements de conditions écologiques et par la présence de différentes espèces selon la région et la saison.

Individual planktic foraminifer protein-biomass affected by trophic conditions in the Southwest Indian Ocean, 30°S-60°S

J.Meilland[1], H.Howa[1], C. Lo Monaco[2], R.Schiebel[1]

[1] UMR 6112, LPG-BIAF, Recent and Fossil Bio-Indicators, Angers University, 2 Boulevard Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France (julie.meilland@univ-angers.fr)
[2] Sorbonne Universités (UPMC, Université Paris 06)-CNRS-IRD-MNHN, LOCEAN Laboratory, 4 place Jussieu, 75005 Paris, France

Abstract

Planktic foraminifers are ubiquitous marine mesozooplankton, and contribute to the biological carbon pump by generating organic and inorganic carbon flux. We have quantified the protein-biomass and test calcite mass of 1441 living planktic foraminifers from 19 stations sampled during three consecutive years (2012 – 2014) in the Southwest Indian Ocean (30°S-60°S, 50°E-80°E). Transects were sampled across three main hydrographic fronts, the Subtropical Front (STF), Sub-Antarctic Front (SAF), and Polar Front (PF), including water bodies of different primary productivity and interannual variability. Differences in size-normalized planktic foraminifer protein-biomass between the years, species, and water bodies

indicate that environmental parameters affect the production of planktic foraminifer organic (cytoplasm) and inorganic (shell) carbon to varying degrees. Among environmental parameters, trophic conditions (i.e. chlorophyll concentration) are best related to, and assumed most important for, the ontogenetic development of species and their individual biomass. We conclude that the contribution of planktic foraminifers to the biological carbon pump depends on ecological conditions and biological prerequisites at the species level, whereas the qualitative effect of prey (e.g., diatoms species) remains to be determined. The applicability of planktic foraminifer tests as proxy of the past biological carbon pump in mid to high latitudes would hence critically depend on the effect exerted by changing ecological conditions, and the presence of different species both prey and planktic foraminifers at the regional scale.

1. Introduction

Planktic foraminifers are ubiquitous in the pelagic ocean. Being carriers of various proxies, they are abundantly used in paleoceanography and paleoclimate research (e.g., Fischer and Wefer, 1999; Katz et al., 2010; Manoj and Thamban, 2015). In addition, planktic foraminifers are part of the global marine carbon turnover (e.g., Schiebel, 2002 ; Salter et al., 2014), and may hence serve as proxy of the past biological carbon pump. The biological carbon pump transfers organic carbon from the surface to the deep-ocean, reducing the surface ocean partial pressure of carbon dioxide (pCO_2), which is compensated by oceanic uptake of atmospheric CO_2. Since surface pCO_2 has been increasing over the past decades (e.g., Metzl, 2009 ; Le Quéré et al. 2015), the planktic foraminifer carbon turnover (Schiebel, 2002) is assumed affected as well. Planktic foraminifers contribute to the biological pump, consuming and fixing organic carbon during their life (Schiebel and Movellan, 2012). Part of the organic carbon is exported to the deep ocean, creating an organic carbon flux and sequestration on long time scales. In turn, the carbonate counter pump is driven by biological precipitation of carbonate, and source of carbon dioxide to the surface ocean and atmosphere over time scales of decades to millennia (e.g., Zeebe, 2012). Quantification of the organic (cytoplasm) and inorganic (shell $CaCO_3$) carbon production of planktic foraminifers in relation to environmental parameters (e.g., temperature (T), salinity (S), partial pressure of carbon dioxide (pCO_2), and primary productivity) would hence improve the understanding of the present and past surface marine and atmospheric CO_2 turnover.

For quantification of the planktic foraminifer carbon pump, cytoplasm-bound and shell-bound carbon has been determined individually. First individual foraminifer biomass data were produced on benthic species by Altenbach (1985). Planktic foraminifer biomass was first determined for a limited number of three species and 112 specimens by Michaels et al. (1995). Individual planktic foraminifer biomass was successfully analyzed by Movellan et al. (2012) and Movellan (2013) for 16 species and a total of 754 specimens from both fresh samples onboard research vessels, and deep-frozen samples (cf. Movellan et al., 2012). À global perspective of planktic foraminifer biomass was compiled as part of the MAREDAT project (Schiebel and Movellan, 2012 ; Buitenhuis et al., 2013). The MAREDAT data compilation includes eleven Plankton Functional Types (PFTs), and indicates that more data on marine plankton are needed to characterize the marine ecosystem particularly in the Southern Hemisphere (cf. Hosie et al., 2014). In the following, we present the first data on planktic

foraminifer biomass from the Southwest Indian Ocean and Antarctic Sector to gain a more complete global view, and a better understanding of the planktic foraminifer carbon turnover.
The Southern Ocean is characterized by strong hydrographic fronts and steep gradients of environmental parameters (Moore and Abbott, 2000; Sokolov and Rintoul, 2009). Three major hydrographic fronts delimit water bodies in the Southwest Indian Ocean between 30°S and 60°S at an overall latitudinal pattern (e.g., Park et al., 2014) (Fig. 1). The Subtropical Front (STF), also called subtropical convergence, separates the warm Subtropical Surface Water from the Sub-Antarctic Surface Water to the south (Sokolov and Rintoul, 2009). The Sub-Antarctic Front (SAF) meandering around 45°S, and the Polar Front (PF) or Antarctic convergence at around 50°S, form the northern and southern limits of the Polar Frontal Zone (PFZ), respectively. The SAF and PF form large meanders around the Crozet (46°S, 51°E) and Kerguelen (49.20°S, 69.2°E) archipelagos (Sokolov and Rintoul, 2009; Park et al., 2014). The SAF defines the northern limit of the Antarctic Circumpolar Current (ACC) (Gordon et al., 1977). The ACC is driven by westerly winds, and affected by bathymetric features, such as continents and islands, and is assumed to largely control biogeochemical conditions of the Southern Ocean (Pollard et al., 2002).

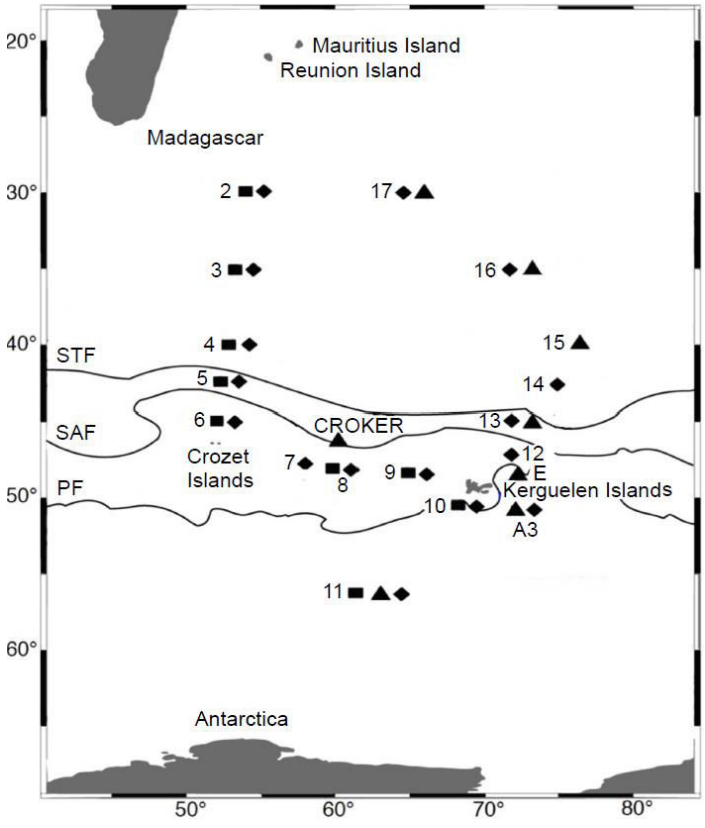


Fig. 1. Map of the studied area showing the average location of the oceanic fronts following Park et al. (2014), and Sokolov and Rintoul (2009) (STF = Subtropical Front, SAF = Sub-Antarctic Front, PF = Polar Front), and locations of the sampling sites (see Table 1). Squares indicate stations sampled in 2012 (MD189), triangles show 2013 stations (MD193), and diamonds show 2014 stations (MD197). The southernmost Station 11 was sampled in all three consecutive years.

Considered as the largest High-Nutrient Low-Chlorophyll (HNLC) area in the modern ocean, the Southern Ocean south of the PF is characterized by low phytoplankton productivity despite nutrient rich waters (Martin et al., 1991; Sarmiento et al., 2004). Although chlorophyll concentrations are generally low, patches of enhanced primary productivity occur along frontal zones, and in coastal and shelf regions associated with topographic obstacles (Obata et al. 1996, Moore and Abbott, 2000; Tyrrell et al., 2005), and are attributed to micronutrients such as iron (Pollard et al., 2007 ; Pollard et al., 2009 ; Blain et al., 2007).
Modern planktic foraminifer assemblages from surface sediments of the Southern Indian Ocean were first studied by Bé and Tolderlund (1971) and Bé and Hutson (1977). Downcore data of stable isotopes analyzed from planktic foraminifer tests of the Southern Indian Ocean have been successfully applied to paleoceanographic reconstruction (e.g., Duplessy et al., 1981). Individual biomass and cytoplasm-to-shell carbon ratio of planktic foraminifers have not yet been studied in the Southwest Indian Ocean, and are discussed here for the first time. The goal of this study is to quantify protein biomass-to-size ratio of planktic foraminifers from water bodies of different hydrographic properties and primary productivity to better understand the environmental controls on planktic foraminifer biomass production.

2. Materials and Methods

Samples were obtained on three cruises in the Southwest Indian Ocean (20–60°S ; 50° E-80°E) onboard the R.V. Marion-Dufresne (MD) (Institut Polaire Français Paul-Emile Victor, IPEV) during three consecutive austral summers (Table 1) : Cruise MD189 (January 26 to February 21, 2012), Cruise MD193 (February 15 to March 8, 2013), and Cruise MD197 (January 8 to February 14, 2014). During each cruise, up to 19 stations were sampled between 30°S and 56.5°S (Fig. 1, Table 1). The sampling strategy was designed to harmonize timing and location, and to allow interannual comparison of samples. All three sampling campaigns were carried out as part of the French OISO (Océan Indien Service d'Observation) program. Stations A3 and E were also included in the KEOPS (Kerguelen Ocean and Plateau compared Study) project (cf. Blain et al., 2008 ; Blain et al. 2014).

Station	Lat (°S)	Long (°E)	Year	Day/Month	Number of analyses	Water Depth (m)
Western transect						
2	30	54.1	2012	27 Jan	76	0-100
			2014	8 Jan	44	0-100
3	35	53.5	2012	28 Jan	92	0-100, 0-700
			2014	9 Jan	44	0-100
4	40	52.98	2012	29 Jan	13	0-100, 0-700
			2014	10 Jan	15	0-100
5	42.5	52.48	2012	30 Jan	7	0-100; 0-700
			2014	11 Jan	22	0-100
6	45	52.06	2012	31 Jan	78	0-100; 0-700
			2014	12 Jan	91	0-700
Inter-Island transect						
7	47.67	58.00	2014	14 Jan	95	0-100
8	48	60	2012	2 Feb	84	0-100; 0-700
			2014	16 Jan	17	0-100
CRO-KER	46.35	60.3	2013	15 Feb	92	0-100
9	48.3	65	2012	6 Feb	77	0-100; 0-700
			2014	17 Jan	23	0-100
10	50.4	68.25	2012	9 Feb	113	0-100
			2014	19 Jan	25	0-1500
Southern point						
11	56.5	63	2012	7 Feb	10	0-100; 0-700
			2013	23 Feb	94	0-100; 0-700
			2014	21 Jan	85	0-700
Eastern transect						
A3	50.64	72.05	2013	21 Feb	31	0-100
			2014	23 Jan	42	0-100
E	48.48	72.22	2013	20 Feb	55	0-100
12	47	72	2014	6 Feb	45	0-100
13	45	73.36	2013	27 Feb	67	0-100
			2014	6 Feb	24	0-100
14	42.5	74.87	2014	8 Feb	41	0-100
15	39.99	76.38	2013	1 Mar	116	0-100
16	35	73.3	2013	6 Mar	30	0-100
			2014	13 Feb	20	0-100
17	30	66	2013	8 Mar	62	0-100; 0-700
			2014	14 Feb	24	0-100

Table 1. Dates and locations of stations sampled for biomass and morphometric analyses of living planktic foraminifers (LPF) during three austral summers (see also Fig. 1). Total number of LPF analyzed = 1441.

2.1. Hydrography and Chlorophyll Data

Hydrographic casts were performed over the upper 1300 m of the water column with a conductivity–temperature–depth device (CTD Seabird 911 plus). A 24-bottle rosette water sampler was used for water sampling at standard depths. Underway surface water temperature and salinity were monitored with a calibrated SeaBird thermosalinograph on seawater from about 7 m water depth. Salinity data were checked against measurements performed using an AUTOSAL salinometer at typically ±0.005 precision. Chlorophyll-*a* (Chl-*a*) data (Fig. 5) were obtained every 4 hours by filtering between 1 L and 2 L of seawater on 0.2 µm GF/F Whatman filters (pressure <200 mbar). Filters were kept frozen at -80°C until measurements were performed at LOCEAN (Paris, France) using a Hitachi F-4500 spectrofluorometer, following the method described by Neveux and Lantoine (1993). Precision of Chl-*a* data typically ranges at 5 %.

2.2. Sampling and analyses of living planktic foraminifers

Planktic foraminifers were obtained from plankton tows (HYDRO-BIOS MultiNet type MiDi, 0.25 m^2 opening) equipped with five 100-µm nets each. Vertical sampling intervals from the sea surface to 100 m depth include five 20-m intervals. The 700-m hauls include sampling intervals from 100 to 200-m (100-200-300-500-700 m), and the 1500-m hauls include sampling intervals from 0-150-350-700-1100-1500 m. In the present paper, we discuss planktic foraminifer data of the upper 100 m, in relation to temperature (T) and salinity (S) (Figs. 3 and 4).

Living planktic foraminifer (LPF) specimens were carefully selected immediately after sampling for the visible presence of cytoplasm filling the entire test at microscopic inspection (80x magnification). Living individuals were picked from the two most frequent species *Neogloboquadrina pachyderma* and *Globigerina bulloides* of different size classes (>100 µm). For less frequent species, size-to-biomass data are less continuous than for *N. pachyderma* and *G. bulloides* (Appendix). Species were classified according to Hemleben et al. (1989). Quantifications of individual foraminifer cytoplasm protein were performed on board, using the bicinchoninic acid (BCA) method (Smith et al., 1985; Movellan et al., 2012).

Each foraminifer was gently cleaned with a brush to remove all particles stuck to the test including organic matter, individually stored in an Eppendorf cup (E cup), and frozen at −80°C in 2012, or immediately analyzed for protein content in 2013 and 2014. Cell proteins were exposed to the working reagent (Copper (II) sulfate solution) through an osmotic shock by adding 20 µL tap water to the E cup. The colorimetric reaction and specific coloration intensity was measured with a nanospectrophotometer (NanoDrop 2000®, Thermo Scientific). Spectrometric data were converted into protein content using a calibration curve. Each sample and standard solutions were measured in triplicate. Protein content determined by the BCA method is used as proxy of LPF protein-biomass, possibly with a ratio close to 1/1 between measured protein and organic carbon (Movellan, 2013), and referred to as protein-biomass in the following.

Morphometric analyses of a total of 1441 foraminifer tests were carried out at the University of Angers. The empty tests were picked out of the Eppendorf cups and individually stored in micro-slides after biomass determination. Each test was photographed from the umbilical side with an automated incident light microscope (Bollmann et al., 2004; Clayton et al., 2009) at a resolution of 1.4 $µm^2$ (pixel size). Images were analyzed for their two dimensional (silhouette) morphometry (Beer et al., 2010). Protein-to-size relations were determined for the minimum diameter of each foraminifer test (Figs. 6 to 9). Protein content (or protein-biomass, µg) and size (minimum diameter, µm) were both obtained for LPFs from all 19 sites sampled in the Southwest Indian Ocean (Table 1).

The relation of Chl-*a* concentration and protein-biomass is assessed from test-size normalized protein content, in order to avoid any ontogenetic bias, and to facilitate comparability of data between different years and regions. Biomass data were linearly normalized to 1-µm minimum test diameter, being aware of any unavoidable errors related to non-linear increments of biomass at volumetric test growth (cf. Beer et al., 2010). After having tested various models of non-linear normalization, simple linear normalization turned out most

robust for the two species *N. pachyderma* and *G. bulloides* discussed in the following. The effect of five variables (cruise ID, i.e., year, station location, sampling depth, species and Chl-*a* concentration) on LPF size-normalized protein content (protein-biomass) was statistically tested using ANOVA, T-test, and F-test with the software and packages R.

3. Results

3.1. Hydrographic conditions and chlorophyll concentration

Average monthly ocean surface chlorophyll concentration from Aqua Modis (http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3) satellite images (Fig. 2) provide a regional overview of primary production and trophic conditions at the sites sampled for planktic foraminifers. Interannual and regional variability in Chl-*a* concentration is visible from satellite imagery as well as from discrete data (Fig. 5). The positions of three hydrographic fronts are clearly revealed from water temperature and salinity obtained during the sampling campaigns (Figs. 3 and 4). These hydrographic fronts delimit water bodies of varying biogeochemistry and productivity, as reflected by surface chlorophyll concentration (Fig. 2). In addition, the hydrographic fronts induce upwelling and downwelling affecting primary production and chlorophyll concentration in their direct vicinity. Whereas northern subtropical water bodies are characterized by well-developed thermoclines, southern subpolar surface waters and waters in the vicinity of the hydrographic front are less stratified (Figs. 3 and 4). Haloclines typically delimit fresh surface waters from more saline subsurface waters south of the SAF, and more saline surface waters from fresh subsurface waters in the north (Figs. 3 and 4). High primary production and chlorophyll concentrations were associated to Sub-Antarctic (SAF) and Polar (PF) Fronts, as exemplified for the sampling campaign in 2014 (Figs. 2c, 3, and 4). High Chl-*a* concentrations were also associated to eddies moving along the fronts (Fig. 2). During all three sampling campaigns, Chl-*a* concentrations were lowest in subtropical waters to the north of the STF, and in subpolar waters to the south of the PF. From the north and south, Chl-*a* concentrations increased towards the hydrographic fronts between 37°S and 48°S (Figs. 1 and 5) during the three consecutive austral summers in 2012, 2013, and 2014 (Fig. 2). However, primary productivity in surface waters to the south of the PF was higher in 2012 than in 2013 and 2014 (Fig. 2). Enhanced Chl-*a* concentration to the north of the STF derives from upwelled waters off the southern tip of Madagascar, and forming filaments moving to the east (cf. Huhn et al., 2012). These filaments of enhanced surface Chl-*a* concentration extended east and reached Station 2 in 2012 (Fig. 2a), and Station 17 in 2014 (Fig. 2c).

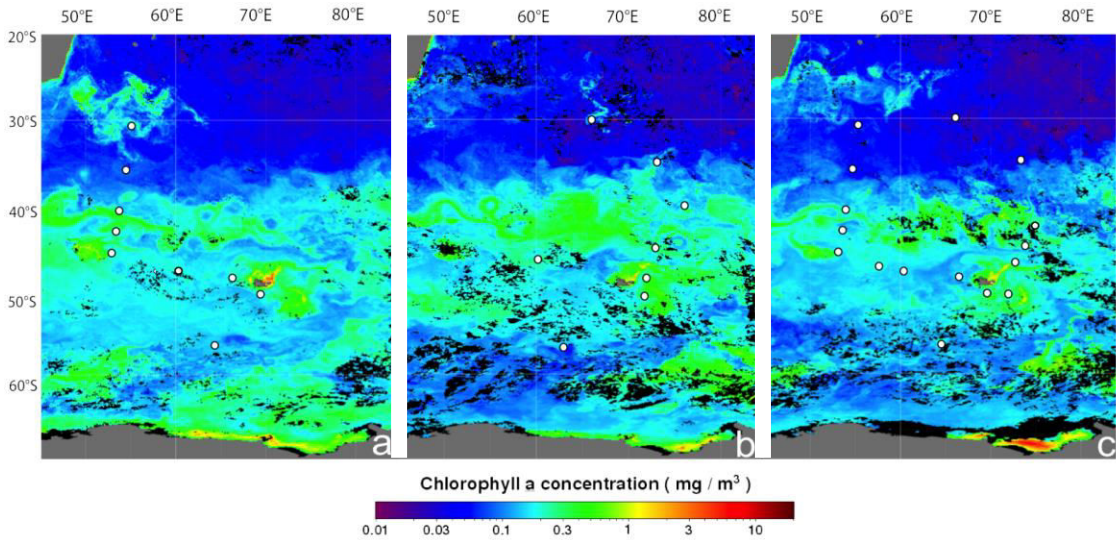


Fig. 2. Monthly average sea surface Chl-*a* concentration in February (a) 2012, (b) 2013, and (c) 2014, from satellite images (Aqua MODIS). White dots show sampled stations (see Table 1).

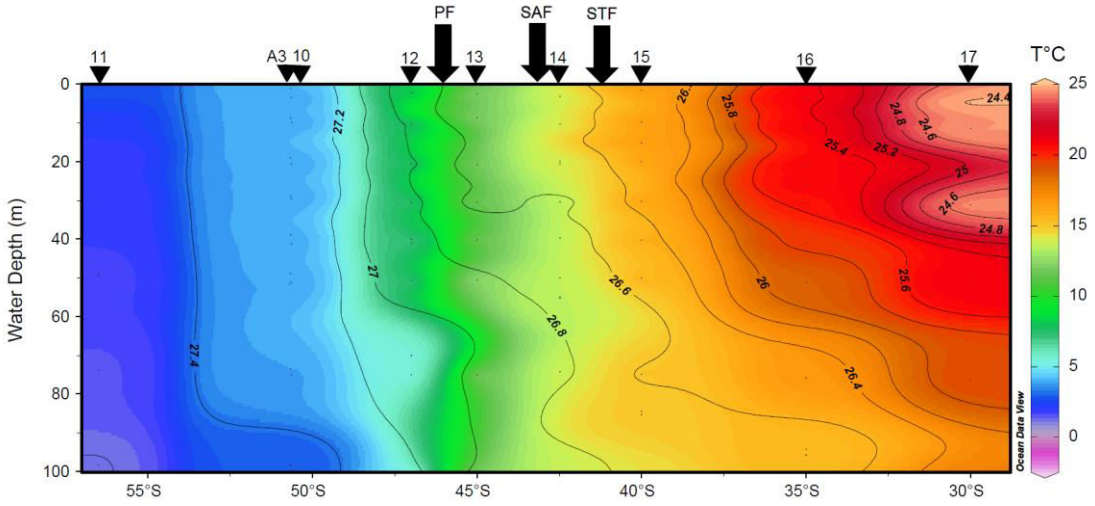


Fig. 3. Temperature (color) and density (black isolines) in the upper 100 m of the water column, along eastern transect (Fig. 1), in austral summer 2014. Sampling stations are indicated by black triangles on top of panel, and data points are shown by black dots. Positions of hydrographic fronts are given by black arrows. Data interpolation carried out using Ocean Data View (Schlitzer, 2015).

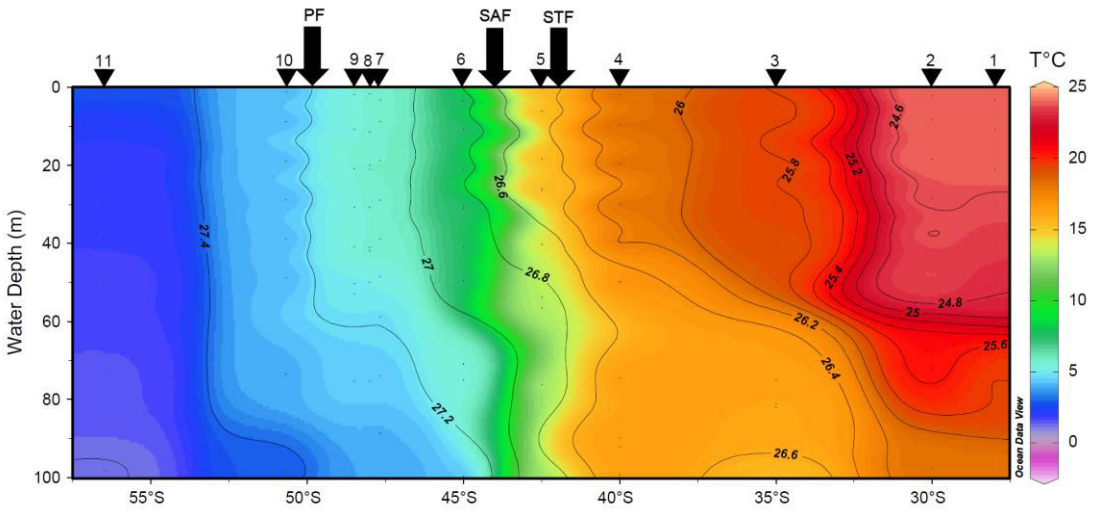


Fig. 4. Temperature (color) and density (black isolines) in the upper 100 m of the water column, along western transect (Fig. 1), in austral summer 2014. Sampling stations are indicated by black triangles on top of panel, and data points are shown by black dots. Positions of hydrographic fronts are given by black arrows. Data interpolation carried out using Ocean Data View (Schlitzer, 2015).

Enhanced chlorophyll concentration also occurred downstream Kerguelen Islands (Fig. 2). Particularly high Chl-*a* concentration with up to 1.5 mg m^{-3} occurred in 2012 to the NE of Kerguelen Islands. Maximum Chl-*a* concentration occurred at Station A3 in 2014, and Station E in 2013 close to the Kerguelen Islands (Fig. 5). At Station A3 to the southeast of Kerguelen Islands (Fig. 1, Table 1), strong interannual variability in surface Chl-*a* concentration (Fig. 5), and high Chl-*a* concentration of up to 1.2 mg m^{-3} at the Deep Chlorophyll Maximum (DCM, at 75 m depth) were observed. Least productive Stations 2, 3, 16, and 17 are located in subtropical waters (Figs. 1 and 5). Chl-*a* concentration at Station 6 close to Crozet Island (Figs. 1 and 2) was high (up to 1 mg m^{-3}). Intermediate-high Chl-*a* concentration occurred at Stations 7, 8, 9, 10, and Station CRO-KER located between the Crozet and Kerguelen archipelagos, and situated between the SAF and the PF zone (Figs. 1 and 5).

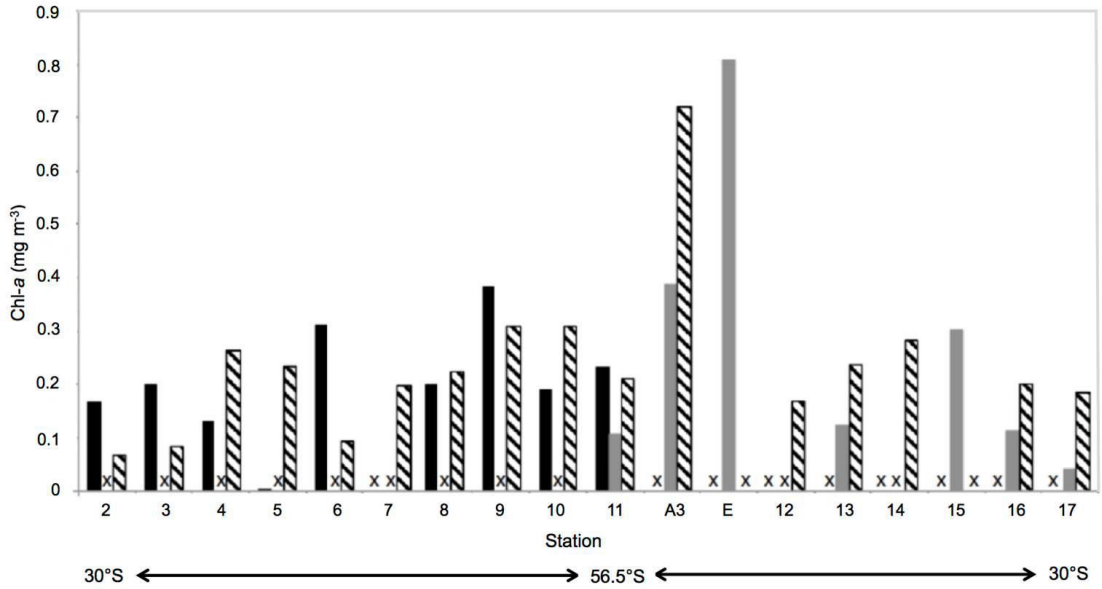


Fig. 5. Interannual variability of average surface ocean (7 m water depth) Chl-*a* concentration along transect from the north to the south (Station 2 to 11) and back north (Station 11 to 17) (see Fig. 1), analyzed from water samples collected at each of the sites sampled for planktic foraminifers. Black bars show data from the year 2012, gray bars from 2013, and hatched bars from 2014. x = missing value.

3.2 Planktic foraminifer protein-biomass

The overall individual planktic foraminifer protein-biomass is positively related ($r^2 = 0.433$) to test size (Fig. 6). In general, protein-biomass does not increase with consecutive size increments for individuals <200 µm (Figs. 6 to 7). Very small individuals may even contain more biomass than individuals of the next larger size-class, as being the case in *Neogloboquadrina pachyderma* (Fig. 8). Strong overall protein-biomass increases in the largest size increments (Figs. 6 and 7) are mostly caused by large-sized species like *Orbulina universa* (see Appendix).

Interannual differences in both the overall LPF size normalized protein-biomass and Chl-*a* concentration in the upper 100-m water column are statistically significant for ten out of 15 stations (Table 2). Exceptions are Stations 4, 5, and 8, where differences in both protein-biomass and Chl-*a* concentration between the years 2012 and 2014 are not significant. At Stations 10 (between the years 2012 and 2014) and A3 (between the years 2013 and 2014), interannual differences in Chl-*a* are significant whereas differences in protein-biomass are not significant. At the most southern Station 11, at 56.5°S, interannual differences in overall LPF protein-biomass and Chl-*a* concentration are statistically significant at a high presumption level throughout (Table 2).

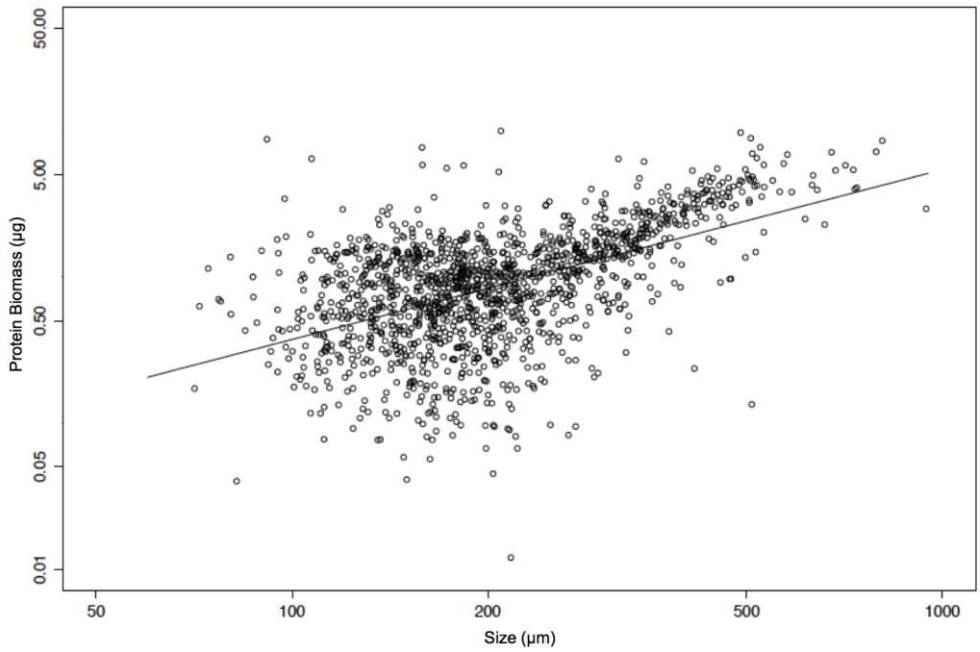


Fig. 6. Variation of individual planktic foraminifer protein content with test size, i.e. minimum test diameter, including all specimens and stations sampled during the three austral summers 2012, 2013, and 2014 (n = 1441, logarithmic regression, $r^2 = 0.4326$, p-value < 2.2e-16).

Table 2. Statistical significance of temporal differences for Chl-*a* concentration and overall LPF normalized protein-biomass. Stations 2 to 10 compared for 2012 and 2014. Station 11 compared for 2012, 2013 and 2014. Stations A3, 13, 16, and 17 compared for 2013 and 2014. Data are significantly different between years when ANOVA p-values <0.05. Presumption levels are 0 « *** », 0.001 « ** », 0.01 « * », and 0.05 «° ».

Station	Chl-*a*	LPF Size Normalized Biomass	*N. pachyderma* s.n. biomass	*G. bulloides* s.n. biomass
2	< 2.2e-16 ***	3.894e-12 ***	n.a.	n.a.
3	1.132e-05 ***	0.0001685 ***	n.a.	n.a.
4	0.1516	0.1173	n.a.	n.a.
5	0.5026	0.2114	n.a.	n.a.
6	< 2.2e-16 ***	7.57e-12 ***	4.77e-07 ***	0.003150 **
8	0.4467	0.06214 °	n.a.	0.000942 ***
9	2.532e-11 ***	6.489e-14 ***	2.50e-09 ***	0.00181 **
10	0.00363 **	0.3526	0.890	0.028150 *
11 (2012 vs 2013)	1.25e-06 ***	< 2.2e-16 ***	1.61e-06 ***	n.a.
11 (2013 vs 2014)	1.917e-06 ***	4.766e-16 ***	5.38e-07 ***	n.a.
11 (2012 vs 2014)	< 2.2e-16 ***	3.695e-07 ***	1.89e-05 ***	n.a.
A3	0.002686 **	0.604	0.772	n.a.
13	0.0001571 ***	5.02e-11 ***	n.a.	0.000284 ***
16	0.01905 *	0.01365 *	n.a.	n.a.
17	7.041e-07 ***	0.000751 ***	n.a.	n.a.

At the species level, *N. pachyderma* and *G. bulloides* represent the largest number of protein-biomass analyses in our study, i.e. 27 % and 17 % of the database, respectively (see Appendix), and are hence discussed in detail. Differences in individual size-normalized biomass are significant in both species *N. pachyderma* and *G. bulloides*. Increases in biomass occur between the largest size increments in *N. pachyderma* (Fig. 8) and *G. bulloides* (Fig. 9), and vary between the years (Table 2).

In austral summer 2012, the majority of *N. pachyderma* individuals contained more than 0.50 µg protein-biomass including small (<150 µm) tests (Fig. 8). In contrast, in austral summer 2013, most small tests (<150 µm) contained less than 0.50 µg protein-biomass, and in 2014, 80 % of tests of all size-classes contained less than 0.50 µg protein-biomass (Fig. 8). Interannual variability of protein-biomass was significant in *N. pachyderma*, except at Stations 10 and A3, although Chl-*a* concentration at these differed significantly. In *G. bulloides*, interannual variability of protein-biomass was significant (p-values <0.05) between the years 2012 and 2014, and 2013 and 2014 (Table 2). Again, protein-biomass was lowest in 2014 (Fig. 9), similar to *N. pachyderma*. In general, differences in protein-biomass of individuals larger than 200 µm in test size (minimum diameter) were more variable than in smaller individuals, and varied largely between species (see Appendix).

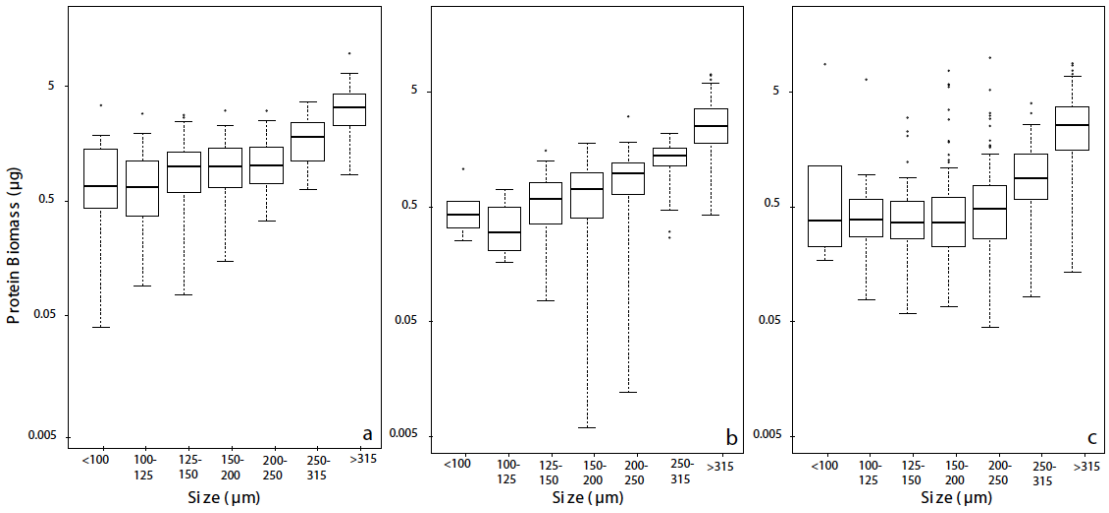


Fig. 7. Average planktic foraminifer protein-biomass content as function of size. Size increments are given for seven test-size intervals. All species and stations analyzed for the three austral summers a) 2012, b) 2013, c) 2014 are considered.

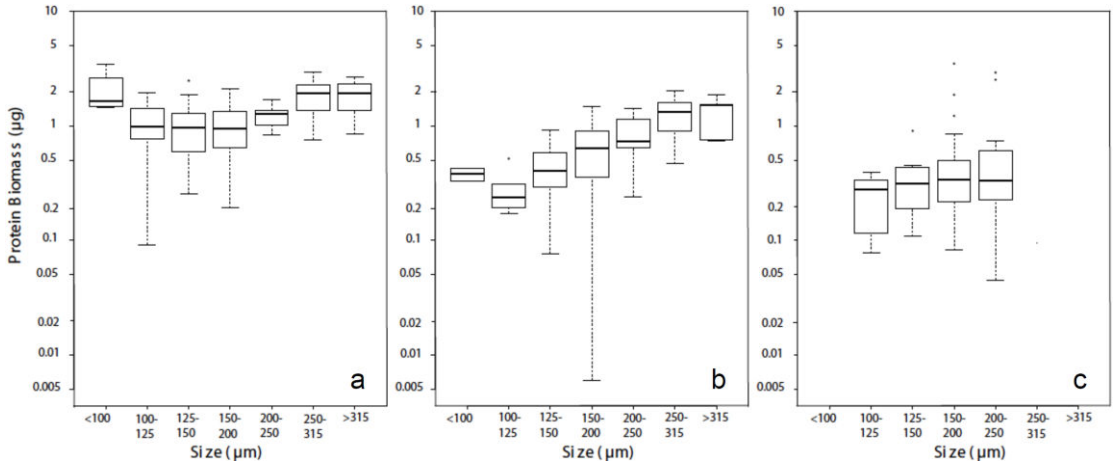


Fig. 8. Distribution of average protein-biomass content as function of test size in *N. pachyderma* in a) 2012 (n = 186), b) 2013 (n = 134), c) 2014 (n = 69).

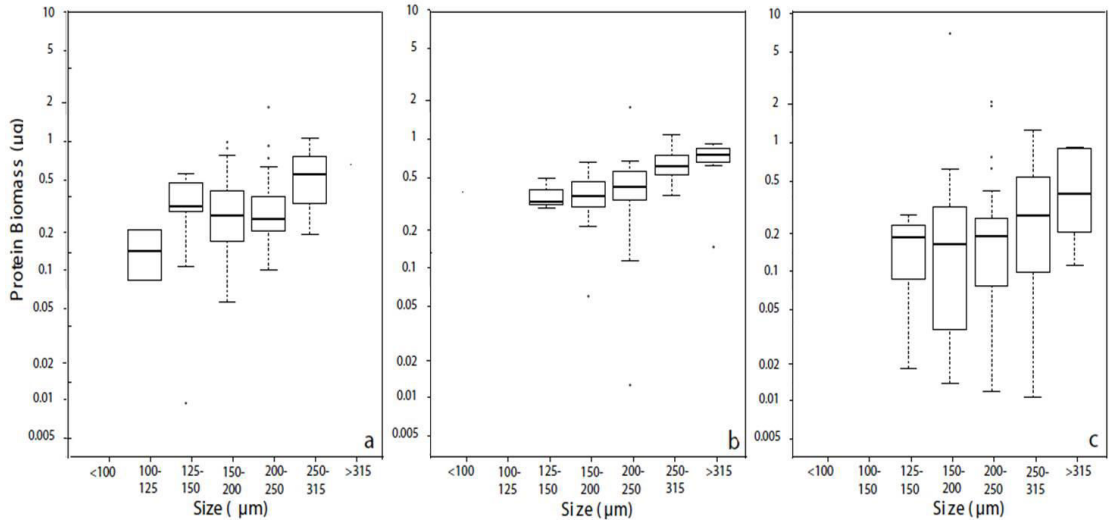


Fig. 9. Distribution of average protein-biomass content as function of test size in *G. bulloides* in a) 2012 (n = 66), b) 2013 (n = 101), c) 2014 (n = 89).

Comparing the size normalized protein-biomass of *N. pachyderma* and *G. bulloides*, differences are mostly statistically significant between the first two years 2012 and 2013 (Table 3, p-values = 0.000124 for 2012, and 1.27e-12 for 2013), and more similar between the first two years 2012 and 2013, and third year 2014 (Table 3). However, in 2014 size distributions of *N. pachyderma* and *G. bulloides* were different from 2012 and 2013 including mostly small-sized to medium-sized, and large-sized individuals, respectively (Figs. 8 and 9), which limits the value of direct comparisons of protein-biomass data. In general, interannual comparison of total LPF protein-biomass (Fig. 7) includes species-related and size-related affects, which are discussed in the following.

Table 3. Evaluation of differences between years and species calculated with ANOVA test. *Gb* = *Globigerina bulloides*, *Np* = *Neogloboquadrina pachyderma*, *As* = All species. S

indicates significant differences (p-value <0.05), NS indicates differences, which are not significant. 12, 13, and 14 represent the years 2012, 2013, and 2014, respectively.

	*Gb*13	*Gb*14	*Np*12	*Np*13	*Np*14	*As*12	*As*13	*As*14
*Gb*12	NS	S	S	S	S	S	NS	NS
*Gb*13	-	S	S	S	S	NS	S	NS
*Gb*14	-	-	S	NS	NS	S	S	S
*Np*12	-	-	-	S	S	S	S	S
*Np*13	-	-	-	-	S	S	S	S
*Np*14	-	-	-	-	-	S	S	S
*As*12	-	-	-	-	-	-	S	S
*As*13	-	-	-	-	-	-	-	S

4. Chlorophyll concentration in relation to planktic foraminifer biomass

Covariance between Chl-*a* concentration and mesozooplankton abundance is in general assumed to indicate a direct effect of the primary on the secondary production (Steinberg et al., 2012). Being part of the mesozooplankton, planktic foraminifers are directly affected by primary production, which forms an important part of their prey (Hemleben et al. 1989). Consequently, regional and interannual variations in primary production are assumed to foster interannual variability in overall abundance of planktic foraminifers, and their total assemblage biomass. In turn, individual size-normalized protein-biomass has been assumed largely identical between different species, even at varying hydrographic and trophic conditions (Schiebel and Movellan, 2012; Movellan, 2013). Those assumptions are based on first LPF protein-biomass data (754 data in total) from oligotrophic to mesotrophic waters from the northern hemisphere, sampled during three cruises in the temperate Atlantic and Pacific Oceans in 2007 and 2011 (Schiebel and Movellan, 2012; Movellan, 2013). In the present paper, we have about triplicated (1441 data) the so far existing data set, and provide new data from a wide range of hydrographic (Figs. 3 and 4) and trophic (Fig. 5) conditions from the Southern Indian Ocean. In contrast to the earlier data from 2007 and 2011, our data from the Southern Ocean show differential LPF protein-biomass production (Table 2) both at the species level (Figs. 8 and 9) and at the regional scale (Fig. 10).

The Southern Indian Ocean is characterized by strong latitudinal variability in primary production. Highest primary production between 30°S and 50°S occurs along hydrographic fronts (Moore and Abbott, 2000) (Figs. 2 and 5). While primary production is highest in austral summer, production close to the STF is enhanced in comparison to waters, which are less affected by frontal dynamics and eddies (Figs. 2 to 5). Similarly, production of diatoms as major food source of herbivorous planktic foraminifer species such as *N. pachyderma* and possibly *G. bulloides* (Anderson et al. 1979 ; Hemleben et al. 1989) considerably changes over the course of seasons and is highest in austral summer (Alvain et al., 2005). Strong interannual variability in Chl-*a* concentration is consequently assumed to range among the major factors that affect size normalized LPF protein-biomass at most of the sampled stations (Table 2).

At subtropical Stations (e.g., Stations 2 and 17 in Fig. 10), and at Stations 6 and 9 in the PF zone, variations in LPF protein-biomass were positively related to variations in Chl-*a*.

Stations 2 and 17 are positioned in reach of chlorophyll-rich filament (Fig. 2) derived from the 'Madagascar Bloom' (e.g., Huhn et al., 2012, Srokosz and Quartly, 2013). These filaments cause strong interannual and regional variability in surface chlorophyll concentration at Stations 2 and 17 (Figs. 2 and 5). In contrast, significant negative relations between Chl-*a* concentration and protein-biomass occurred at Station 13 located at 45°S within the SAF (Fig. 3). A similar negative relation between Chl-*a* and LPF protein-biomass at Station A3 south of Kerguelen Plateau was statistically not significant (Table 2). For the time being, we can unfortunately not define any systematic regional pattern between Chl-*a* concentration and LPF protein-biomass. More data including qualitative information on the composition of algae as food-source of planktic foraminifers would be needed to better constrain the relations between primary producers and LPF protein-biomass.

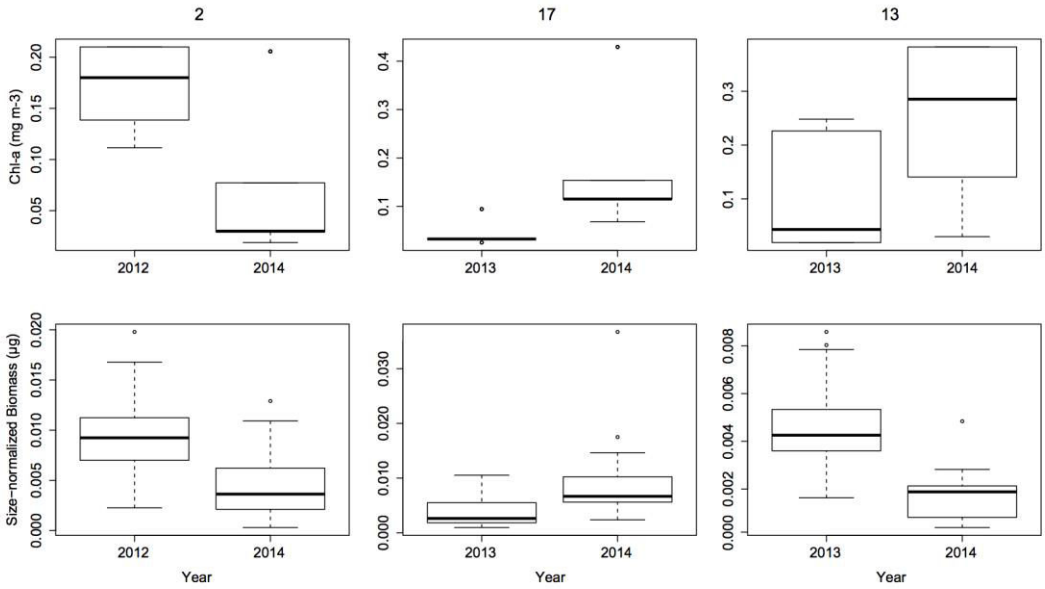


Fig. 10. Average Chl-*a* concentration at 7 m water depth (upper panel) and average size-normalized total planktic foraminifer protein-biomass in the 0-20 m depth-interval (lower panel) exemplified for the three Stations 2, 17, and 13 (Table 1). Chl-*a* and b protein-iomass are either positively related (decrease at Station 2, and increase at Station 17), or negatively related (Station 13). Bold line = median value, box = first and third quartiles, whiskers = standard deviation, points = outliers.

4.1 Primary production and LPF protein-biomass downstream of Kerguelen Islands

Primary production is rather high and patchy in the lee of Kerguelen Islands (Fig. 2). Enhanced primary production is caused by natural fertilization in the lee of Southern Ocean islands like Crozet and Kerguelen (e.g., Pollard et al., 2007 ; Armand et al., 2008 ; Pollard et al., 2009 ; Salter et al., 2012 ; Salter et al., 2014). Enhanced phytoplankton productivity in the vicinity of Kerguelen occurs mainly between November and February, and varies at the interannual scale (Fig. 5). Such interannual variability has been shown to affect net community production of phytoplankton by ±14 % (Jouandet et al., 2011), and may consequently affect mesozooplankton production, including planktic foraminifers.

In addition to regional and interannual changes in production and concentration of surface

Chl-*a* (Fig. 2), vertical distribution of chlorophyll is assumed to affect production and distribution of planktic foraminifers (Schiebel et al., 2001). At Stations A3 (Fig. 1) leeward of the Kerguelen Islands, a strong Deep Chlorophyll Maximum (DCM) with 1.20 mg Chl-*a* per m^3 occurred at 75 m water depth, and size-normalized LPF protein-biomass was as low as 0.002 µg µ m^{-1}. While Chl-*a* concentrations at DCMs appear to be related to LPF protein-biomass (Fig. 11), this was not the case at Stations A3. The DCM in the lee of Kerguelen Islands (Fig. 1 and 11c) mainly forms in summer, and is subject to interannual variability in Chl-*a* concentration (Parslow et al., 2001 ; Holm-Hansen et al., 2005 ; Gomi et al., 2010). Similar observations are reported from the same site over the course of three weeks in austral summer (January and February) 2005 (Armand et al., 2008). At stratified conditions during summer, the diatom community in DCMs in the Southern Ocean has been described dominated by large size species like *Proboscia* sp., *Rhizosolenia* sp., and *Thalassiothrix antarctica* (Kemp and Villareal, 2013). These large diatoms are possibly not part of the diet of planktic foraminifers (cf. Anderson et al., 1979 ; Hemleben et al., 1989), which may explain the negative relation between planktic foraminifer protein-biomass and Chl-*a* concentration at Stations A3. The same seems to be true for Station 13 (Fig. 10). Although not permanently affected by nutrient concentrations in the lee of Kerguelen Islands, filaments of high chl-*a* concentration may reach from the Kerguelen Plateau as far north as Station 13 (Fig. 2c), and may have an effect on the composition of the phytoplankton community. The same might be true for Station 12 in the lee of Kerguelen Plateau, and for the open marine Stations 4 and 7 (Fig. 11). Highest planktic foraminifer protein-biomass occurred below the DCM at Station 12, and just above the DCM at Stations 4 and 7, which might indicate differences in the quality and depth-distribution of algal prey, as well as varying food preferences of different planktic foraminifer species. High standard deviation in protein-biomass at water depth of enhanced protein-biomass (Figs. 11b and c) was caused by few biomass-rich individuals of *T. quinqueloba* (Fig. 11 b, Station 7, 30 m depth), and *N. incompta* at 10 m water depth, and *G. bulloides* at 50 m and 90 m depth (Fig. 11c, Station 12), among individuals of average protein-biomass. Very low standard deviation in protein-biomass at 30 m water depth at Station 4 (Fig. 11a) was caused by very few individuals of *G. scitula* with very high protein-biomass. In general, the quantity of size-normalized protein-biomass substantially varied between individuals of the same species, and between species of the same sample. Any systematic distribution patterns may only be deduced from a much larger database than the one presented here. Verification of relations between primary production (i.e. prey) and planktic foraminifer protein-biomass would require information on the diatom community structure in the ambient sea water, as well as cytological observations of the type of prey in the food vacuoles of planktic foraminifers (cf. Schiebel and Hemleben, 2005).

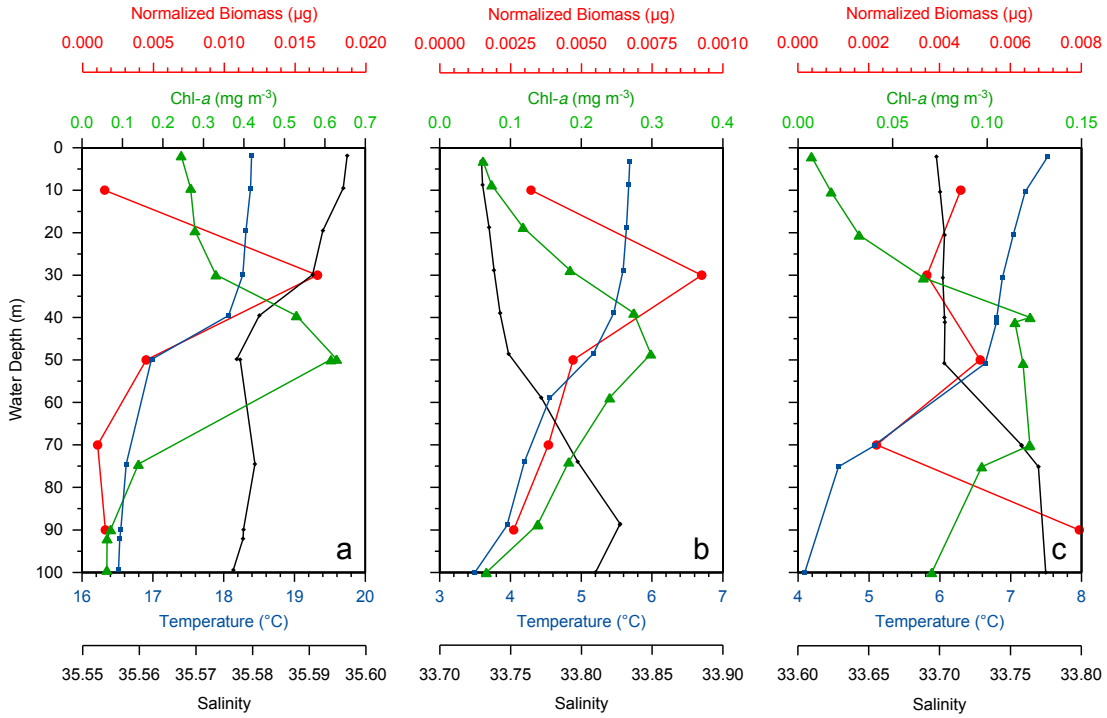


Fig. 11. Depth distribution of average individual LPF protein-biomass (big red dots) in relation to Chl-*a* concentration (big green triangles) at (a) Stations 4, (b) St. 7, and (c) St. 12, in austral summer 2014. Water temperature (small blue squares) and salinity (small black diamonds) are CTD data. Arithmetic mean and standard deviation in (b) 30 m = 0.0093 and 0.0134, and in (c) 90 m = 0.0117 and 0.0205, respectively. Please note different scales of x-axes on Chl-*a*, temperature, and salinity between panels.

4.2 Differences in intra-specific and inter-specific protein-biomass

Differences in the size-normalized protein-biomass of the same species and between species at the regional and temporal (i.e. interannual) scale (Tables 2 and 3) are possibly induced by different causes. Differences in size-normalized protein-biomass between species may be explained by differences in bio-volume, i.e. the internal test volume (Caromel, 2014). For example, high-conical tests of *Globigerinita uvula*, and low-conical tests of *G. bulloides* have different bio-volumes at similar overall test sizes, i.e. similar minimum test diameter (Beer et al., 2010). In addition, the shape of chambers affects the bio-volume, and spherical chambers of *G. bulloides* provide a bio-volume different from sub-spherical chambers of *N. pachyderma* (Caromel, 2014). Different planktic foraminifer species of the same size (i.e. minimum diameter) but different shapes of tests and chambers may hence produce different bio-volumes. Moreover, LPF protein-biomass is not continuously increasing with size over their ontogenetic development, and small pre-adult individuals may produce more b protein-iomass than individuals of the next larger ontogenetic stage, i.e. having added another chamber (see Figs. 7 and 8 ; Schiebel and Movellan, 2012 ; Movellan, 2013). A similar development has been described for other micro-plankton and meso-plankton such as dinoflagellates and diatoms, and causes systematic errors in protein-biomass estimates (Strathmann, 1967; Moal et al., 1987; Menden-Deuer and Lessard, 2000). Menden-Deuer and Lessard (2000) also show that carbon-to-volume ratio of small individuals is systematically underestimated, and that the C:N ratio changes with cell size. In addition, planktic foraminifers may reduce their cell volume during periods of starvation, but which does not

necessarily affect protein-biomass (cf. Anderson et al. 1979).

4.3 Regional and interannual differences in planktic foraminifer protein-biomass production and flux

Both assemblage-biomass and size-normalized protein-biomass may vary at the regional scale (Fig. 10), between water depth (Fig. 11), and at the interannual scale (Figs. 7, 8, and 9). These differences are possibly caused by biological and ecological prerequisites. Biological prerequisites include test size and shape, and differences in the ontogenetic development of different species. In turn, the ontogenetic development is affected by species-specific ecological prerequisites, varying ecological conditions, most importantly the availability of prey, and the preferred diet of planktic foraminifer species (e.g., Anderson et al., 1979; Schiebel et al., 1995; Schiebel et al., 2001). Non-spinose planktic foraminifer species like *N. pachyderma* mostly feed on primary producers such as diatoms and eukaryotic algae (e.g., Anderson et al., 1979; Hemleben et al., 1989). The diet of *G. bulloides* in austral waters (this study) does possibly also consist of algae, as indicated by the bright green color of cytoplasm in living specimens immediately after sampling (shipboard observations). The development of opportunistic species like *N. pachyderma* and *G. bulloides* is favored by rapid increase of diatom production in the short productive period at high latitudes (e.g., Obata et al., 1996; Alvain et al., 2005; Schiebel and Hemleben, 2005). In addition, reproduction cycle and ontogenetic variations in depth habitats of species drive variations in depth distribution of biomass in relation to the hydrographic (e.g., stratification) and trophic (e.g., DCM) structure of the surface water column (Fig. 11) (cf. Schiebel et al., 1997). Finally, assemblage biomass of planktic foraminifers is affected by population dynamics, and differential water-depth related size distributions of different species (Figs. 8 and 9). These differences in the production of planktic foraminifers, of both inorganic (tests, calcite) and organic carbon (cytoplasm) affect the export and flux of planktic foraminifer carbon (Schiebel and Movellan, 2012). Other than proposed by Schiebel and Movellan (2012), the biological carbon pump of planktic foraminifers would hence depend on the presence and absence of certain species, as well as their population dynamics. Following changes in the species- and size-distribution of assemblages, the biological carbon pump of planktic foraminifers is hence assumed to differ between glacial and interglacial conditions. Spatial and temporal changes in planktic foraminifer population dynamics at the short term and the long term would therefore also affect the contribution of planktic foraminifer to the past carbon pump. In addition, changes in population dynamics and flux of planktic foraminifers affect the carbonate counter pump, and carbon budgets on different time-scales (Moy et al., 2009, Zeebe, 2012). Consequently, changes in planktic foraminifer population dynamics, i.e. distribution and size of species would need to be taken into account when reconstructing past carbon budgets from planktic foraminifer test assemblages.

5. Conclusions

The size-normalized protein-biomass of planktic foraminifers varies at the interannual scale, and across hydrographic fronts and trophic conditions in the Southern Indian Ocean. Interannual and regional differences in protein-biomass of the same planktic foraminifer species may be explained by differential ontogenetic developments caused by ecological conditions, i.e. differential production rates, availability, and quality (composition) of prey

(e.g., diatoms). Differences in size-normalized protein-biomass between species are affected by differences in the shape of tests and chambers, and consequent differences in bio-volume. In addition, discontinuous development of the individual protein-biomass over early ontogenetic stages, and non-linear increase of protein-biomass in later stages possibly affects assemblage biomass. In turn, planktic foraminifer population dynamics and assemblage biomass are affected by ecological conditions, most importantly trophic conditions. Although chlorophyll concentration and quantity of the planktic foraminifer protein-biomass are significantly correlated, either positively or negatively, the immediate effects of hydrography on primary production on the planktic foraminifer protein-biomass remain to be determined.

Acknowledgements

The authors are grateful to captain and crew of *R.V. Marion Dufresne*, as well as all scientific participants for their help with sampling during the cruises MD189/OISO21, MD193/OISO22, and MD197/OISO23. We are indebted to the OISO team for unreservedly providing technical support and data. The OISO program is supported by the French agencies INSU (Institut National des Sciences de l'Univers) and IPEV (Institut Polaire Français Paul-Émile Victor), with additional support from University Paris 6, the French program SOERE/Great-Gases, and the European program FP7/Carbochange. A. Movellan is gratefully acknowledged for indispensable advice on biomass analyses. The PhD project of JM is funded by the Ministry of Higher Education and Scientific Research, France, and contributes to the SOforCO2 project funded by INSU.

References

Altenbach, A.V., 1985. Die Biomasse der benthischen Foraminiferen. Ph.D. Thesis, Kiel University, 167 pp.

Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., Breon, F. M., 2005. Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery. Deep-Sea Res. I 52, 1989–2004.

Anderson, O.R., Spindler, M., Bé, A.W.H., Hemleben, C., 1979. Trophic activity of planktonic foraminifera. Journal of Marine Biology Association United Kingdom 59(3), 791–799.

Armand, L.K., Cornet-Barthaux, V., Mosseri, J., Quéguiner, B., 2008. Late summer diatom biomass and community structure on and around the naturally iron-fertilised Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. Deep-Sea Res. II 55, 653–676.

Beer, C.J., Schiebel, R., Wilson, P.A., 2010. Technical Note: On methodologies for determining the size-normalised weight of planktic foraminifera. Biogeosciences. doi:10.5194/bg-7-2193-2010.

Bé, A.W.H., Hutson, W.H., 1977. Ecology of planktonic foraminifera and biogeographic patterns of life and fossil assemblages in the Indian Ocean. Micropaleontology 23, 369-414.

Bé, A.W.H., Tolderlund, D.S., 1971. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans. In : Funnel, B.M., Riedel, W.R. (Eds.), The Micropaleontology of Oceans, 105-149.

Blain, S., Quéguiner, B., Armand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C., Brussaard, C., Carlotti, F., Christaki, U., Cobrière, 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., Pandoven, P., Remenyi, T., Sandroni, V., Sarthou, G., Savoye, N., Scouarnec, L., Souhat, M., Thuiller, D., Timmermans, K., Trull, T., Uitz, J., van Beek, P., Veldhuis, M., Vincent, D., Viollier, E., Vong, E., Wagener, T., 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. Nature. doi : 10.1038/nature05700

Blain, S., Sarthou, G., Laan, P., 2008. Distribution of dissolved iron during the natural iron-fertilization experiment KEOPS (Kerguelen Plateau, Southern Ocean). Deep-Sea Res. II 55, 594–605.

Blain, S., Capparos, J., Guéneuguès, A., Obernosterer, I., Oriol, L., 2014. Distributions and stoichiometry of dissolved nitrogen and phosphorus in the iron fertilized region near Kerguelen (Southern Ocean). Biogeosciences Discuss., 11, 9949–9977, doi:10.5194/bgd-11-9949-201.

Bollmann, J., Quinn, P.S., Vela, M., Brabec, B., Brechner, S., Cortés, M. Y., Hilbrecht, H., Schmidt, D.N., Schiebel, R., Thierstein, H.R., 2004. Automated particle analysis: Calcareous microfossils. In : Francus, P. (Ed.), Image Analysis, Sediments and Paleoenvironments. Kluwer Academic Publishers, pp. 229–252.

Buitenhuis, E.T., Vogt, M., Moriarty, R., Bednaršek, N., Doney, S.C., Leblanc, K., Le Quéré, C., Luo, Y.-W., O'Brien, C., O'Brien, T., Peloquin, J., Schiebel, R., Swan, C., 2013. MAREDAT : towards a world atlas of MARine Ecosystem DATa, Earth Syst. Sci. Data. doi:10.5194/essd-5-227-2013.

Caromel, A.G.M., Schmidt, D.N., Phillips, J.C., Rayfield, E.J., 2014. Hydrodynamic constraints on the evolution and ecology of planktic foraminifera. Marine Micropaleontol. 106, 69-78.

Clayton, C.R.I., Abbireddy, C.O.R., Schiebel, R., 2009. A method of estimating the form of coarse particulates. Geotechnique. doi:10.1680/geot.2007.00195.

Duplessy, J.C., Bé, A.W.H., Blanc, P.L., 1981. Oxygen and carbon isotopic composition and biogeographic distribution of planktonic foraminifera in the Indian Ocean. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 33, 9–46.

Fischer, G., Wefer, G., 1999. (Eds.) Use of Proxies in Paleoceanography : Examples from the South Atlantic. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 735 pp.

Gomi, Y., Fukuchi, M., Taniguchi, A., 2010. Diatom assemblages at subsurface chlorophyll maximum layer in the eastern Indian sector of the Southern Ocean in summer. J. Plankton Res. 32(7), 1039-1050

Gordon, A.L., Georgi, D.T., Taylor, H.W., 1977. Antarctic polar front zone in the western Scotia Sea-summer 1975. J. Phys. Oceanogr. 7(3), 309-328.

Hemleben, C., Spindler, M., Anderson, O.R., 1989. Modern planktonic foraminifera. Springer, 363 pp.

Holm-Hansen, O., Kahru, M., Hewes, C.D., 2005. Deep chlorophyll a maxima (DCMs) in pelagic Antarctic waters. II. Relation to bathymetric features and dissolved iron concentrations. Mar. Ecol. Prog. Ser. 297, 71-81.

Hosie, G., Mormède, S., Kitchener, J., Takahashi, J.K., Raymond, B., 2014. Near-surface zooplankton communities. In : De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., d'Udekem d'Acoz, C., Van De Putte, A., Danis, B., David, B., Grant, S., Gutt, J., Held, C., Hosie, G. (Eds.), Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

Huhn, F., von Kameke, A., Pérez-Muñuzuri, V., Olascoaga M.J., Beron-Vera, F.J., 2012. The impact of advective transport by the South Indian Ocean Countercurrent on the Madagascar plankton bloom. Geophys. Res. Lett. doi:10.1029/2012GL051246.

Jouandet, M.P., Trull, T.W., Guidi, L., Picheral, M., Ebersbach, F., Stemmann, L., Blain, S., 2011. Optical imaging of mesopelagic particles indicates deep carbon flux beneath a natural iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. Limnol. Oceanogr. 56(3), 1130-1140.

Katz, M.E., Cramer, B.S., Franzese, A., Hönisch, B., Miller, K.G., Rosenthal, Y., Wright, J.D., 2010. Traditional and emerging geochemical proxies in foraminifera. J Foramin. Res. 40, 165–192.

Kemp, A.E., Villareal, T.A., 2013. High diatom production and export in stratified waters – A potential negative feedback to global warming. Prog. Oceanogr. 119, 4-23.

Le Quéré, 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., Segschneider, 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., Zeng, N., 2015. Global carbon budget 2014. Earth Syst. Sci. Data, 7, 47-85, doi:10.5194/essd-7-47-2015.

Manoj, M.C., Thamban, M., 2015. Shifting frontal regimes and its influence on bioproductivity variations during the Late Quaternary in the Indian sector of Southern Ocean. Deep-Sea Res.II. http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.03.011i.

Martin, J.H., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., 1990. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. Global Biogeochem. Cy. 4, 5-12.

Menden-Deuer, S., Lessard, E.J., 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. Limnol. Oceanogr. 45(3), 569–579.

Metzl, N., 2009. Decadal increase of oceanic carbon dioxide in Southern Indian Ocean surface waters (1991–2007). Deep-Sea Res. II. doi:10.1016/j.dsr2.2008.12.007.

Michaels, A.F., Caron, D.A., Swanberg, N.R., Howse, F.A., Michaels, C.M., 1995. Planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda : abundance, biomass and vertical flux. J. Plankton Res. 17, 131–163.

Moal, J., Martin-Jezequel, V., Harris, R. P., Samain, J. F., Poulet, S. A., 1987. Interspecific and intraspecific variability of the chemical composition of marine phytoplankton. Oceanologica acta 10 (3), 339–346.

Moore, J.K., Abbott, M.R., 2000. Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean. J. Geophys. Res.-Oceans 105(C12), 28709-28722.

Movellan, A., 2013. Planktic foraminifer biomass and its effect on the biological carbon pump. Ph.D. Thesis, University of Angers, France.

Movellan, A., Schiebel, R., Zubkov, M. V., Smyth, A., Howa, H., 2012. Quantification of protein biomass of individual foraminifers using nano-spectrophotometry. Biogeosciences. doi:10.5194/bgd-9-6651-2012.

Moy, A. D., Howard, W.R., Bray, S.G., Trull, T. W., 2009. Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. Nature Geosci. 2, 276-280.

Neveux, J., Lantoine, F., 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. Deep-Sea Res. I, 40, 1747–1765.

Obata, A., Ishizaka, J., Endoh, M., 1996. Global verification of critical depth theory for phytoplankton bloom with climatological in situ temperature and satellite ocean color data. J. Geophys. Res. 101, 20657–20 667.

Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d'Ovidio, F., Cotté, C., Lee, J.-H., 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands : An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. J. Geophys. Res.-Oceans. doi:10.1002/2014JC010061.
Parslow, J.S., Boyd, P.W., Rintoul, S.R., Giffiths, F.B., 2001. À persistent subsurface chlorophyll maximum in the Interpolar Frontal Zone south of Australia : seasonal progression and implications for phytoplankton–light–nutrient interactions. J. Geophys. Res.-Oceans. doi:10.1029/2000JC000322.
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., Nedelec, F.H., Nielsdottir, 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., Zubkov, M.V., 2009. Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. Nature 457(7229), 577-580.
Pollard, R., Sanders, R., Lucas, M., Statham, P., 2007. The Crozet natural iron bloom and export experiment (CROZEX). Deep-Sea Res. II 54(18), 1905-1914.
Pollard, R.T., Bathmann, U., Dubischar, C., Read, J.F., Lucas, M., 2002. Zooplankton distribution and behaviour in the Southern Ocean from surveys with at owed Optical Plankton Counter. Deep-Sea Res. II 49, 3889–3915.
Salter, I., Schiebel, R., Ziveri, P., Movellan, A., Lampitt, R., Wolff, G.A., 2014. Carbonate counter pump stimulated by natural iron fertilization in the Polar Frontal Zone. Nature Geosci. doi:10.1038/NGEO2285.
Salter, I., Kemp, A.E.S., Moore, C.M., Lampitt, R.S., Wolff, G.A., Holtvoeth, J., 2012. Diatom resting spore ecology drives enhanced carbon export from a naturally iron fertilized bloom in the Southern Ocean. Global Biogeochem. Cy. http://dx.doi.org/10.1029/2010GB003977.
Sarmiento, J.L., Dunne, J., Armstrong, R.A., 2004. Do we now understand the Ocean's biological pump? U.S. JGOFS News l.12, 1–5.
Schiebel, R., 2002. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. Global Biogeochem. Cy. doi:10.1029/2001GB001459.
Schiebel, R., Hemleben, C., 2005. Modern Planktic foraminifera. Paläontologische Zeitschrift 79, 135-148.
Schiebel, R., Movellan, A., 2012. First-order estimate of the planktic foraminifer biomass in the modern ocean. Earth System Science Data 4, 75–89.
Schiebel, R., Hiller, B., Hemleben, C., 1995. Impacts of storms on recent planktic foraminiferal test production and CaCO3 flux in the North Atlantic at 47°N, 20°W (JGOFS). Mar. Micropaleontol. 26, 115–129.
Schiebel, R., Bijma, J., Hemleben, C., 1997. Population dynamics of the planktic foraminifer *Globigerina bulloides* from the eastern North Atlantic. Deep Sea Res. I 44(9), 1701-1713.
Schiebel R., Waniek J., Bork M., Hemleben C. 2001. Planktic foraminiferal production stimulated by chlorophyll redistribution and entrainment of nutrients. Deep-Sea Res. I 48, 721–740.
Schlitzer, R., 2015. Ocean Data View. http://www.awi-bremerhaven.de/Geo/ODV.
Smith, P., Krohn, R., Hermanson, G., Mallia, A., Provenzano, M., Fujimoto, E., Goeke, N., Olson, B.J., Klenk, D., 1985. Measurement of protein using bicinchoninic acid, Anal. Biochem. 150, 76–85.
Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2009. Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar current fronts : 1. Mean circumpolar paths. J. Geophys. Res., doi:10.1029/2008JC005108.
Srokosz, M. A., Quartly, G.D., 2013. The Madagascar Bloom: A serendipitous study. J. Geophys. Res. Oceans, 118, 14–25, doi:10.1029/2012JC008339.
Steinberg, D.K., Lomas, M.W., Cope, J.S., 2012. Long-term increase in mesozooplankton biomass in the Sargasso Sea: Linkage to climate and implications for food web dynamics and biogeochemical cycling. Global Biogeochem. Cy. doi:10.1029/2010GB004026.
Strathmann, R.R., 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. Limnol. Oceanogr. 12(3), 411–418.
Tyrrell, T., Merico, A., Waniek, J.J., Wong, C.S., Metzl, N., Whitney, F., 2005. Effect of seafloor depth and phytoplankton blooms in high-nitrate, low-chlorophyll (HNLC) regions. J. Geophys. Res. doi:10.1029/2005JG000041.
Zeebe, R.E., 2012. History of seawater carbonate chemistry, atmospheric CO2, and ocean acidification. Annu. Rev. Earth Pl. Sc. 40, 141-165.

Dans l'article Meilland et al. (sous presse) présenté ici, nous avions émis l'hypothèse que les différences de biomasse entre espèces puissent êtres liées à deux facteurs : 1) l'influence du développement ontogénique des individus ; 2) l'effet de l'architecture du test sur la biomasse individuelle des foraminifères. Afin d'aller plus loin dans cette hypothèse, nous avons pu approfondir notre raisonnement grâce aux récents travaux de Caromel *et al*. (sous presse), disponibles sur PANGEA (http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.841251). Pour 8 espèces différentes, le volume intra-test disponible pour le développement de la cellule (biovolume) de l'individu fut déterminé à différents stades de développement ontogénique : proloculus, juvéniles, néanics et adultes (Caromel *et al*., sous presse). L'analyse couplée du volume intra-test et de la taille des individus des 6 espèces rencontrées dans l'Austral Indien (parmi les 8 mesurées par Caromel *et al*., sous presse fait apparaître d'importantes différences de biovolume entre les espèces (Figure 4-1). Cet écart peut atteindre un facteur 4 pour les individus adultes (Figure 4-1 b.), et diminue pour devenir quasiment inexistant chez les juvéniles de petites tailles (< 120 µm ; Figure 4-1 a.).

La forte variabilité de la biomasse des foraminifères d'une taille inférieure à 200 µm qui présente un facteur d'environ 10 dans l'Océan Indien sud (Meilland et al., sous presse) ne peut donc pas s'expliquer par une variabilité de biovolume. Il pourrait s'agir alors d'un effet métabolique lié au stade de développement ontogénique.

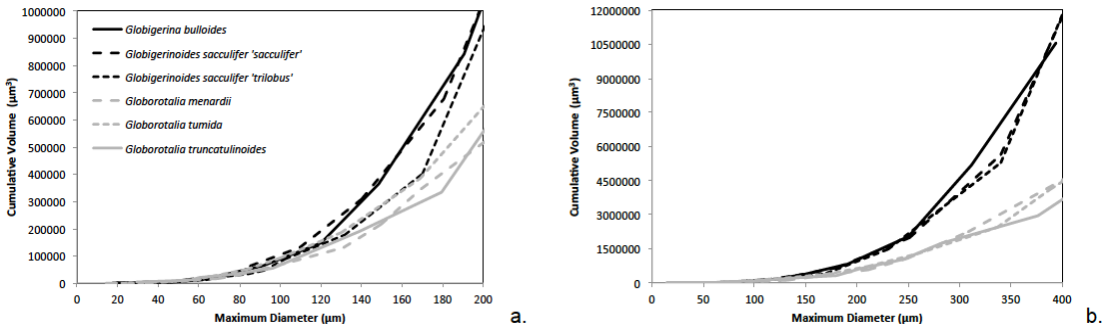


Figure 4-1 : Volume total de 6 espèces de foraminifères (volume des loges cumulé) en fonction du diamètre maximum des individus : a.) Jusqu'à 200 µm ; b.) Jusqu'à 400 µm. Données de Caromel *et al*. 2015

Les foraminifères planctoniques adultes à test sphérique, tel que *Globigerina bulloides* ont un volume interne plus grand que les espèces à test conique, telle que *Globorotalia truncatulinoides* (Figure 4-1). Par exemple, pour un individu de 179,35 µm, *G. truncatulinoides* a un volume de $3{,}35.10^5$ µm^3 ; en revanche, un foraminifère appartenant à l'espèce *G. bulloides*, d'une taille de 190,54 µm présente un volume de $8{,}40.10^5$ µm^3 ; soit plus de deux fois supérieur. Cette différence très marquée existe aussi avec les espèces à tests plus complexes et « aplatis », telle que *Globorotalia menardii*.

La différence d'un facteur 2 entre les biovolumes de *G. bulloides* et *G. truncatulinoides* (données de Caromel *et al*., sous presse) n'existe pas pour la biomasse, mesurée dans nos échantillons de l'Austral Indien. La droite de régression biomasse/taille, calculée à partir de nos données 2012-2014, est plus pentue et élevée chez *G. truncatulinoides* que chez *G.*

bulloides (Figure 4-2), ce qui indique de plus fortes valeurs de biomasse (+25 %) pour les individus adultes de *G. truncatulinoides* alors que leur biovolume est deux fois plus petit.

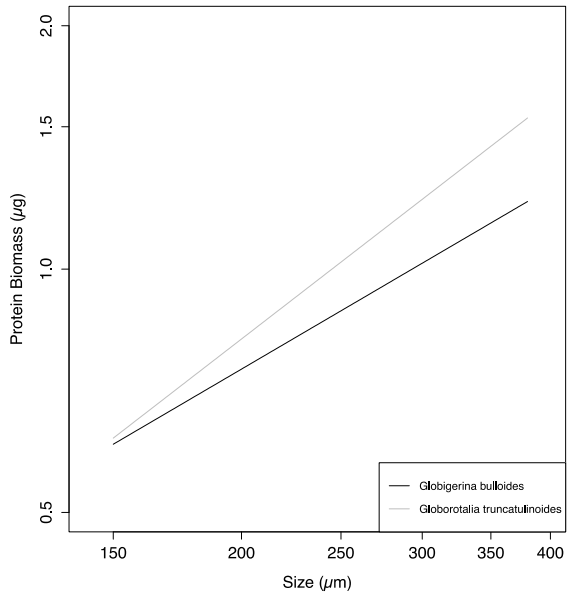


Figure 4-2 : Droites de régression de la biomasse protéique des foraminifères planctoniques de l'Austral Indien en fonction de leur taille : pour *G. bulloides*, n=146, R^2= 0.08057 ; pour *G. truncatulinoides*, n=15, R^2= 0.4292.

Une fois encore, cela remet en question l'une des hypothèses formulées dans l'article Meilland et al., a (sous presse), à savoir que les différences interspécifiques de biomasse pourraient s'expliquer par l'effet de l'architecture du test, c'est-à-dire le biovolume et la forme des tests des espèces considérées.

Cependant, il est important de noter que les mesures de biovolume (données de Caromel *et al.*, sous presse) n'ont été réalisées que sur un seul spécimen par espèce. Donc, afin d'invalider ou de confirmer notre hypothèse du rôle des biovolumes dans les différences interspécifiques de biomasse, il faudrait consolider les connaissances sur les biovolumes spécifiques des foraminifères en mesurant le biovolume d'un plus grand nombre d'individus par espèces, et en s'intéressant aux espèces particulières de différentes provinces océaniques (par exemple *Neogloboquadrina pachyderma*, espèce très présente dans l'Austral Indien, n'a pas été mesurée)..

Au vu des données disponibles, les différences interspécifiques de biomasse entre les individus adultes ne peuvent pas s'expliquer par l'architecture de leur test. Elles pourraient être liées à des différences de métabolismes propres à chaque espèce de foraminifères et/ou à leur régime alimentaire.

Afin de valider cette nouvelle hypothèse, il faudrait réaliser des coupes cytologiques des foraminifères présents dans nos échantillons. En effet, les coupes cytologiques permettent d'observer les contenues des vacuoles alimentaires d'une cellule de foraminifère (Hemleben et al., 1989). Cela nous permettrait de voir si le régime alimentaire d'une espèce donnée évolue en fonction des propriétés physico-chimiques et trophiques des masses d'eau où elle

vit et ainsi de pouvoir mieux apprécier les relations existantes entre communautés phytoplanctoniques et biomasse des foraminifères planctoniques (pour les herbivores).

4.1.3. Comparaison avec la biomasse des FP des hautes latitudes Nord

D'août à septembre 2014, j'ai eu l'occasion d'embarquer à bord du N/O Pourquoi Pas ? afin de participer à la mission océanographique MOCOSED, organisée par le SHOM (Service Hydrologiques et Océanographique de la Marine Nationale) pour prospecter la connexion de la Mer de Barents avec l'Atlantique Nord Est. Cette campagne à la mer m'a permis de collecter des échantillons de foraminifères vivants sur 7 stations d'un transect Sud-Nord, de Tromso (Norvège) au Sud du Svalbard (Figure 4-3). À partir de ces échantillons, j'ai analysé la biomasse de 600 foraminifères planctoniques appartenant principalement aux espèces *Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Turborotalia quinqueloba* et *Globigerinita uvula*.
L'assemblage total de la région s'est révélé être majoritairement composé d'individus de taille <350 µm. L'espèce dominante tout au long du transect est *G.uvula*, qui est remplacée par *T. quinqueloba* dans les eaux côtières du Sud du Svalbard (Hulot, 2015).
Ces nouvelles données de biomasse nous permettent aussi de compléter la base de données des foraminifères de MAREDAT (cf. Introduction générale) avec des échantillons prélevés dans les hautes latitudes Nord, à l'entrée de la Mer de Barents.

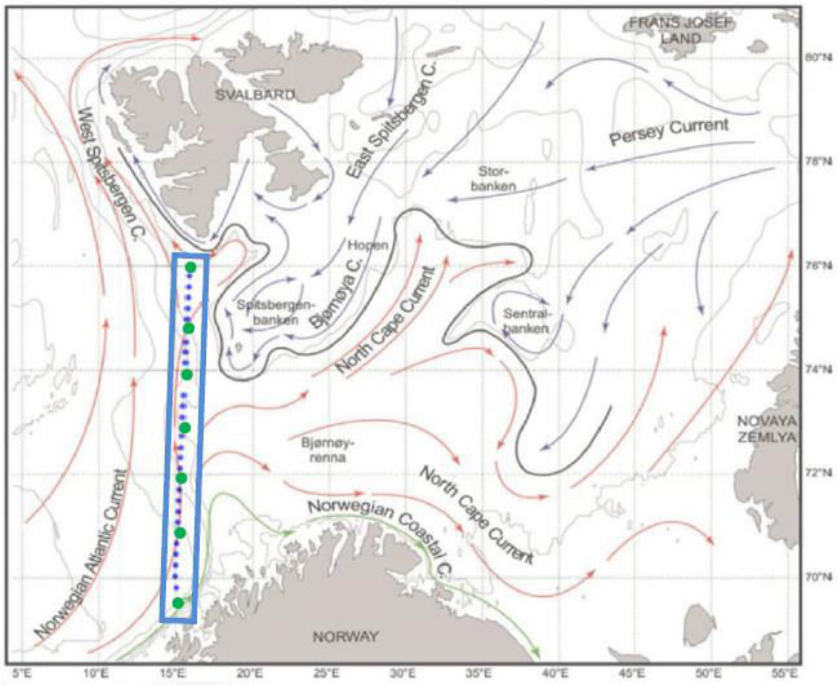


Figure 4-3 : Carte de prélèvements de la campagne MOCOSED 2014 (Hulot, 2005). Les points bleus correspondent aux prélèvements de bathysondes (CTD, O_2, couleur de l'eau, turbidité), les prélèvements de plancton (foraminifères) sont représentés par des points verts. L'ensemble de l'hydrologie de surface provient de la synthèse bibliographique de Solignac *et al.*, 2004 : front polaire (ligne noire continue) ; courants chauds (flèches rouges) et froids (flèches noires).

En globalité, les valeurs de biomasse mesurées sur les foraminifères planctoniques des hautes latitudes boréales sont dans la même gamme que celles des foraminifères planctoniques prélevés dans les hautes latitudes Sud (Figure 4-4).

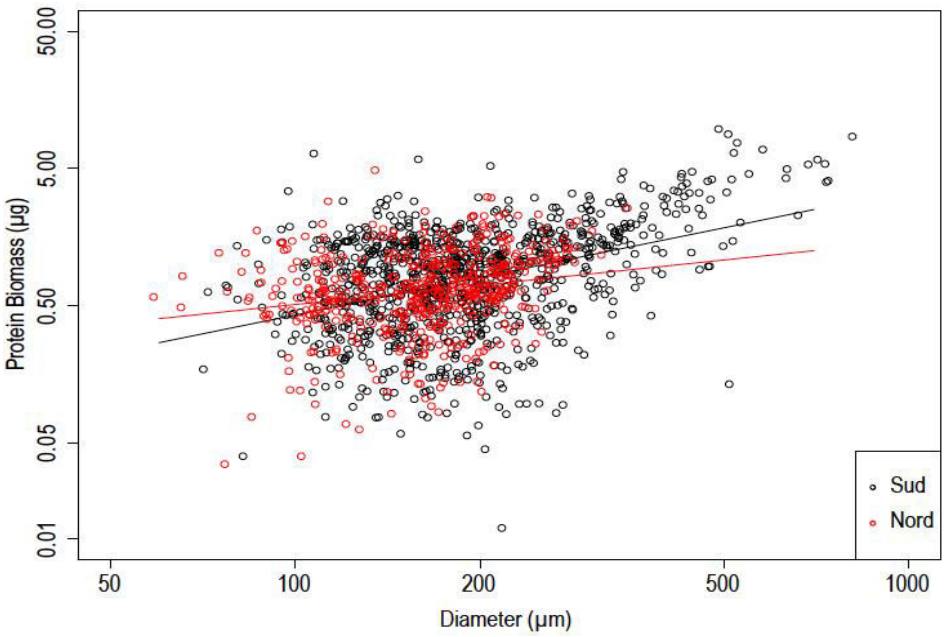


Figure 4-4 : Biomasse protéique des foraminifères planctoniques de l'Austral Indien (points noirs, n = 1441) et de la Mer de Barents (points rouges, n = 446). Les deux lignes de couleurs représentent les droites de régression pour chacun des sets de données.

Notons une fois encore la forte dispersion des points pour les foraminifères d'une taille inférieure à 200 µm qui, pour les échantillons de la Mer de Barents, représentent plus de 55 % des individus analysés. Cette forte dispersion pouvant être la résultante des différences de métabolisme chez les foraminifères juvéniles comme débattues au chapitre précédent. Les droites de régression (Figure 4-4) sont quant à elles légèrement différentes, mais semblent peu significatives.

Pour savoir si les biomasses protéiques déterminées dans l'hémisphère Nord sont significativement différentes de celles observées dans le Sud, nous avons effectué un test ANOVA. Nous nous sommes affranchis de l'effet « taille » en normalisant la biomasse protéique par la taille des individus (Meilland *et al*. a, soumis ; Movellan, 2013). Il apparaît alors que la biomasse protéique globale (toutes espèces confondues) des foraminifères planctoniques de la Mer de Barents est significativement différente (p-value = 0.0411) de celle de l'Austral Indien.

La biomasse globale des foraminifères planctoniques provenant des hautes latitudes Nord et Sud sont significativement différentes.

Pour préciser cette comparaison Nord-Sud de la biomasse des foraminifères, j'ai utilisé les données biomasse vs taille concernant les trois espèces les plus abondantes et communes dans les deux bases de données « Nord » et « Sud » : *G. bulloides*, *N. pachyderma* et *G. uvula* (Figure 4-5).

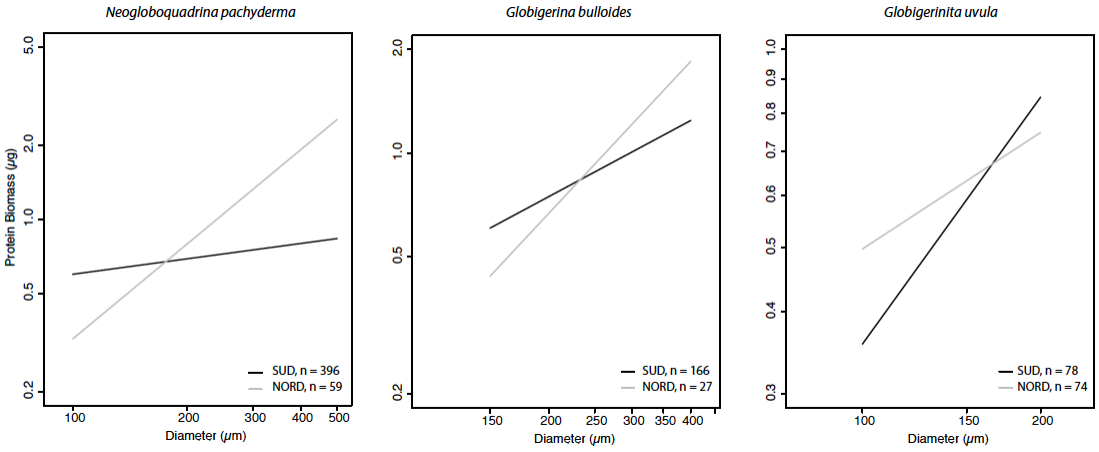


Figure 4-5 : Droites de régression de la biomasse par espèce en fonction de la taille des individus dans les deux zones d'étude. Les lignes grises représentent les données acquises en Mer de Barents et les lignes noires celles acquises dans l'Austral Indien.

Contrairement à la droite de régression de l'analyse globale des données biomasse vs taille (Figure 4-4), les droites de régression par espèce présentent des pentes très différences entre le Nord et le Sud. Un test ANOVA a été réalisé sur les biomasses normalisées par la taille afin de savoir si les différences observées par espèces entre le Nord et le Sud sont significatives ou non. Ces tests révèlent des différences de biomasse significatives entre le Nord et le Sud pour les espèces *G. bulloides* (p-value = 0.0797) et *G. uvula* (p-value = 9.85e-06). En revanche, pour l'espèce *N. pachyderma*, la forte p-value (= 0.655) ne nous permet pas de parler de différence significative.

La biomasse de G. bulloides *et de* G. uvula *est significativement différente entre les hautes latitudes Nord et Sud. Cela ne s'observe pas pour l'espèce* N. pachyderma. *Ces différences suggèrent une adaptation du métabolisme de* G. bulloides *et de* G. uvula *en fonction de la zone d'étude, ou, l'existence éventuelle de génotypes différents dans les deux hémisphères*.

D'après André *et al*. (2014), l'espèce *G. uvula* n'est représentée que par un seul génotype dans les latitudes polaires à subpolaires Sud, aucun individu n'a été génotypé dans le Nord. Par contre, les espèces *G. bulloides* et *N. pachyderma* sont représentées par plusieurs génotypes différents dans les deux hémisphères (Darling *et al*., 2006 ; Darling et Wade, 2008 ; André, 2013 ; André *et al*., 2014). Les génotypes peuvent s'insérer dans différentes niches écologiques, et ainsi être confrontés à diverses qualités de ressources nutritives, ce qui pourrait expliquer des variations intra-spécifiques de biomasse. Cette hypothèse pourrait se vérifier grâce à des analyses cytologiques couplées à des analyses génétiques des individus de différente biomasse. Mais la méthode permettant ces 3 analyses sur un même individu n'existe pas encore et est à développer.

4.1.4. Conclusions principales de l'étude de la biomasse : procédure de calcul de budget de C_{org}

Grâce à l'acquisition de données dans les hautes latitudes Sud et Nord, nous avons pu compléter la carte de la biomasse des foraminifères planctoniques publiée par Schiebel et Movellan (2012 ; Figure 4-6) et ainsi mieux contraindre la biomasse des foraminifères planctoniques à échelle océanique globale.

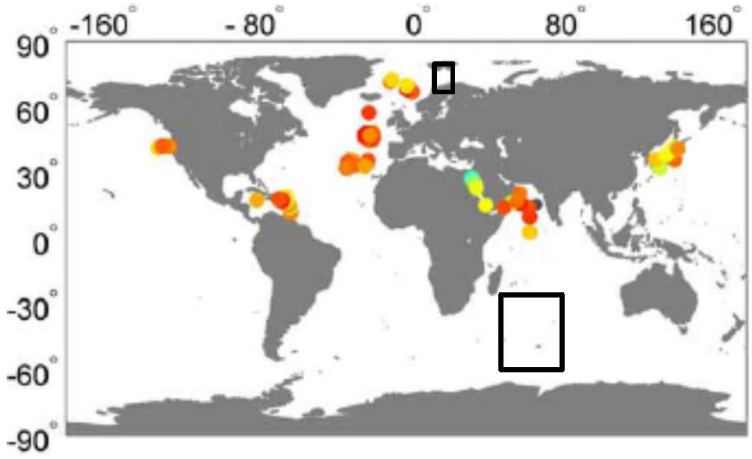


Figure 4-6 : Carte de la biomasse des foraminifères planctoniques issue de Schiebel et Movellan (2012). Les points de couleur illustrent les stations pour lesquelles la biomasse des foraminifères planctoniques a été calculée (droite de calibration biomasse vs taille) ou mesurée (Movellan, 2013). Les rectangles noirs représentent les zones d'études pour lesquelles nous avons mesuré directement la biomasse des foraminifères planctoniques dans l'Océan Indien Sud, et dans la Mer de Barents.

Nous avons explicité des différences significatives de biomasse entre espèces, entre années, mais aussi entre zones géographiques. Ces différences peuvent être attribuées à un effet vital (stade ontogénique, métabolisme de l'adulte, génotypes, architecture du test...), mais aussi à un effet de la production primaire locale (Meilland *et al*. a, soumis).

Grâce à la grande taille de notre base de données, des droites de régression « biomasse vs taille » ont pu être calculées globalement, par espèce de foraminifères planctoniques, et par zone géographique. Ces droites peuvent être utilisées comme des droites de calibration permettant de calculer la biomasse d'un individu connaissant sa taille (paramètre facilement accessible, et le seul accessible sur les individus morts). En utilisant le contenu protéique des foraminifères comme proxy du C_{org}, il sera donc possible d'estimer les flux de C_{org} induits par les foraminifères planctoniques dans l'Austral Indien. Ces budgets calculés seront alors des sous-estimations dont nous ne pouvons pas encore estimer l'ampleur.

Les équations de droites de calibration biomasse vs taille ont été calculées pour les espèces les plus abondantes dans nos échantillons de l'Austral Indien : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerina bulloides* et *Globigerinita uvula* (Figure 4-7). Après avoir observé une distribution extrêmement éparse pour les foraminifères d'une taille inférieure à 200 µm (Meilland *et al*. a, soumis), nous avons décidé de n'établir les droites de calibration qu'au-delà de cette limite pour les espèces *N*. *pachyderma* et *G*. *bulloides*. Pour *G*. *uvula*, espèce de

petite taille (4 individus seulement > 200µm), nous avons retenu tous les individus pour déterminer la droite de calibration.

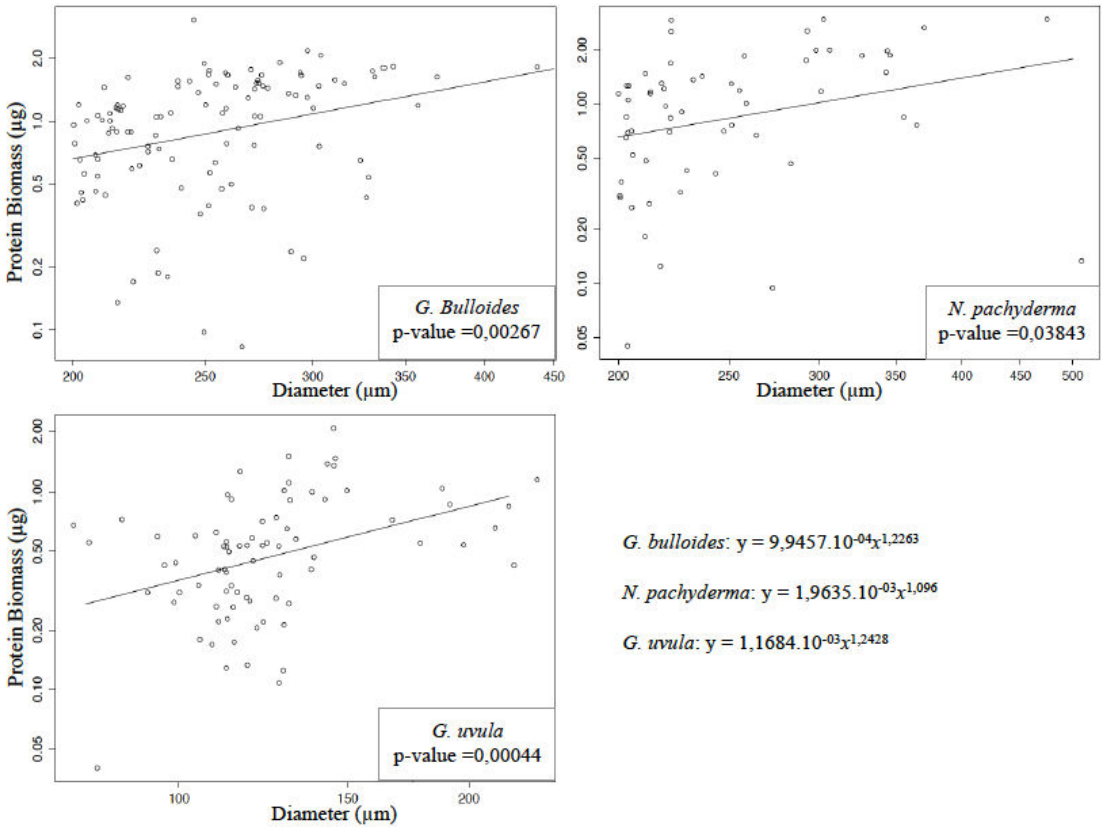


Figure 4-7 : Distribution de la biomasse des foraminifères en fonction de leur taille, par espèce ; droite de régression et équation de droite par espèce.

Afin de calculer des estimations globales des budgets de C_{org} pour l'Austral Indien, nous avons établi une équation de droite pluri-espèces. Celle-ci a été calculée en tenant compte des données biomasse vs taille des individus de toutes les espèces analysées, mais d'une taille supérieure à 200 µm.

$$y_i = 5.10^{-05} x_i^{1,7675}$$

y_i : biomasse protéique d'un individu de foraminifère planctonique en µg.
x_i : diamètre minimum d'un individu de foraminifère planctonique en µm.

Connaissant la densité de population (par comptage optique) et la répartition de taille au sein de cette population (par analyse morphométrique : granulométrie ou microscopie automatisée), la biomasse totale de la population pourra être calculée ($\Sigma\ y_i$). Cette biomasse protéique totale étant considérée comme un proxy de la production de C_{org}, cette équation peut être retenue afin de réaliser une première approximation des budgets de C_{org} pour l'ensemble de l'assemblage.

Grâce à l'ensemble de ces équations (globale et par espèce), il sera possible de reconstituer la biomasse des foraminifères planctoniques à partir de la taille des tests uniquement, et d'estimer des paléo budgets de C_{org} au Sud de l'Océan Indien.

Afin d'affiner les budgets de C_{org} et de mieux contraindre le « proxy » biomasse protéique, il sera impératif d'effectuer des mesures directes de C_{org} sur plusieurs espèces de foraminifères planctoniques. Effectuer des coupes cytologiques serait aussi une valeur ajoutée à ce travail ; nous pourrions améliorer les calculs de budgets de C_{org} en quantifiant par exemple les gouttelettes lipidiques, et en regardant si la concentration des lipides varie d'une espèce à l'autre ou dans des conditions trophiques différentes. Il faudrait aussi quantifier la biomasse contenue dans le revêtement organique des tests qui ne peut être quantifié via la méthode du BCA puisqu'il est contenu dans la paroi calcique, non détruite lors des analyses.

4.2. Masse calcique individuelle des foraminifères planctoniques affectée par les conditions trophiques dans la partie Australe de l'Océan Indien [30° S-60°S]

4.2.1. Introduction à l'étude du carbone inorganique produit par les foraminifères

Le processus de calcification engendre le relargage de CO_2 dans l'atmosphère (Zeebe et Wolf-Gladrow 2001). Chez les foraminifères planctoniques, chaque atome de carbone utilisé pour la formation de la calcite entraîne la libération d'un atome de C sous la forme de CO_2. Sur une échelle de temps courte, ce processus a un effet nul sur la pompe biologique du carbone. En revanche sur une échelle de temps géologique longue, grâce à la sédimentation des individus, le carbone (C_{inorg}) stocké dans les coquilles est exporté et piégé dans l'océan profond et/ou les sédiments. Cela constitue alors un export réel de carbone et contribue fortement à la pompe du C océanique.

De nombreux paramètres sont susceptibles d'affecter le processus de calcification des foraminifères, à commencer par les fluctuations dans la chimie des carbonates induites par la variation de la $[CO_2]_{atm}$ (Erez, 2003, Feely *et al*., 2004 ;). L'Océan Austral présente de forts gradients dans la chimie des carbonates, dans la production primaire, la température, les nutriments au rôle important pour le pH, et il contient plus de 40 % du CO_2 océanique d'origine anthropique (Feely *et al*., 2004 ; Chapitre 1), d'où notre intérêt très fort pour cette région.

Sur l'ensemble des échantillons prélevés sur 19 stations durant trois années consécutives (2012 – 2014), nous avons mesuré la masse des coquilles sur les mêmes individus que ceux analysés pour les mesures de biomasse protéique (Chapitre 4.1.2). On obtient donc ainsi la masse calcique d'individus prélevés vivants. Cette notion sera importante pour la compréhension de la suite. En effet, quand le foraminifère est vivant, il maintient aux abords de sa paroi calcique un pH élevé censé le protéger et l'aider à calcifier (De Nooijer *et al*., 2009). Ces observations, faites pour des foraminifères benthiques sont probablement applicables aux espèces planctoniques.

Malgré une probable « protection » de la paroi calcique par de la matière organique, plusieurs espèces de foraminifères planctoniques ont montré une réduction de la calcification corrélée à de faibles pH et $[CO_3^{2-}]$ océanique (Spero *et al*., 1997 ; Bijma *et al*., 1999, 2002 ; Wolf-Gladrow *et al*., 1999 ; Russell *et al*., 2004 ; Lombard *et al*., 2010 ; Manno *et al*., 2012).

Un grand nombre d'études fut mené sur le lien entre le poids des coquilles et les concentrations en carbonates, mais une seule étude fut conduite sur des échantillons de filets à plancton, donc sur des individus vivants (Beer *et al*. 2010).

L'objectif de ce chapitre est d'observer l'impact éventuel des conditions trophiques sur la calcification et le test calcique des foraminifères planctoniques vivants de l'Austral Indien, issus de prélèvements in situ au filet à plancton.

4.2.2. Méthode de mesure de la masse calcique individuelle des foraminifères planctoniques

La collecte des foraminifères planctoniques par filet à plancton permet de récolter des individus vivants de toutes les espèces présentes dans la zone d'étude (4.1.2 ; Meilland *et al*. a, soumis). À partir de ces échantillons, les foraminifères planctoniques, dont la biomasse a été mesurée, ont été pesés individuellement sur une microbalance de précision (0,1µg ; Mettler Toledo XP2U) dans une salle de pesage sous contrôle des paramètres de température et d'humidité.

Chaque coquille est donc traitée une fois vidée de sa cellule (suite à l'extraction de protéines par la méthode BCA), séchée, et disposée dans une capsule en aluminium. Afin d'éviter un biais lors de la pesée, chaque individu a été soumis à une acclimatation de 24 h dans la salle de pesage. Cette « acclimatation » a permis aux coquilles de s'équilibrer avec l'humidité ambiante, les coquilles étant poreuses. Trois pesées ont été effectuées pour chaque test de foraminifère, afin d'éviter des biais de pesage, des poussières pouvant tomber dans les capsules. Le calcul de la moyenne de ces 3 pesées permet ainsi d'obtenir une valeur de poids plus exacte pour chaque individu

L'analyse morphométrique s'est faite grâce à des photographies prises au microscope semi-automatique et analysées avec le logiciel analySIS-OLYMPUS (Bollmann *et al*., 2004 ; Clayton *et al*., 2009). L'ensemble de ces mesures a pu être réalisé sur un ensemble de 1 147 individus au total dont 454 individus échantillonnés en 2012, 293 en 2013 puis 400 en 2014. La liste des stations échantillonnées est présentée dans la Table 1. de l'article Meilland *et al*., soumis (chapitre 4.1.2).

Afin de vérifier le bon état de la structure calcique des tests de foraminifères planctoniques, nous avons effectué une série de photos au microscope électronique à balayage (MEB) sur un échantillon représentatif de nos assemblages. On observe une majorité de foraminifères aux coquilles extrêmement bien conservées, d'autres à l'aspect « encroûté », mais aussi, la présence de quelques disques de dissolution sur certains individus (Plate 1 et 2, Annexe 4).

4.2.3. Observations globales – interannualité de la masse des foraminifères planctoniques.

La masse de calcite des foraminifères planctoniques est positivement corrélée à la taille des individus avec un $R^2 = 0{,}533$ et une p-value : < 2.2e-16 (Figure 4-8). Les individus d'une taille inférieure à 200 µm ont des poids plus variables que les individus de grande taille, mais cela est bien moins marqué que dans la relation biomasse vs taille. La corrélation masse/taille est meilleure que celle entre biomasse protéique et taille, pour toutes les classes de taille.

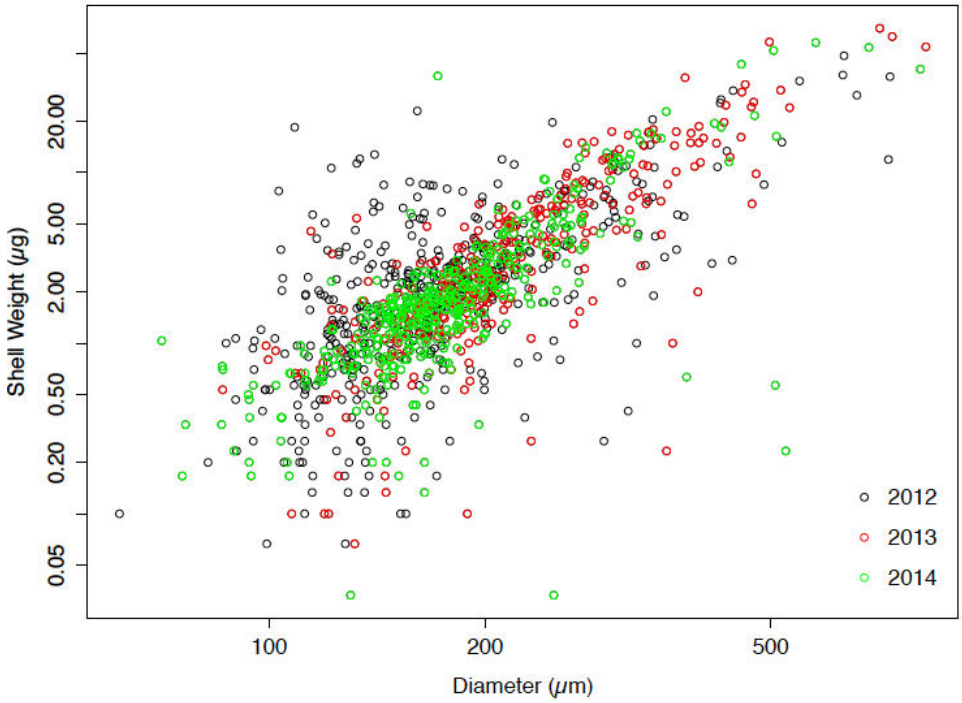


Figure 4-8 : Variation du poids de calcite individuel des foraminifères planctoniques en fonction de la taille des individus. Sont représentés ici les individus de toutes espèces, toutes stations et toutes années confondues (n =1147, R^2 = 0,533, p-value : < 2.2e-16).

Chacune des trois années échantillonnées (2012, 2013 et 2014) montre une corrélation significative entre masse des tests et diamètre (Tableau 4-1).

Tableau 4-1 : Corrélation annuelle entre taille et poids du test, toutes espèces confondues.

	2012	2013	2014
Nombre de mesures	454	296	400
R2	0.4069	0,6531	0,5733
p-value	<2e-16	<2e-16	<2e-16

La plus forte corrélation entre taille et poids du test est observée en 2013, lors de l'échantillonnage du transect Ouest.

Afin d'observer s'il existe des différences significatives de masses de tests d'une année à l'autre, des analyses statistiques ont été réalisées en utilisant le poids des individus normalisé par leur diamètre minimum (selon Beer *et al*., 2010a). La normalisation du poids du test par sa taille permet de s'affranchir d'un éventuel effet d'échantillonnage (un plus grand nombre de grands individus une année que l'autre par exemple). L'hypothèse testée est la suivante : la masse normalisée des tests de foraminifères planctoniques est-elle identique en fonction des années ?

Un simple test ANOVA révèle une différence significative de la masse des foraminifères (toutes espèces confondues) entre les années 2013 et 2014 (p-value = 0.00065) ainsi qu'entre 2012 et 2013 (p-value = 0.0001542). Il n'existe en revanche pas de différences significatives de poids normalisé par la taille entre 2012 et 2014 (p-value = 0.947).

La masse calcique des tests des foraminifères planctoniques est fortement corrélée au diamètre minimum des tests. Cette relation présente une variabilité interannuelle significative.

4.2.4 Variabilité inter- et intra-spécifique de la masse calcique des tests

Les différentes espèces de foraminifères planctoniques se caractérisent par leurs propriétés morphologiques : nombre de loges, agencement, perforation (micro/macro-perforées), mais aussi par la finesse apparente de la coquille (Hemleben *et al.*, 2012). L'ensemble de ces paramètres pourrait justifier des différences de poids normalisés par la taille, entre les espèces.

Nous avons testé cette hypothèse à l'aide d'une ANOVA sur les espèces les plus abondantes de nos échantillons : *Globigerina bulloides*, *Neogloboquadrina pachyderma* et *Globigerinita uvula*.

Lorsque l'on compare la masse calcique normalisée par la taille de *N. pachyderma* et celle de *G. bulloides*, on observe une différence significative (p-value = 5.945e-09). Cette différence est aussi significative entre *N. pachyderma* et *G. uvula* (p-value =0.002196) et entre *G. bulloides* et *G. uvula* (p-value = 5.504e-09).

Le poids normalisé par la taille des tests varie significativement en fonction de l'espèce de foraminifère planctonique. La masse de coquille normalisée par la taille pour les espèces G. bulloides, G. uvula *et* N. pachyderma *est respectivement de : 1,17.10^{-2} µg/µm, 5,38.10^{-3} µg/µm et 8,89.10^{-3} µg/µm.*

Au sein d'une même espèce, le poids normalisé par la taille peut présenter des différences significatives entre années (Tableau 4-1).

Tableau 4-2 : Evaluation des différences de poids normalisé par la taille entre années au sein d'une même espèce, calculées par un test Anova. Les cases grisées soulignent les situations pour lesquelles les différences sont significatives (p-value < 0,05).

p-value	*N. pachyderma*	*G. bulloides*	*G. uvula*
2012 vs 2013	0.3657	1.943e-13	0.000463
2012 vs 2014	0.1161	2.382e-05	0.9476
2013 vs 2014	0.7858	0.01298	0.1679

Les poids normalisés des tests de *N. pachyderma* sont statistiquement stables (8,89.10^{-3} µg/µm) pour les trois années d'échantillonnages. La masse de *G. bulloides* varie fortement entre les trois années analysées, en témoigne les p-values extrêmement faibles de la Tableau 4-1. *G. uvula* présente des poids normalisés significativement différents entre 2012 et 2013 ; ils semblent stables entre 2013 et 2014.

Le poids normalisé par la taille des tests peut varier significativement au sein d'une même espèce de foraminifère planctonique en fonction de l'année d'échantillonnage, mais cette variation interannuelle ne concerne pas toutes les espèces. Les différences significatives du poids normalisé par la taille en fonction de l'année et par espèce suggèrent un impact des paramètres environnementaux sur le processus de calcification des coquilles.

4.2.5 Masse calcique normalisée par la taille en fonction des paramètres environnementaux.

La calcification des foraminifères planctoniques est affectée par la variabilité de la chimie des carbonates dans l'océan. Pour contraindre la variabilité du poids normalisé de *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerina bulloides* et *Globigerinita uvula*, nous l'avons comparée avec les paramètres physico-chimiques tels que l'alcalinité totale, le carbone inorganique dissous (DIC) et le pH.

Pour observer rapidement les variables intéressantes à tester, nous avons fait une analyse statistique en composantes principales (ACP) avec rotation (VARIMAX, Annexe 5), ce qui permet de confronter la base de données à l'ensemble des variables. La rotation VARIMAX fait tourner les axes en préservant leur orthogonalité. Elle cherche à maximiser la variance des corrélations dans chaque colonne de notre base de données.

Il est ainsi possible de faire ressortir très clairement les variables pertinentes à approfondir pour contraindre au mieux ce qui affecte le poids normalisé des foraminifères planctoniques. Les résultats de l'analyse ACP (Annexe 5) nous confirment le fort impact des variables environnementales, température et carbone inorganique dissous (DIC), qui varient entre les années et le lieu d'échantillonnage, notamment avec la latitude. Par contre, la salinité n'affecte pas le poids des tests de foraminifères d'après l'analyse ACP.

4.2.5.1 Masse calcique normalisée par la taille en fonction du DIC.

En 2012, pour l'espèce *N. pachyderma*, il n'existe aucun lien significatif entre le poids normalisé et le DIC (p-value = 0.7175). Idem en 2014 où l'on n'observe aucune relation (p-value = 0.1231). En revanche, en 2013, le DIC explique plus de 22 % de la distribution du poids normalisé de *N. pachyderma* avec un lien fort entre les concentrations en DIC et le poids normalisé (R^2 = 0.2212, p-value = 7.4e-04, n = 48). Il existe une diminution significative du poids des foraminifères, corrélée à une augmentation du DIC en 2013 (Figure 4-9).

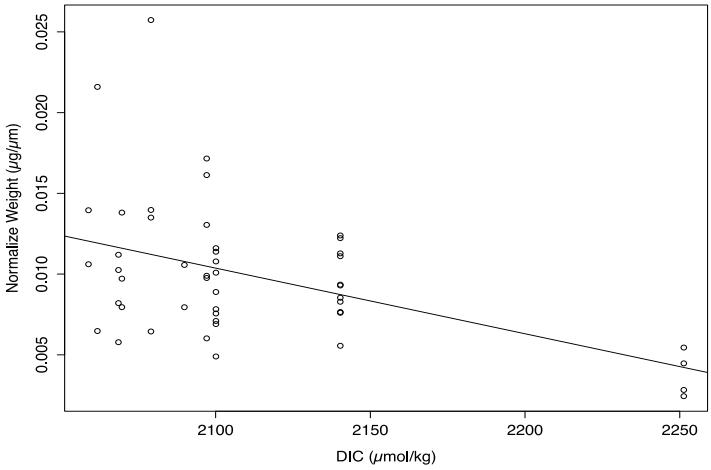


Figure 4-9 : Variabilité de la masse des tests normalisée par la taille, en fonction de la concentration en DIC chez *Neogloboquadrina pachyderma* pour l'année 2013 (R^2 = 0.2212, p-value = 7.4e-04, n = 48).

Pour l'espèce *G. bulloides*, il n'existe pas de lien significatif entre poids normalisé et DIC pour l'année 2012 (p-value = 0.0945), idem pour 2013 (p-value = 0.1008). En 2014, on observe, en revanche, un fort lien entre les concentrations en DIC et le poids normalisé des individus puisque la concentration en DIC explique plus de 32 % de la distribution du poids (n = 51). La p-value extrêmement faible, avec une valeur de 1.237e-05, témoigne de la force de la relation. Contrairement à ce que l'on observe pour *N. pachyderma*, le poids normalisé de *G. bulloides* augmente significativement avec l'augmentation du DIC, en 2014.

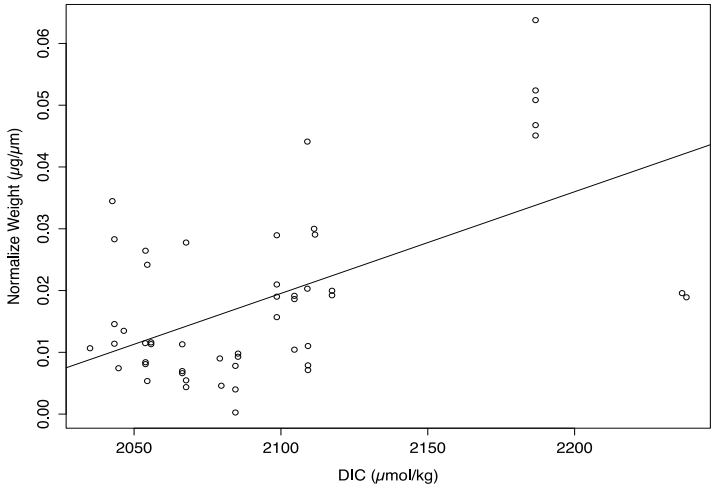


Figure 4-10 : Variabilité de la masse des tests normalisée par la taille, en fonction de la concentration en DIC chez *Globigerina bulloides* en 2014 (R^2 = 0.3255, p-value = 1.237e-05, n = 51).

Pour l'espèce *G. uvula*, il n'existe pas de relation particulière entre la concentration en DIC et le poids normalisé des individus en 2012, idem en 2013. Le nombre d'individus analysé étant trop faible en 2014 (n = 2), nous n'avons pas effectué d'analyse statistique.

L'effet de la concentration en DIC sur la masse normalisée des foraminifères planctoniques est notable, mais n'est pas systématique. L'impact observé n'est cependant pas le même en fonction des espèces analysées puisque le poids normalisé a tendance à augmenter (G. bulloides) ou à diminuer (N. pachyderma) avec une hausse de la [DIC].

4.2.5.2 Masse calcique normalisée par la taille en fonction de la zone géographique.

Lorsque l'on observe la distribution du poids normalisé par la taille en fonction de la zone géographique de l'échantillonnage et par année, on observe pour *G. bulloides*, des valeurs significativement plus fortes dans la Zone Frontale Polaire (PFZ) et la Zone Antarctique (AAZ) que dans la Zone Subtropicale (STZ) ou la Zone Sub-Antarctique (SAZ). Cela concerne les années 2013 et 2014 (Figure 4-11).

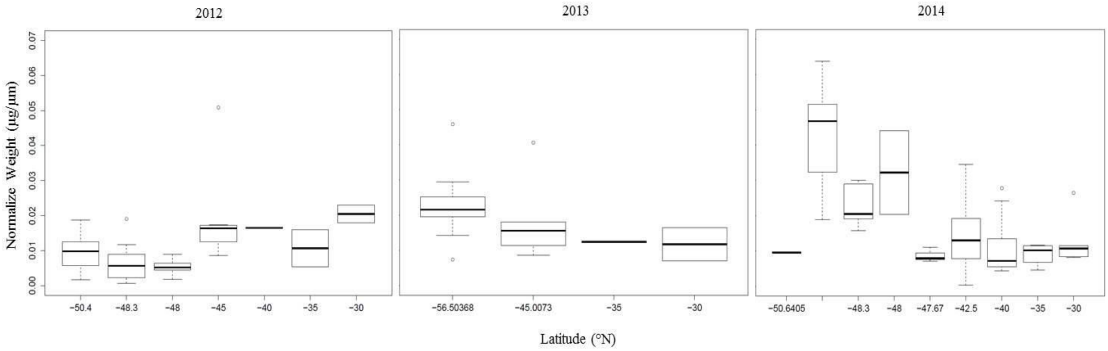


Figure 4-11 : Variabilité du poids normalisé par la taille chez l'espèce *Globigerina bulloides*, en fonction de la latitude et de l'année, analysée par des box plots (ligne noire = médiane, limite de boîte = 50 % ; droite pointillée = 100 % (valeurs maximales)).

Pour l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* la masse normalisée des individus en 2012 semble être plus forte entre 45 et 30° Sud (Figure 4-12). En 2013, le poids normalisé de *N. pachyderma* décroît légèrement avec l'augmentation de la latitude, mais cela n'est pas significatif. Aucune tendance n'est à noter pour l'année 2014.

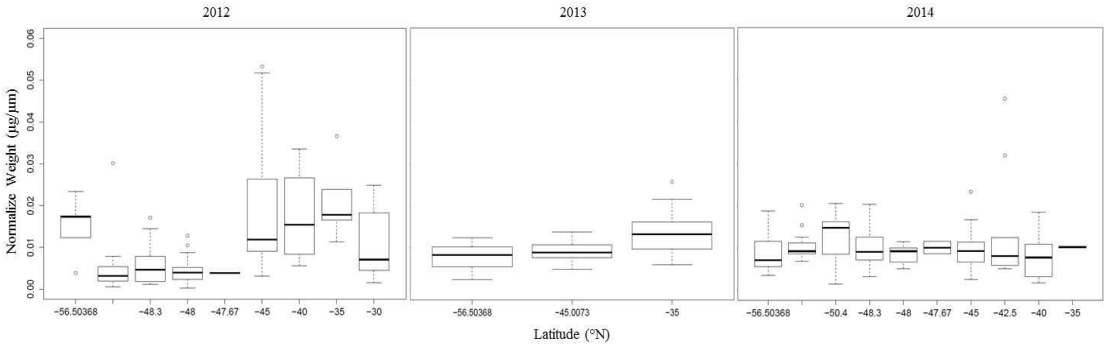


Figure 4-12 : Variabilité du poids normalisé par la taille chez l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* en fonction de la latitude et de l'année, analysée par des box plots.

Les résultats présentés ci-dessus suggèrent que l'impact des paramètres environnementaux sur la calcification des foraminifères planctoniques dépend de l'espèce.

4.2.6 Discussion sur les résultats de l'étude de la masse calcique des foraminifères.

La première étape de cette étude fut une observation optique des coquilles au MEB. La bonne qualité globale de la structure calcique des foraminifères de notre étude suggère un bon état de vitalité des individus. La présence ponctuelle de disques de dissolution des tests, comme observée lors de nos analyses, a été précédemment décrite et étudiée par Constandache *et al*., 2013 pour l'espèce *G. bulloides*. Ils décrivent un processus de dissolution de la coquille par une « attaque » des pores, de l'extérieur de la coquille vers l'intérieur. Il s'agit d'un phénomène courant et bien décrit dans la littérature. Cela peut s'expliquer par la valeur de pH de l'eau, mais aussi par la profondeur d'échantillonnage et l'état (vivant ou mort) du foraminifère.

La variabilité interannuelle de la masse calcique normalisée des individus peut s'expliquer par la chimie des carbonates qui influence le processus de calcification des foraminifères planctoniques (Zeebe and Wolf-Gladrow 2001 ; Erez, 2003). Cette chimie évolue dans l'océan d'une année à l'autre, d'une zone océanique à l'autre. Les foraminifères se développent et calcifient donc dans des conditions différentes en fonction du lieu et du moment de croissance, enregistrant le signal de leur milieu de vie.

La variabilité interspécifique des masses normalisées de calcite des tests s'explique par des différences de la structure du test entre les espèces. Une architecture interne « complexe » telle que celle que l'on observe pour le test conique de *Globigerinita uvula* par exemple, rendra le foraminifère plus lourd pour une taille donnée. Inversement, le test non conique de *G. bulloides* présente une masse normalisée par la taille plus faible.

Cette variabilité interspécifique pourrait aussi être induite par le processus de calcification des individus qui se révèle différent entre espèces (Marr *et al*., 2011 ; Beer *et al*., 2009, De Vargas *et al*., 1999). Une étude récente (Steinhardt *et al*., 2015) témoigne par exemple de différences significatives dans le processus de construction du cortex et de la croûte entre 3 espèces de foraminifères planctoniques (*Globorotalia scitula*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Pulleniatina obliquiloculata*).

La variabilité du poids normalisé par la taille en fonction des paramètres physico-chimiques (DIC) peut aussi être expliquée par des différences dans le processus de calcification entre les espèces, mais également par des effets biologiques ou écologiques. Dans nos échantillons, la corrélation entre masse du test et DIC sont différentes entre espèces, positive pour l'espèce *G. bulloides* en 2014 et négative pour *N. pachyderma* en 2013. Ce type d'observation a déjà été fait sur deux espèces de foraminifères planctoniques, *G. bulloides* et *Globigerina ruber*, prélevés dans des filets à plancton dans la Mer d'Arabie, qui témoignent d'une variabilité inter et intra-spécifique (Beer et al. 2010). Ces auteurs observent une corrélation positive entre poids normalisé et concentration en carbonates pour l'espèce *G. bulloides* (non symbiotique) et une corrélation négative avec *G. ruber* (symbiotique). Mais ils précisent que les paramètres physico-chimiques (carbonates) ne seraient pas le facteur prédominant dans le contrôle de la masse des individus.

La masse calcique des foraminifères normalisée par la taille a aussi déjà été étudiée préalablement en fonction du DIC dans une étude de Aldridge *et al*. (2012) pour l'espèce *G. bulloides*. En utilisant le DIC, l'alcalinité totale, la température, la pression et certains

nutriments (silicates, phosphates), ces auteurs ont pu calculer la [CO_3^{2-}]. Dans le cadre de leur étude, les carbonates semblent avoir un impact sur le poids normalisé de l'espèce. Ils observent aussi une corrélation entre la masse des individus et la concentration en phosphates, qui agirait comme inhibiteur de calcification chez *G. bulloides*. Notre étude, au Sud de l'Océan Indien, se fait dans une zone « HNLC » (Chapitre 1). Cela signifie que les concentrations en nutriments sont élevées, notamment pour les phosphates. Or, on observe des poids normalisés par la taille plus forts pour *G. bulloides* dans la zone HNLC justement, pour les plus fortes latitudes (Figure 4-11). Les conclusions d'Aldridge *et al*. (2012) ne sont donc pas vérifiées dans notre zone d'étude.

Concernant la variabilité du poids des coquilles en fonction de la zone d'étude, Schiebel *et al*., (2007) témoignent d'une différence de poids de coquille de *G. bulloides* et *G. glutinata* en fonction de la [CO_3^{2-}] qui varie entre les régions (Atlantique du Nord et Mer d'Arabie) et entre différentes saisons. Cela corrobore nos résultats. Malheureusement, il nous manque des données de [CO_3^{2-}] pour comparer nos résultats avec les résultats de Schiebel *et al*. (2007).

Il résulte de cette discussion que, dans notre zone d'étude :

Le facteur de contrôle principal de la masse calcique des foraminifères planctoniques vivants, réside principalement dans le métabolisme des espèces et dans leurs processus de calcification. Il existe cependant un impact certain de la chimie des carbonates dans ce processus puisqu'il existe des corrélations significatives entre la masse des foraminifères et le DIC.

Afin de compléter ce travail de recherche, il serait pertinent d'effectuer des mesures isotopiques sur les coquilles, et de les comparer aux paramètres physico-chimiques. Cela nous permettrait de suivre l'évolution des rapports, Mg/Ca par exemple, dans les coquilles en fonction de la chimie des carbonates (teneur en DIC par exemple). Il faudrait aussi bien entendu calculer les concentrations en carbonates, comparer les masses normalisées calciques avec les teneurs en différents nutriments. Il semble indispensable d'obtenir les données de CO_3^{2-} et de HCO_3^- des milieux de croissance des foraminifères pour observer leurs effets éventuels sur la calcification et faire ainsi des comparaisons avec les données de la littérature (Schiebel et al., 2007 ; Beer et al., 2010)

De nombreuses expériences en culture sont déjà en cours dans les laboratoires spécialistes (Wrigley institute, USA, par exemple). Poursuivre ces recherches semble indispensable pour percer les secrets de la calcification.

4.2.7. Conclusions principales de notre étude sur la masse des tests de foraminifères planctoniques.

L'analyse de la masse des tests des foraminifères planctoniques dans notre zone d'étude permet de mettre en évidence l'existence d'une variabilité inter/intra-spécifique, régionale et interannuelle du poids des coquilles.

Le recoupement de nos résultats avec les informations disponibles dans la littérature suggère que la masse des individus et leurs processus de calcification dépendent principalement du

métabolisme des espèces de foraminifères étudiées et de leurs rapports à la variabilité de la chimie des carbonates.

Cette étude ne nous permet pas de définir une règle précise quant à la variabilité de la masse du test des individus en fonction des paramètres environnementaux ou physico-chimiques puisque l'on observe des corrélations positives ou négatives en fonction des espèces étudiées. La masse ou la taille des foraminifères ne peuvent donc pas être utilisées comme un « proxy » de l'évolution de la chimie des carbonates océaniques moderne, ou dans le passé.

Pour les calculs de budgets de C_{inorg}, en revanche, l'absence de variabilité interannuelle de la masse du test normalisé par la taille chez l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* nous permet de proposer une équation de droite de calibration masse/taille très fiable pour notre zone d'étude :

$$y_{i\ N.pachyderma} = 8.458953.10^{-05} x_{i\ N.pachyderma}{}^{1.9207}$$

y_i : masse d'un individu de *N. pachyderma* en µg.
x_i : diamètre minimum d'un individu de *N. pachyderma* en µm.

Les équations de droite pour *G. bulloides* et *G. uvula* seront moins précises puisque l'on observe une plus forte variabilité du poids des coquilles (variabilité interannuelle). Elles permettront cependant une estimation du budget de C_{inorg} spécifique plus précis que si on utilisait l'équation tenant compte de toutes les espèces confondues.

$$y_{i\ G.bulloides} = 5.3.10^{-06} x_{i\ G.bulloides}{}^{2.4750}$$

$$y_{i\ G.uvula} = 7.92229.10^{-08} x_{i\ G.uvula}{}^{3.307}$$

Afin de calculer des estimations globales des budgets de C_{inorg} pour l'Austral Indien, nous avons établi une équation de droite pluri-espèces. Celle-ci tient compte de la masse calcique des individus de toutes les espèces analysées.

$$y_i = 2.043339.10^{-05} x_i^{2.20372}$$

Connaissant la densité de population (par comptage optique) et la répartition de taille au sein de cette population (par analyse morphométrique : granulométrie ou microscopie automatisée), la masse calcique totale de la population pourra être calculée ($\Sigma\ y_i$). Cette masse calcique étant considérée comme un proxy de la production de C_{inorg}, cette équation peut être retenue afin de réaliser une première approximation des budgets de C_{inorg} pour l'ensemble de l'assemblage, au Sud de l'Océan Indien.

Grâce à l'ensemble de ces équations, il sera possible de reconstituer, globalement ou avec précision (*N. pachyderma*), les budgets de C_{inorg} des foraminifères planctoniques à partir de la taille des tests uniquement, et d'estimer des paléo budgets de C_{inorg} au Sud de l'Océan Indien.

4.3 Conclusion générale au chapitre – Schéma conceptuel.

Aucun facteur de contrôle direct, autant pour la production de biomasse (C_{org}) que pour la masse calcique (C_{inorg}) des foraminifères planctoniques, n'a pu être dégagé de l'ensemble de nos données. De fortes corrélations entre la taille des individus et leurs biomasses, ainsi que leurs masses calciques, existent.

Le rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone semble dépendre principalement du métabolisme des individus, de la zone d'étude, de l'assemblage d'espèces que l'on y trouve et des paramètres physico-chimiques de l'eau.

La détermination d'équations de droites pour le rapport biomasse/taille et poids/taille nous permet de calculer approximativement les budgets de C_{org} et de C_{inorg} du Sud de l'Océan Indien. Ces droites pourront êtres appliquées à des assemblages complets de foraminifères actuels (filets) ou paléontologiques (carottes sédimentaires), sous l'unique condition d'avoir leurs paramètres de taille et qu'ils proviennent de notre zone d'étude.

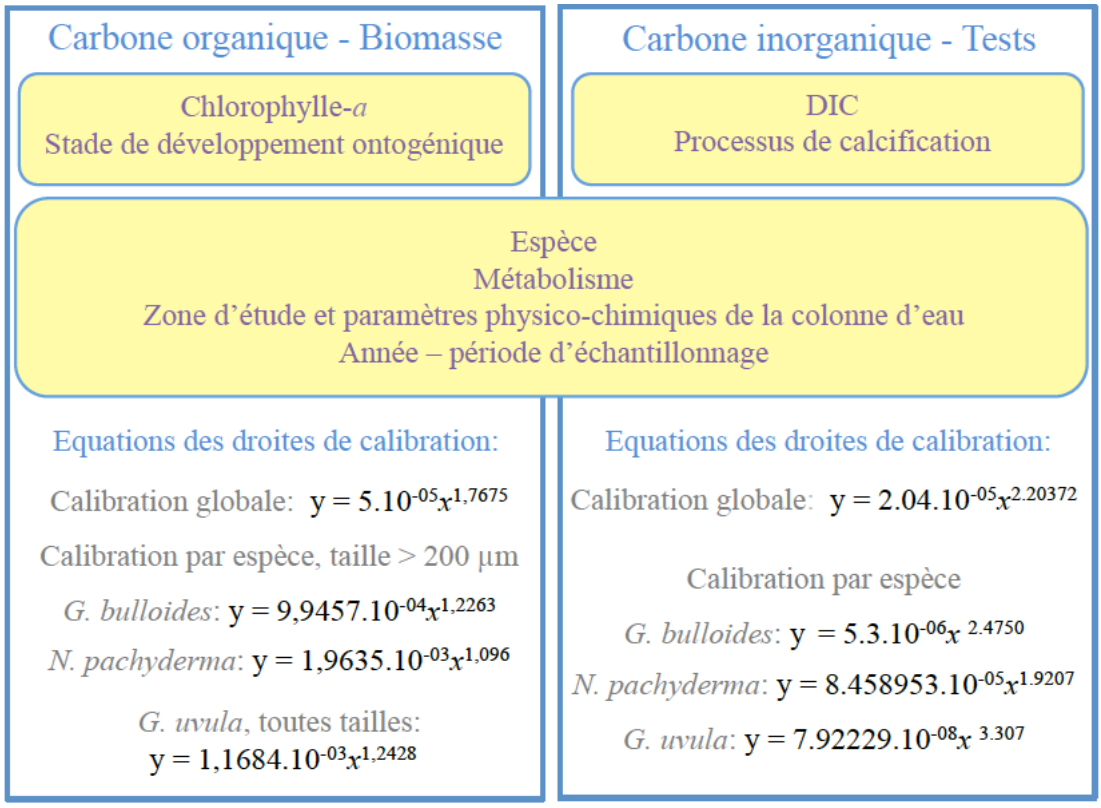


Figure 4-13 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus dans le Chapitre 4. Les encadrés en jaune représentent les facteurs de contrôle respectif à la production de C_{org} et de C_{inorg} des foraminifères planctoniques.

Chapitre 5 : Effet des changements climatiques sur la sédimentation et le piégeage du carbone des foraminifères planctoniques durant les terminaisons du Quaternaire dans l'Océan Austral Indien.

Chapitre 5 : Effet des changements climatiques sur la sédimentation et le piégeage du carbone des foraminifères planctoniques durant les terminaisons du Quaternaire dans l'Océan Austral Indien.

Ce chapitre se consacre à l'analyse de la faune de foraminifères planctoniques d'une carotte sédimentaire localisée sur la marge Nord-Ouest du Plateau de Kerguelen (Figure 5-1), afin d'appliquer dans le passé, les calculs de budgets de carbone établis sur les faunes actuelles dans le chapitre précédent (chapitre 4). Le site choisi pour cette étude est localisé actuellement dans la Zone Polaire Frontale (PFZ), entre le Front Sub-Antarctique (SAF) et le Front Polaire (PF). La géométrie de ces fronts est fortement connectée à la circulation circumpolaire, très influencée par l'obstacle que présente la topographie du Plateau de Kerguelen (Park et al., 2008). Dans le passé, la position en latitude de ces fronts a oscillé sous le forçage climatique (Belkin et Gordon, 1996), ce qui a exposé le site étudié à l'influence successive de différentes masses d'eaux en fonction des alternances glaciaires/interglaciaires. Pendant les périodes glaciaires, le PF se déplace vers le Nord, plaçant ainsi le Plateau de Kerguelen entièrement sous l'influence des eaux de la Zone Antarctique (AAZ). À l'inverse, en période de réchauffement, le déplacement des fronts vers le Sud expose le site étudié à l'influence des eaux de la Zone Frontale Polaire (PFZ) puis à celles de la Zone Sub-Antarctique (SAZ).

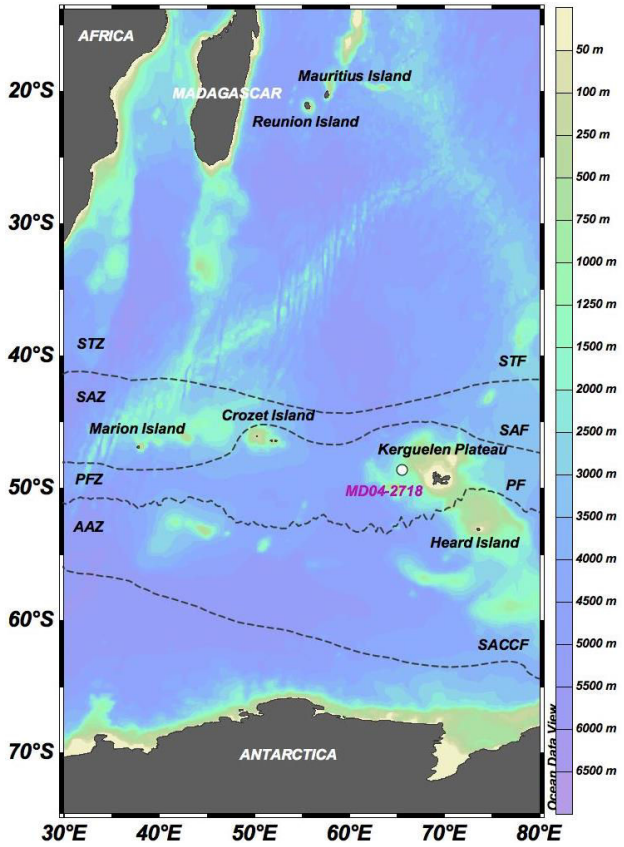


Figure 5-1 : Position de la carotte MD04-2718 dans le bassin océanique Indien Sud. Les lignes en pointillées représentent la position actuelle moyenne des fronts (d'après Orsi *et al.*, 1995). L'échelle de couleurs représente la bathymétrie, en mètre.

De plus, les différentes zones océaniques découpées par les fronts présentent des conditions hydrologiques et trophiques très contrastées (Chapitres 2 et 3 ; Meilland *et al*. b, sous presse ; Tableau 1, rappelée ci-dessous). Ces contrastes bio-physico-chimiques affectent la répartition géographique de l'intensité de la production de l'Océan austral et Sud Indien (chapitre 3), et ont pu varier dans le temps. Par exemple, la SAZ se caractérise par une plus forte productivité en période glaciaire (Martinez-Garcia *et al*., 2009 ; Kumar *et al*., 1995 ; Kohfeld *et al*., 2005). Les répercussions de cet environnement et de ses évolutions long terme sur la production de $CaCO_3$ (notamment par les foraminifères planctoniques), se reflétera sur les flux de carbone exportés en profondeur et enregistrés dans les sédiments.

Pour ces raisons, le site choisi est localisé dans une région clé pour étudier les variations de budgets de carbone entre périodes glaciaires et interglaciaires (Martinez-Garcia *et al*., 2012 ; Hain *et al*., 2010 ; Sigman *et al*., 2010). Pour évaluer les variations de paléobudgets de carbone, nous avons choisi quatre périodes d'alternance glaciaire interglaciaire différentes, déjà repérées dans l'enregistrement de la carotte MD04-2718 par l'analyse la courbe d'aire Calcium et par des mesures isotopiques de $\delta^{18}O$ foraminifère, effectuées par le LSCE (données non publiées, E. Michel) :

- la déglaciation la plus récente, à la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène ; pour les Stades Isotopiques Marins, MIS 2-1, Terminaison I (T I) (LeHenaff 2014) ;
- le stade Isotopique Marin MIS 6-5, T II (Ba 2013), avec l'épisode interglaciaire 5 le plus chaud enregistré avant l'Holocène ;
- Le MIS 12-11, ou Terminaison V (T V) (LeHenaff 2013), dont l'épisode MIS 11 chaud est considéré équivalent à la période actuelle (Loutre et Berger, 2003) ;
- Le MIS 36-35 (Platen, 2013), période où la cyclicité climatique est considérée dominée par l'obliquité de la Terre, contrairement aux MIS plus récents connectés à la précession des équinoxes (Kitamura et Kimoto, 2007)

Afin de savoir sous quelle influence frontale le site de carottage se situait lors de 4 stades isotopiques sélectionnés, nous avons étudié les assemblages de foraminifères planctoniques. Il est alors possible de reconstituer les conditions prévalant sur le plateau de Kerguelen en période de changement abrupt du climat : 1) pas de déplacement frontal sur le site étudié (assemblage inchangé), ou bien 2) passage d'un front et changement de bioprovince (transition d'un assemblage polaire à subpolaire à subtropical).

Après avoir contraint le paléoenvironnement de notre site par l'étude des assemblages de foraminifères planctoniques, les paléobudgets de carbone ont été calculés entre la période froide et chaude du dernier intervalle étudié (derniers 21 ka) dans la carotte MD04-2718. Grâce à ce travail, une première estimation des variations sous forçage climatique des paléobudgets de C_{org} et de C_{inorg} induits par les foraminifères planctoniques peut être proposée.

5.1 Matériels et méthodes

La carotte sédimentaire MD04-2718, prélevée à 48,63°S-65,48°E, à bord du Marion Dufresne, en 2004, dans le secteur Indien de l'Océan Austral, à 1420 m de profondeur d'eau. Il s'agit d'une carotte (carottier type Calypso) de 56 m de long que nous avons échantillonnée sur les 30 premiers mètres dans la carothèque du LSCE, à Gif-sur-Yvette. Le prélèvement du sédiment s'est fait au moyen de seringues coupées (1,5 cm de diamètre (BRAUN Injekt).

Nous avons prélevé la carotte tous les 5 cm pour les deux premiers mètres, puis, tous les 10 cm, jusqu'à 30 m de profondeur de la carotte. Sur l'ensemble de cet échantillonnage, nous avons analysé les assemblages de foraminifères planctoniques (fraction >100 µm) de 4 sections de profondeur sélectionnées en fonction de leur intérêt paléoclimatique (MIS 2-1, MIS 6-5, MIS 12-11, MIS 36-35) (Tableau 5-1). Ce qui fait un total de 85 échantillons.

Par l'intermédiaire des graduations sur les seringues le volume de chaque échantillon a été déterminé au demi-millilitre près. Le poids humide et sec de chaque échantillon a été déterminé à l'aide d'une balance de précision (Denver Instrument, APX-203) (Tableau 5-1). Les échantillons ont ensuite été séchés à 50°C à l'étuve et le poids sec a été déterminé. Les échantillons ont été tamisés humides, à 63 µm, et séchés à nouveau à 50°C. La plus petite fraction a été préservée pour des analyses ultérieures, et la plus grande fraction (>63 µm) a été tamisée à sec. Les foraminifères planctoniques ont été analysés à partir de la fraction supérieure à 100 µm.

Tableau 5-1 : Liste des échantillons analysés de la carotte MD04-2718 et leur poids.

LGM-Holocène					
Profondeur	Time (ka)	Volume	Poids humide (g)	Poids sec (g)	Split
16	0,00	7	6,54	3,067	512
22	1,66	6,5	3,54	3,273	512
26	1,97	6	7,28	3,269	512
30	2,27	6	3,107	2,861	512
35	2,65	8	8,014	3,353	512
40	3,03	7	3,403	3,107	512
45	3,40	8	6,586	3,458	512
50	3,78	6,5	3,286	3,069	1024
55	4,16	7	8,208	3,224	512
59,5	4,50	6,5	5,268	3,098	512
65	4,92	6	6,666	2,741	512
70	5,29	6	2,747	2,573	128
75	5,67	6,5	6,665	3,315	512
80	6,05	6,5	4,602	3,316	512
85	6,43	6	6,79	2,76	256
90	6,81	6	4,828	2,638	512
95	7,18	6,5	3,558	2,873	256
96	7,26	6	3,309	2,854	512
100	7,56	6,5	6,77	2,862	256
105	7,94	6,5	7,651	3,213	512
110	8,32	6,5	6,431	3,233	256
115	8,70	8	8,083	3,661	512
120	9,00	6,5	7,073	3,849	512
125	11,06	6	6,628	3,172	256
130	11,50	7	6,549	3,238	512
135	11,94	6,5	4,225	3,544	512
140	12,38	7	7,609	3,854	256
145	12,83	7	4,426	4,064	256
152,5	13,49	6,5	7,506	4,228	256
155	13,71	7	6,93	4,525	256
160	14,15	7	4,32	3,989	512
165	14,59	7	7,04	4,089	256
169,5	14,99	6	7,36	4,173	128
175	15,48	5,5	5,861	3,168	128
180	15,92	6	5,372	6,349	128
185	16,36	6	4,031	3,252	64
190	16,81	6	4,938	3,307	64
195	17,25	5,5	5,854	2,601	32
200	17,69	6	3,928	2,684	16
205	18,00	11	5,573	4,948	128
215	18,42	10	5,562	4,332	128
225	19,27	11	9,116	4,528	256
235	20,00	12,5	9,162	5,549	125
245	20,99	10	8,649	6,187	512
255	21,84	10,5	9,646	6,834	512

MIS 6/5					
Profondeur	Time (ka)	Volume	Poids humide (g)	Poids sec (g)	Split
355	105,73	11	13,658	5,321	512
365	112,11	12,5	15,495	6,418	2048
375	118,49	11	14,418	6,695	1024
385	124,87	12	15,216	7,407	1024
395	131,25	12	14,841	7,976	1024
405	137,63	11,5	16,7	9,539	2048
415	144,01	11,5	16,405	8,723	2048
465	175,91	11,5	13,914	4,824	8
MIS 12/11					
1165	377,742	10,5	15,876	6,935	512
1185	385,166	11	16,27	8,778	512
1205	392,59	11	16,406	9,085	512
1225	400,014	7	9,857	5,746	256
1245	407,438	6	10,006	5,863	512
1255	411,15	6,5	10,767	6,475	1024
1265	414,862	7	10,691	6,442	512
1275	418,574	10	13,98	7,18	1024
1285	422,286	10	13,721	6,441	512
1295	425,998	9,75	12,68	5,427	512
1305	429,71	13,5	11,928	5,91	32
MIS 36/35					
2465	1131,57	10	12,6865	4,7782	256
2475	1136,16	10	11,8541	4,3534	128
2485	1140,75	10,5	13,334	7,571	512
2495	1145,34	10,5	13,6634	8,588	2048
2515	1154,52	11,5	15,4691	8,4999	2048
2525	1159,11	10	13,8675	9,2055	2048
2535	1163,70	9,5	12,2087	5,8114	512
2545	1168,30	9	12,1672	6,1511	512
2555	1172,89	7	7,055	4,436	256
2565	1177,48	9,5	11,1933	6,3307	512
2575	1182,07	7	9,0302	4,6443	512
2585	1186,66	11,5	15,7062	8,0877	1024
2595	1191,25	10	13,0456	8,058	4096
2605	1195,84	10,5	14,4412	7,1216	2048
2615	1200,43	11,5	12,3683	6,3617	1024
2625	1205,02	9,5	11,69	5,8918	512
2635	1209,61	10	10,9357	5,6742	128
2645	1214,20	9,5	11,646	4,5526	256
2655	1218,79	9,5	10,966	4,4356	256
2665	1223,38	9,5	11,8494	5,8777	512
2675	1227,97	9,5	12,717	5,408	2048

Dans la suite du chapitre l'abondance des foraminifères sera exprimée en nombre d'individus par cm^3 ($ind.cm^{-3}$), ou selon leur taux d'accumulation PFAR (Planktonic Foraminifera Accumulation Rate). Le taux d'accumulation des foraminifères planctoniques est calculé en $ind.cm^{-2}.ka^{-1}$, selon la formule suivante :

$$PFAR = SR * DBD * pf/g$$

SR= taux de sédimentation
DBD= poids sec du sédiment/volume
pf = nombre de foraminifères planctoniques
g = gramme de sédiment sec

L'indice de Shannon (H) a été calculé pour chaque niveau échantillonné dans les 4 sections étudiées afin d'évaluer la variabilité temporelle de la diversité spécifique. Ce calcul s'est fait selon la formule suivante :

$$H = -\sum_{i=1}^{s} pi \ln pi$$

S = nombre d'espèces dans l'assemblage
p_i = nombre de foraminifères par espèce dans un niveau/ nombre total de foraminifères du niveau

Cet indice H varie de 0 à ln S ; plus il est élevé, plus la diversité spécifique est forte.

Le LSCE a mis à notre disposition diverses données de géochimie et de datation (non publiées ; E.Michel) : les données d'aire de Calcium et les données XRF sur toute la longueur de la carotte (56 m) ; les isotopes ($\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$) des tests de *Neogloboquadrina pachyderma* dès les 30 premiers mètres de carotte ; un modèle d'âge calculé avec la référence de la carotte de glace de Vostok.

5.2 Modèle d'âge et taux de sédimentation de la carotte MD04-2718

La reconstitution chronologique de l'enregistrement de la carotte MD04-2718 s'est faite par corrélation pics à pics entre les données géochimiques mesurées sur le site Kerguelen et les courbes de référence disponibles dans la littérature (Figure 5-2).

Ainsi la courbe de $\delta^{18}O$ des foraminifères planctoniques (*Neogloboquadrina pachyderma*) de la carotte MD04-2718 et la courbe de variation de son aire calcique ont été corrélées aux courbes de concentration atmosphérique de CO_2 dans la carotte de glace de Vostok (Bazin *et al*., 2013) et de $\delta^{18}O$ des foraminifères benthiques (courbe de référence LR04 ; Lisiecki et Raymo, 2005). En se basant à la fois la vitesse de sédimentation moyenne de la carotte de 3 $cm.ka^{-1}$ et sur la vitesse de sédimentation Holocène maximale d'environ 11 $cm.ka^{-1}$, l'échantillon prélevé à 16 cm de profondeur fût certainement formé avant la révolution industrielle, à la fin du 18ème siècle. Pour des raisons pratiques, nous le définissons comme point zéro.

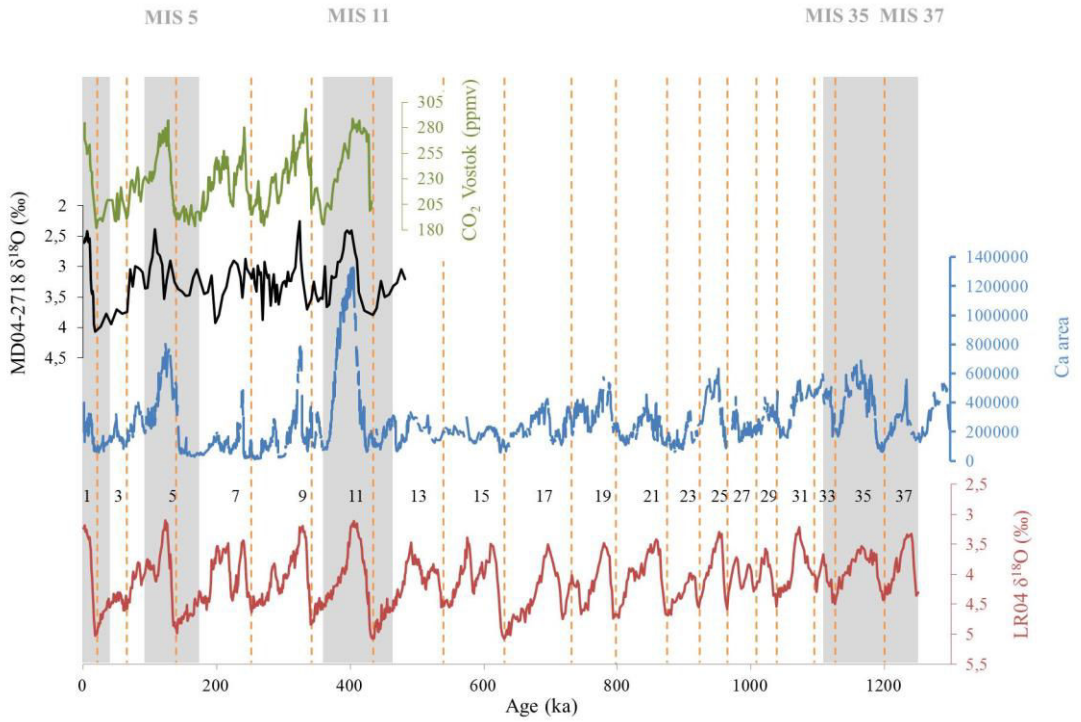


Figure 5-2 : Modèle d'âge de la carotte MD04-2718 basé sur la corrélation du $\delta^{18}O$ des foraminifères benthiques LR04 (Lisiecki et Raymo, 2005), avec, de bas en haut, l'aire de Ca (XRF) de la MD04-2708. Les lignes pointillées orange marquent les limites entre les périodes glaciaires et interglaciaires. Pour les derniers 500.000 années, le modèle d'âge est confirmé par la bonne corrélation du $\delta^{18}O$ de *N. pachyderma* (MD04-2708) avec la concentration en CO_2 de la carotte de glace de Vostock (Bazin *et al.*, 2013). Les zones grisées représentent les 4 périodes climatiques étudiées dans ce chapitre.

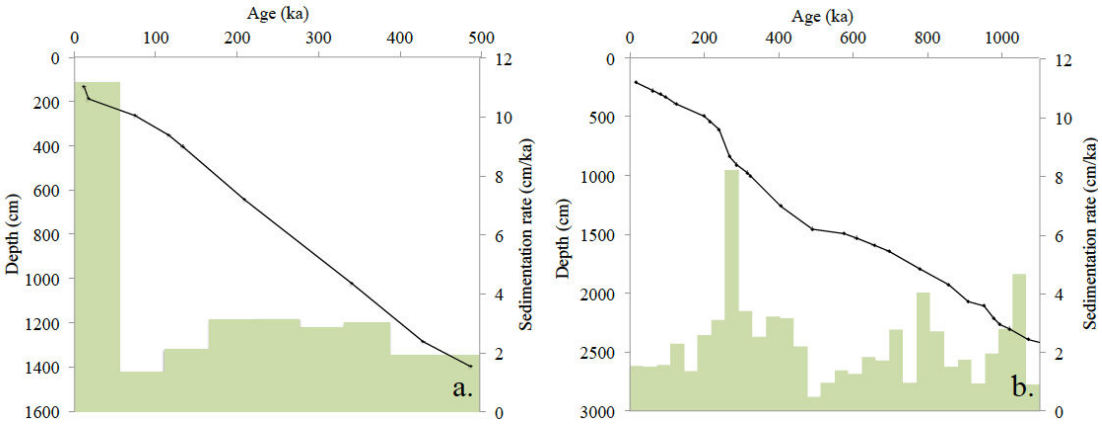


Figure 5-3 : Modèle d'âge et taux de sédimentation estimés pour la carotte MD04-2718 ; a.) à partir du $\delta^{18}O$ des foraminifères planctoniques (MD04-2718) et des données de la carotte de glace de Vostok ; b.) à partir d'une comparaison « point à point » entre l'aire de Ca (MD04-2718) et la courbe $\delta^{18}O$ LR04 (Lisiecki et Raymo 2005).

Le modèle d'âge le plus long (30 premiers mètres de la carotte, atteignant le MIS 36-35), (Figure 5-2a et 5-3b.) s'est fait en référence à Lisiecki et Raymo (2005). Il s'agit d'une référence pour laquelle les données isotopiques proviennent de foraminifères benthiques en

échelle globale. Ce modèle d'âge donne une première estimation des 37 premières périodes glaciaires / interglaciaires. Le modèle d'âge des derniers 500 ka (Figure 5-3a.) fait en référence à la carotte de glace de Vostok (Bazin *et al*., 2013). Il s'agit d'une référence régionale pertinente pour notre étude puisque située en Antarctique. Ces deux modèles d'âge, très fortement corrélés (R^2=0.9863), ont permis d'estimer les taux de sédimentation de la carotte MD04-2708 (Figure 5-3), valeurs nécessaires au calcul de PFAR. Le taux de sédimentation oscille entre 1 et 3 $cm.ka^{-1}$ et comprend de rapides augmentations atteignant jusqu'à environ 11 $cm.ka^{-1}$ durant les interglaciaires MIS 1 et 9 (Figures 5-2 et 5-3).

Le taux de sédimentation moyen de la carotte MD04-2718 est proche de 3 $cm.ka^{-1}$.

5.3 Production et sédimentation des tests carbonatés des foraminifères planctoniques pendant quatre périodes glaciaire/interglaciaire de la carotte MD04-2718

Une première estimation de la production carbonatée, incluant la production de foraminifères planctoniques, peut être faite en observant les données d'aire de Calcium mesurées sur l'ensemble de la carotte MD04-2718 (Figure 5-2). Les pics de forte concentration de Ca témoignent d'une très forte abondance d'organismes à tests carbonatés tels que les coccolithophores et les foraminifères dans les sédiments. Au Sud de l'Océan Indien, particulièrement au Nord du PF, la concentration en carbonates dans les sédiments (Figure 5-2b) augmente durant les périodes interglaciaires et diminue lors des périodes glaciaires (Howard et Prell, 1994 ; Anderson *et al*., 1998 ; Carter *et al*., 2000, Chase *et al*., 2003). Les fortes périodes de production, marquées par les pics d'aire Ca, peuvent être reliées à une disponibilité de nutriments dans les eaux de surface, permettant une augmentation de la production primaire et secondaire (Ivanova *et al*., 2003). Par exemple le MIS 5, marqué par un pic majeur de concentration de carbonates, a déjà été reconnu comme très productif dans le Sud de l'Océan Indien (Manoj et Thamban, 2015). Ce phénomène a dû accroître les flux de CO_2 prélevés dans le compartiment atmosphérique vers le compartiment océanique (pompe biologique du carbone) (Kohfeld *et al*., 2005), lors des périodes chaudes.
Dans l'océan Austral, le déplacement des fronts vers les hautes latitudes pendant les interglaciaires et vers les basses latitudes pendant les glaciaires, peut être déduit des alternances de production carbonatée (intensité de l'aire Ca) (Labeyrie *et al*., 1996). Cela s'applique à la carotte MD04-2718, où une période productive, donc interglaciaire, implique la position du FP au sud du Plateau de Kerguelen. À l'inverse, en période glaciaire, le PF migre vers le Nord et se positionne au Nord du Plateau. Les fronts océaniques de l'Austral Indien, qui témoignent de la circulation océanique générale et notamment de l'intensité de l'ACC, ont migré d'environ 7° de latitude lors des passages glaciaires/interglaciaires (Salvignac 1998).

La courbe d'aire Ca de la carotte MD04-2718 montre de 2 pics majeurs qui témoignent de fortes périodes productives au cours des MIS 5 et 11 aux abords du Plateau de Kerguelen, ainsi que du probable déplacement des fronts froids vers le Sud durant ces deux périodes chaudes.

L'effet des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone et dans les flux de carbone fût analysé à travers les glaciaires/interglaciaires (Terminaison = T) les plus forts,

et représentés par un signal maximum de concentration en Ca (Figure 5-2). Nos analyses se sont concentrées sur 4 périodes de temps : les derniers 21 ka incluant la Terminaison I (T I), le MIS 6/5 (T II), le MIS 12/11 (T V), et la transition glaciaire / interglaciaire de MIS 36/35. Pour l'ensemble des assemblages de foraminifères planctoniques nous avons déterminé la présence d'un maximum de 15 espèces. Afin de représenter l'ensemble de cet assemblage et de sa diversité spécifique, les espèces seront traitées une à une pour mettre leur importance en exergue ; ou bien, en les classant dans deux catégories biogéographiques soit (1) tropicales subtropicales tempérées et (2) polaires subpolaires (cf. Bé et Hutson, 1977, Hemleben *et al*., 1989). La première catégorie « Froides » regroupe les espèces polaires à subpolaires : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerinita uvula*, *Orcadia riedeli*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides*, *Turborotalita quinqueloba*. La deuxième catégorie « Chaudes – Tempérées » regroupe les espèces transitionnelles, subtropicales et tropicales : *Globoconella inflata*, *Globigerinita glutinata*, *Globigerinoides ruber*, *Globorotalia truncatulinoides*, *Globorotalia crassaformis*, *Trilobatus sacculifer*, *Globoquadrina dutertrei*, *Globigerinella calida*, *Globorotalia scitula*.

5.3.1. Terminaison I

On s'intéresse aux premiers 255 cm du sommet de la carotte, soit, d'après notre modèle d'âge, sur les derniers 21 000 ans, incluant le dernier maximum glaciaire (LGM), la déglaciation, la Terminaison I et l'Holocène, avant la Révolution Industrielle. L'abondance des foraminifères planctoniques sur l'ensemble de la période sont présentées Figure 5-4.
Le taux d'accumulation (PFAR) des tests de foraminifères planctoniques, varie d'un facteur de presque 43 entre son minimum de $3{,}3.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} à 17,7 ka, et son maximum de 143.10^3 ind.cm^{-2}.ka^{-1} à 1,66 ka. À partir de la fin de la période étudiée (21 ka), le PFAR va décroître jusqu'à atteindre son minimum à 17,7 ka, ce qui correspond au LGM. À partir de ce minimum, il augmente progressivement jusqu'à 12 ka où il atteint une valeur de $71{,}4.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} pour le Younger Dryas. Puis, le PFAR oscille considérablement jusqu'au haut de la carotte sédimentaire, et atteint sa valeur maximale de $143{,}0.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1}.

Les principales espèces (>5 %) recensées sur cette section de la carotte sont, par ordre décroissant : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerinita uvula*, *Turborotalita quinqueloba*, *Neogloboquadrina incompta*, puis, *Globigerinita glutinata*. Les « Espèces froides » dominent très clairement l'ensemble de l'assemblage à plus de 88 %. *N. pachyderma* et *G. uvula*, les deux espèces polaires (Bé et Hutson, 1977) de cet assemblage dominent la totalité de la section étudiée avec une représentativité à elles deux de plus de 80 %. On note une certaine complémentarité entre ces deux espèces, le plus fort pourcentage de *G. uvula* (environ 20 %) s'écroule là où le pourcentage de *N. pachyderma* passe de 60 à 80 %. Les espèces subpolaires *T. quinqueloba* et *N. incompta* sont elles aussi plus abondantes entre 12 ka et le subactuel. L'espèce *G. glutinata*, de type transitionnel, apparaît clairement (>5 %) à partir de 14 ka. La diversité augmente quant à elle à partir de 17,7 ka pour passer de H = 0,1 à environ H = 1,2 à 12ka, période à partir de laquelle il restera quasiment constant jusqu'au subactuel.

La diversité spécifique des foraminifères planctoniques augmente à partir de 12 ka, jusqu'au subactuel, révélant une hausse des températures de surface dans l'océan.

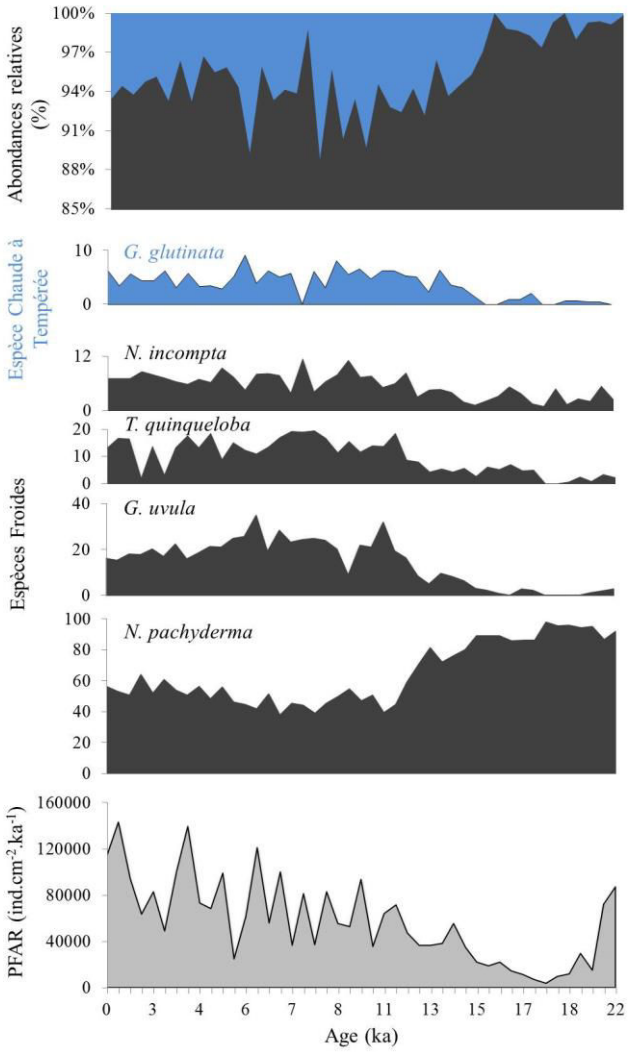


Figure 5-4 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}).

5.3.2 Terminaison II

La Terminaison II est suivie par un interglaciaire (MIS 5) très riche en Ca (Fig. 5-2). Le MIS 5 se décompose en 5 sous-stades (Shackelton 1969) dont l'Eemien, défini dans l'Océan Austral par un réchauffement important des eaux superficielles (Salvignac 1998). Les échantillons analysés ici couvrent la fin du glaciaire MIS 6 et le début du MIS 5, entre environ 176 et 106 ka (Figure 5-2). Le PFAR (Figure 5-5) autour de T II varie de 0,7.10^3 ind.cm^{-2}.ka^{-1} à 238,4.10^3 ind.cm^{-2}.ka^{-1} dans la période le plus productive dans l'Eemien (Fig. 5-5). On observe ainsi quelques fluctuations dans la production des organismes carbonatés qui peuvent s'apparenter aux « sous-stades » du MIS 5 décrits par Shackelton *et al*. (2002).

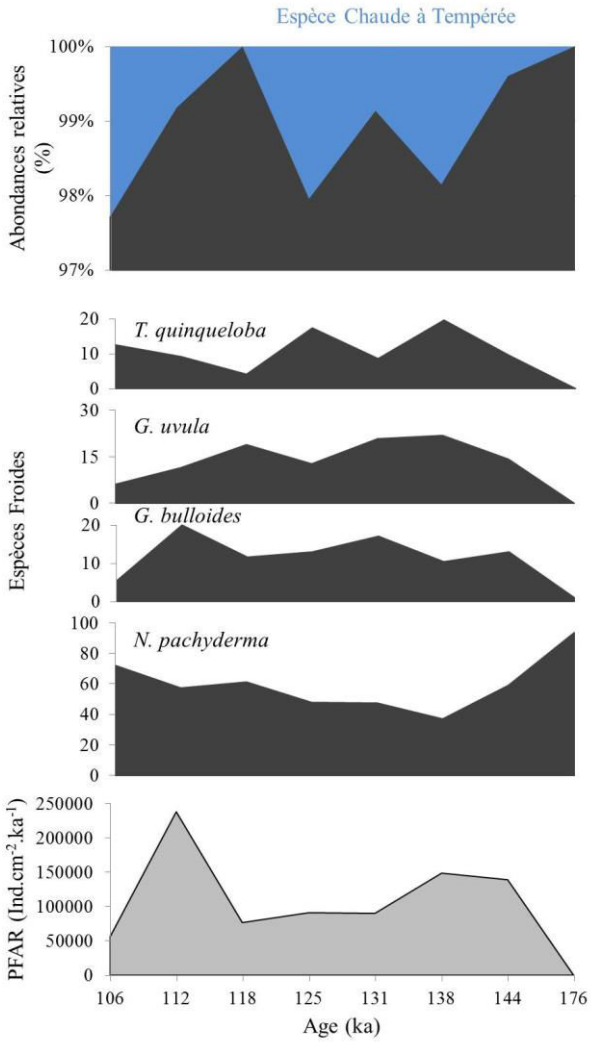


Figure 5-5 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}).

Les espèces principales de foraminifères planctoniques (>5 %) recensées dans cette période de temps dans la carotte MD04-2718 sont, dans l'ordre décroissant : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerinita uvula*, *Globigerina bulloides* et *Turborotalita quinqueloba*. Il s'agit uniquement d'espèces polaires à subpolaires, ce qui témoigne d'un environnement global froid pour les eaux de surface océanique, pour l'ensemble de la section. L'espèce qui domine l'assemblage avec le plus fort pourcentage est *N. pachyderma* (>30 %). Son abondance la plus forte est notée en fin de section (176 ka) où elle constitue un assemblage mono-spécifique. *G. uvula*, la seconde espèce polaire à un profil complémentaire à celui de *N. pachyderma* puisqu'elle est plus fortement représentée là où *N. pachyderma* l'est plus faiblement. L'espèce *G. bulloides* présente un pic d'abondance à 112 ka. Étant une espèce opportuniste (Bé et Hutson, 1977, Hemleben *et al*., 1989, Schiebel et Hemleben 2005), cela suggère une période productive pour les eaux de surface océanique. L'abondance de l'espèce *T. quinqueloba* oscille avec toutefois de plus fortes abondances autour de 140 ka (Fig. 5-5). Les « Espèces Froides » dominent l'ensemble de la section à plus de 97 %. On observe

cependant l'apparition d'un signal « Espèces Chaudes à Tempérées » à trois reprises, 138, 125 et 106 ka. Ces espèces, faiblement représentées puisque <5 % changent fortement l'indice de Shannon (H). Il passe de H = 0,2 en fin de section (176 ka) à H = 1 pour 138 ka, et atteint son maximum de H = 1,6 à 135 ka, témoignant ainsi d'un changement des conditions écologiques entre les conditions plus limitantes (froides, production primaire plus faible) et moins limitantes (chaudes, production primaire plus forte). L'indice H décroît ensuite progressivement jusqu'à 106 ka où il est de 1.

Un climat légèrement chaud se met en place à Kerguelen un peu avant 138 ka et se maintient (H=1) jusqu'à 106 ka, soit, tout au long du MIS 5. La présence d'un assemblage polaire à subpolaire (sans aucune espèce subtropicale) pendant l'intégralité de cet interglaciaire, même pendant l'Eemien, stade réputé particulièrement chaud, pose la question des répercussions de ce réchauffement dans les hautes latitudes sud. Par contre les très fortes valeurs de PFAR observées (presque 2 fois plus que les valeurs de PFAR subactuel) confirment que ce stade interglaciaire a été particulièrement productif.
Le faible indice H dû à un assemblage mono-spécifique de N. pachyderma *et le très faible PFAR enregistré à 176 ka suggère que le milieu proche de Kerguelen a fonctionné pendant le MIS 6 sous condition glaciaire, c'est-à-dire avec un front polaire situé au Nord de Kerguelen.*

5.3.3 Terminaison V

La limite entre les stades isotopiques marins 12/11 (Terminaison V) a été choisie dans le cadre de cette étude, car il s'agit d'une période interglaciaire où les taux de carbone atmosphérique étaient équivalents à ceux de la période préindustrielle. La transition climatique de MIS 12/11 (T V) est marquée par une très forte concentration de Ca qui signale possiblement une forte augmentation de la production de plancton calcifiant. Le taux d'accumulation des foraminifères planctoniques enregistré pour cette section de la carotte s'étend de $1{,}8.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} il y a 430 ka à $136{,}1.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} à environ 410 ka (Figure 5-6). Le plus faible PFAR est enregistré à 430 ka, puis augmente progressivement jusqu'à 426 ka où il atteint un plateau de $60{,}0.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1}, jusqu'à 422 ka. Il réaugmente ensuite jusqu'à 411 ka où il atteint son maximum, ce qui correspond à la fin de la transition entre le glaciaire MIS 12 et l'interglaciaire MIS 11. Le PFAR diminue ensuite jusqu'à la fin de la section datée à 378 ka, à une valeur d'environ 55.10^3 ind.cm^{-2}.ka^{-1}.

Les espèces principales (>5 %) qui composent l'assemblage de cette période sont, par ordre de décroissance : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerinita uvula*, *Globigerina bulloides*, *Neogloboquadrina incompta*, *Turborotalita quinqueloba* et *Globigerinita glutinata*. Les deux espèces polaires *N. pachyderma* et *G. uvula* forment à elles deux 70 % de l'assemblage total, ce qui témoigne des températures froides de la région à cette époque (MIS 12). Comme observé précédemment, elles présentent une abondance « complémentaire », le pourcentage de *N. pachyderma* est plus fort là où celui de *G. uvula* est le plus faible. Les espèces subpolaires G. bulloides et T. quinqueloba ont un pic de représentativité à 419 ka. L'espèce *N. incompta* est présente surtout dans la partie la plus ancienne de la section, atteignant 13 % de l'assemblage à 385 ka. *G. glutinata*, espèce transitionnelle à chaude, atteint 8 % de l'assemblage total des foraminifères à 400 ka.

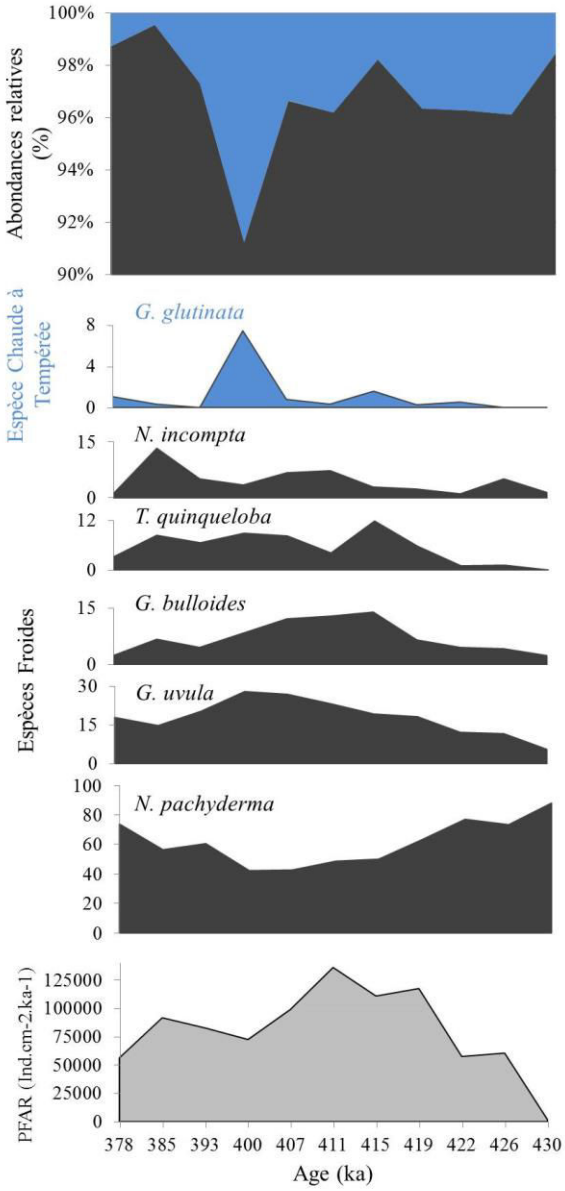


Figure 5-6 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}).

On observe la présence d'« Espèces Chaudes à Tempérées » à partir de 426 ka et atteignant leur maximum de représentativité à 400 ka (Figure 5-6). La diversité spécifique est fortement corrélée à la courbe du PFAR. L'indice de Shannon est très faible en fin de section et atteint son maximum à 407 ka, avec une valeur proche de H = 1,8. Il redescend progressivement ensuite jusqu'à 378 ka à une valeur de H = 1. Lorsqu'il y a une augmentation du nombre de foraminifères planctoniques dans un échantillon, il y a augmentation de la diversité spécifique. L'augmentation de la concentration en individus dans les échantillons suggère la présence d'un milieu plus favorable à la prolifération des individus. Le milieu supporte alors une production primaire plus intense, notamment phytoplanctonique, ce qui profite aux foraminifères planctoniques (Anderson et al., 1979). Il pourrait s'agir ici du témoignage d'un

déplacement des fronts vers le Sud, entraînant avec lui une zone plus productive et un assemblage de foraminifères plus diversifié.

Les caractéristiques du MIS 11, en terme d'assemblage et de productivité (PFAR) sont relativement semblables à celles de la période subactuelle. Au moment de la transition glaciaire/interglaciaire, les assemblages de foraminifères, le PFAR et l'indice H suggèrent le déplacement du front froid vers le Sud avec un positionnement du Plateau de Kerguelen dans l'équivalent actuel de la Zone Polaire Frontale au cours du MIS 11.

5.3.4 MIS 36/35

La succession MIS 36/35, au début de la révolution mi-Pléistocène, est marquée de cycles glaciaire/interglaciaire dont la périodicité est sous influence de l'obliquité de la Terre. Selon le modèle d'âge, les échantillons étudiés couvrent une période de temps allant environ de 1230 à 1130 ka. L'abondance des foraminifères planctoniques (PFAR) obtenue pour cette période (Figure 5-7) témoigne de forts changements de l'accumulation des foraminifères planctoniques pendant cette période avec des valeurs allant de $10{,}4.10^{3}$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} à 1,13 Ma jusqu'à $403{,}1.10^{3}$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} à 1,19 Ma (soit trois fois supérieure à la production subactuelle). Le premier pic, à 1 228 ka, peut être attribué à la fin du MIS 37 et marque le début de la transition vers le glaciaire 36, où l'on observe de faibles valeurs de PFAR. Un fort pic de PFAR à 1 191,5 ka, marque une brutale et rapide transition chaude que l'on pourrait attribuer au MIS 35. Le dernier pic, moins intense et plus étalé dans le temps, marque lui aussi un changement dans le climat à partir de 1 164 ka, et jusqu'à 1 140 ka ; il pourrait s'agir d'une interstadiaire de MIS 35.

Les espèces les plus abondantes de cette section (>5 %) sont, dans l'ordre décroissant : *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerina bulloides*, *Turborotalita quinqueloba* et *Globorotalia crassaformis*. L'espèce polaire *N. pachyderma* présente sa plus forte dominance à l'extrémité la plus récente de la section étudiée, suggérant ainsi la présence de la période glaciaire la plus froide de la section (Fig. 5-7). L'espèce polaire *N. pachyderma* et l'espèce subpolaire *T. quinqueloba* semblent avoir des profils très complémentaires. *T. quinqueloba* présente son pic de représentativité à 1,191 Ma, là où *N. pachyderma* a son pourcentage le plus faible. C'est aussi pour cette période que l'espèce *G. crassaformis*, plus jamais retrouvée ultérieurement comme espèces majeures (>5 %), présente son pourcentage le plus élevé, marquant ainsi l'existence d'un climat plus chaud et plus favorable au développement d'« Espèces Chaudes à Tempérées » (Hemleben *et al.*, 1989) aux abords de Kerguelen. Au même moment (1,19 Ma), un maximum de PFAR (Fig. 5-7) et une forte concentration de Ca (Fig. 5-2) témoignent d'une forte production du plancton calcifiant. L'indice de Shannon quant à lui témoigne de la présence de deux périodes à forte diversité spécifique (H=1,3, H=1,5) à 1,19 Ma et 1,16 Ma, puis il s'écroule jusqu'à 0,2 en début de section (fin du MIS 35).

Deux épisodes de réchauffement, datés à 1 191 ka et environ 1 155 ka, sont repérables dans l'enregistrement du MIS 35. La composition des assemblages, marquée par la présence d'espèces transitionnelles chaudes, et la diversité spécifique coïncident avec des valeurs exceptionnelles de PFAR qui représentent 1,7 fois la production de l'Eemien, stade réputé particulièrement productif, et 2,8 fois la production actuelle. Il faut noter aussi que les

valeurs minimales de PFAR pendant les épisodes froids sont plus fortes (de 3 à 10 fois) que celles des autres épisodes froids étudiés. Ces rapports pourraient ne pas correspondre à la réalité, mais à un biais dû à un modèle d'âge trop approximatif.

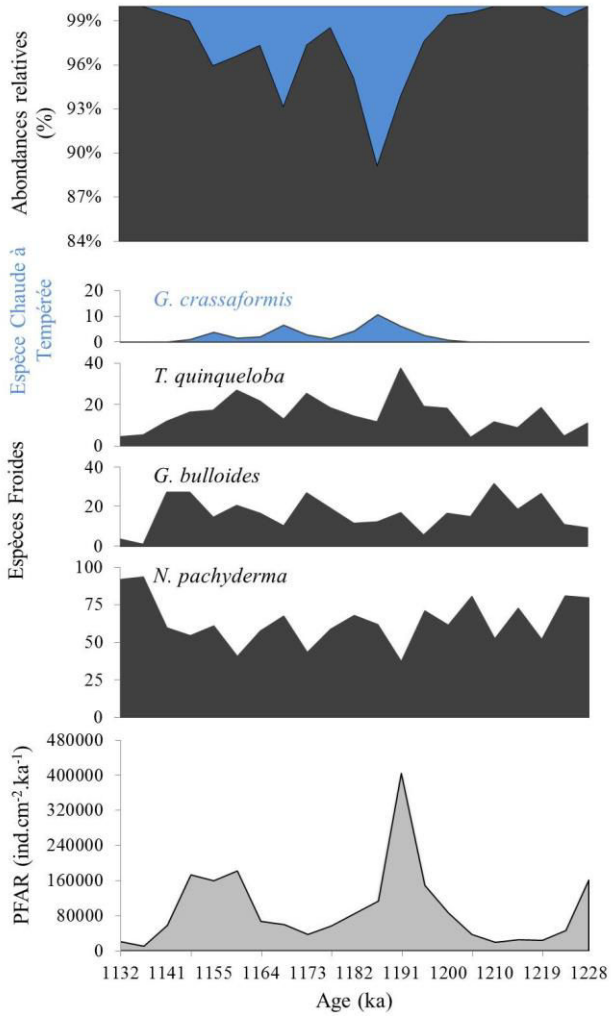


Figure 5-7 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}).

5.3.5 Conclusion de l'étude des 4 périodes glaciaires / interglaciaires de la carotte MD04-2718

Les forts écarts de PFAR constatés pendant les 4 périodes de changement climatique étudiées suggèrent que les budgets de carbone induits par les foraminifères peuvent varier considérablement entre périodes glaciaires et interglaciaires. Les très fortes valeurs de PFAR, égales à 143,0.10^3, 238,0.10^3, 136,1.10^3 et 403,1.10^3 ind.cm^{-2}.ka^{-1} pour les interglaciaires respectifs de 1,66 ka, pour l'Eemien, à 410 ka et à 1,19 Ma génèrent probablement une forte contribution des foraminifères planctoniques à la pompe biologique du carbone lors de

période chaude. Alors que la courbe d'aire calcique indiquait de très fortes productions carbonatées pour le MIS 12/11, il s'agit de la section pour laquelle le PFAR est le plus faible.

Pour l'ensemble des sections, la complémentarité des abondances relatives entre l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* et les espèces *Globigerinita uvula*, *Globigerina bulloides*, *Neogloboquadrina incompta* et *Turborotalita quinqueloba* suggère que seule l'espèce *N. pachyderma* présente un profil « polaire » dans la carotte et que *G. uvula*, *G. bulloides*, *N. incompta* et *T. quinqueloba* sont représentatives d'un système un peu plus chaud type subpolaire.

5.4 Estimation des budgets de $CaCO_3$ de l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* pour la dernière déglaciation de la carotte MD04-2718.

L'objectif de ce chapitre est de présenter un exemple de calcul de budgets de carbone inorganique ($CaCO_3$) induits par les foraminifères planctoniques au cours de la période de transition climatique la plus récente (21 ka-actuel) pour le plateau de Kerguelen. Par manque de temps, nous n'avons pas pu effectuer d'analyses morphométriques sur toutes les espèces composant les assemblages de la section. L'assemblage étant principalement dominé par l'espèce *N. pachyderma*, nous avons concentré l'étude morphométrique sur cette espèce uniquement. La droite de calibration « taille/masse », établie pour cette espèce dans le chapitre précédent, sera appliquée à la taille moyenne des foraminifères (toutes espèces confondues) composant l'assemblage total des échantillons analysés, et permettra ainsi une première estimation des paléobudgets de Carbone inorganique des foraminifères planctoniques.

5.4.1 Taille de *Neogloboquadrina pachyderma* pendant la dernière déglaciation.

L'espèce *N. pachyderma*, étant l'espèce dominante dans tous les échantillons de la dernière glaciation, elle a été choisie pour effectuer le test de calcul de budget de C. Des mesures morphométriques ont donc été effectuées sur tous les spécimens de *N. pachyderma* des échantillons prélevés entre 0 et 255 cm du subactuel à 21 ka, avec un pas de 10 cm (Annexe 6). Pour ce faire, les tests ont été photographiés à l'aide d'un microscope automatique (cf. protocole Chapitre 4) et leurs paramètres de taille furent analysés par le logiciel AnalySIS (Olympus).
Il apparaît que la taille moyenne de *N. pachyderma* varie de 142,07 µm à 164,13 µm (Figure 5-8). La déviation standard (écart-type) par échantillon est comprise entre 34,81 µm et 15,25 µm.

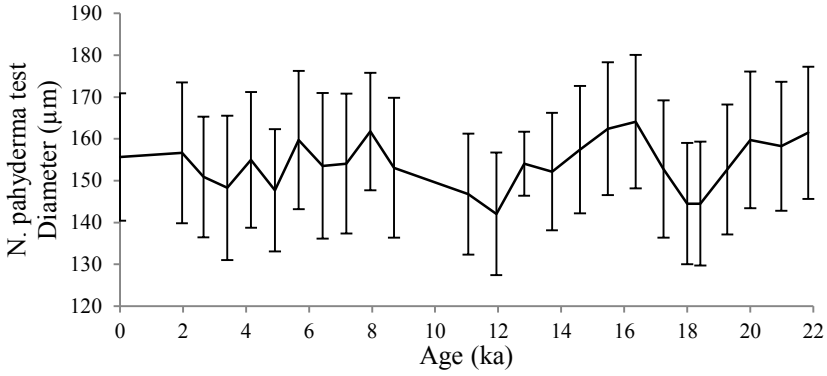


Figure 5-8 : Taille moyenne et écart-type du diamètre minimal de *Neogloboquadrina pachyderma* par échantillons, en fonction du temps.

Cette variabilité n'apparaît pas significative, mais on observe tout de même que les valeurs les plus faibles de la taille moyenne des tests sont obtenues à environ 18 ka, ce qui correspond au Last Glacial Maximum (LGM) et 12 ka, le début du Younger Dryas. Il s'agissait des deux périodes les plus froides durant les derniers 21 ka, suivies par des réchauffements climatiques à échelle globale. Ces périodes de réchauffement sont marquées par des augmentations de la taille de *N. pachyderma* (Fig. 5-8). Même si la variabilité dans la taille des coquilles de foraminifères n'est pas significative, les minima de taille semblent corrélés aux changements climatiques du Pléistocène et de l'Holocène (Fig. 5-2). Il s'agit là d'un premier résultat, qui suggère un changement des conditions écologiques et de la production des tests. Dans un climat plus froid, à échelle globale, avec des étés plus courts dans les hautes latitudes la taille des tests devient plus petite que dans des conditions plus chaudes (Schmidt *et al*. 2004, Science). La présence de tests de plus petite taille dans les assemblages induit une diminution des flux de carbone et cela se répercute probablement dans la pompe biologique du carbone (diminution de son efficacité). De plus, la vitesse de sédimentation des tests de petite taille est plus lente que celle des tests à grande taille (Caromel *et al*., 2015) et la dégradation du C_{org} et du C_{inorg} est plus forte avec un temps d'exposition plus long dans la colonne d'eau.

C'est pour cette raison que dans les calculs suivants, nous utiliserons la taille moyenne de *N. pachyderma* pour chaque profondeur étudiée (tous les 10 cm), et non une moyenne globale sur l'ensemble de la Terminaison I.

5.4.2 Calcul préliminaire d'un budget de $CaCO_3$ pour la dernière déglaciation de la carotte MD04-2718, à partir des analyses morphométriques de *N. pachyderma*.

Aux données morphométriques de *N. pachyderma* pour l'ensemble de la Terminaison I, nous avons appliqué la droite de calibration « taille/masse » correspondante (*N. pachyderma*), déterminée dans le chapitre 4 :

$$y_{N.pachyderma} = 8.458953.10^{-05} x^{1.9207}$$

y : masse calcique d'un individu en µg.
x : diamètre minimum de la coquille

Nous utilisons ici l'équation de droite de *N. pachyderma* pour des calculs plus précis et adaptés puisque l'équation de droite globale du Chapitre 4 est estimée pour toutes les espèces

de foraminifères planctoniques composants l'assemblage total du Sud de l'Océan Indien (incluant des espèces tempérées-chaudes). Cela évite des surestimations liées à la présence dans l'équation globale d'espèces au rapport masse / taille de tests plus fort que pour *N. pachyderma*.

L'équation nous a permis de déterminer le poids moyen des foraminifères qui s'étend de 1,15 à 1,52 µg par individus. À ces résultats, le taux d'accumulation des foraminifères planctoniques pour toute la période étudiée a été appliqué (Tableau 5-2) ; il est alors possible de déterminer les budgets de C_{inorg} induits par les foraminifères :

$$B_{Cinorg}=M_i*PFAR_i$$

M_i= masse moyenne d'un individu
PFAR= taux d'accumulation en nombre d'individus/cm^2/ka

Tableau 5-2 : Abondance, taille et poids moyen des individus de *Neogloboquadrina pachyderma* en fonction tout au long de la Terminaison I. Les cellules surlignées en bleu clair montrent les maxima, celles en vert les minima.

Time (ka)	N. pachyderma medium size (µm)	N. pachyderma calculated weight (µg)	Total PFAR (Ind/cm2/ka)	Budget CaCO3 (µg/cm2/ka)	Budget en g CaCO3/m2/a
0,000	155,650	1,373	114541,714	157303,803	1,57
1,966	156,670	1,391	93952	130655,171	1,31
2,647	150,893	1,294	82752	107069,078	1,07
3,403	148,305	1,252	99840	124955,924	1,25
4,160	154,998	1,362	72850,286	99243,485	0,99
4,916	147,718	1,242	98560	122418,232	1,22
5,672	159,746	1,444	61440	88693,827	0,89
6,429	153,544	1,338	55424	74149,606	0,74
7,185	154,073	1,347	36391,385	49009,583	0,49
7,941	161,773	1,479	82471,385	121972,221	1,22
8,697	153,084	1,330	52224	69466,601	0,69
11,057	146,784	1,227	35200	43191,586	0,43
11,941	142,074	1,153	71364,923	82249,689	0,82
12,826	154,062	1,347	36205,714	48752,363	0,49
13,710	152,183	1,315	37851,429	49781,277	0,50
14,595	157,407	1,403	34560	48496,938	0,48
15,479	162,420	1,490	18501,818	27574,244	0,28
16,364	164,127	1,521	14144	21507,024	0,22
17,248	152,800	1,325	6580,364	8721,852	0,09
18,000	144,536	1,191	9495,273	11310,609	0,11
18,415	144,536	1,191	11481,600	13676,688	0,14
19,272	152,681	1,323	29114,182	38531,548	0,39
20,000	159,758	1,444	14850	21440,276	0,21
20,985	158,256	1,418	72038,400	102138,396	1,02
21,842	161,459	1,473	86747,429	127819,272	1,28
Units	µm/ind	µg/ind	ind/cm2/ka	µg/cm2/ka	g/m2/a

Pour la Terminaison I, les budgets de $CaCO_3$ constitués par les foraminifères planctoniques, à l'Est du Plateau de Kerguelen, sont plus de 18 fois plus élevés au subactuel (1,573 g $CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$) qu'à la fin du LGM il y a 17,25 ka (0,087 g $CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$). Ces budgets de $CaCO_3$ sont cohérents, voire considérables, en comparaison aux données de la littérature. Pour la surface de l'océan à l'actuel, Schiebel (2002) présente dans les hautes latitudes Sud

des budgets de 5,5 $g.m^{-2}.an^{-1}$ (Wefer *et al*., 1982), à [60°55'S -57°6'W] ou encore <0,01 $g.m^{-2}.an^{-1}$ à 3880 m de profondeur (piège à sédiments Fischer *et al*., 1988), à [62°27'S -34°46'W].

De plus, les données de la Tableau 5-2 illustrent bien les périodes de réchauffement durant la déglaciation, avec un pic à 12 ka (Boelling/Alleroed), et un réchauffement du climat suivant le Younger Dryas. Le Younger Dryas est lui-même marqué par une diminution du taux d'accumulation aux environs de 11 ka. Une baisse similaire de l'accumulation du carbone aux environs de 8 ka peut provenir de l'évènement froid enregistré à 8,2 ka (Rohling et Pälike, 2005). Ces budgets peuvent représenter des changements considérables dans les stocks de carbone. Après l'évènement de 8,2 ka, la stabilisation d'un climat relativement chaud a permis au carbone de s'accumuler, certainement grâce à la production, la sédimentation et la préservation des foraminifères planctoniques.

Les résultats de cette étude apportent de nouveaux éléments de compréhension dans la variabilité des budgets de carbone inorganique marins pendant les périodes de changement climatique (Barker et Elderfield 2002). Le poids individuel des foraminifères planctoniques marins n'avait jusqu'ici jamais été pris en considération pour les calculs de budgets de calcite alors qu'il varie en fonction des périodes glaciaires et interglaciaires (cette étude) et du pH océanique (Moy *et al*. 2009, de Moel *et al*., 2009).

Contrairement à ce que l'on a pu observer dans le Chapitre 2, la taille des tests de *Neogloboquadrina pachyderma* est positivement corrélée à l'évolution du PFAR (Tableau 5-2 et la figure 5-8). Cela signifie que la taille des individus augmente en période productive, avec une amélioration des conditions environnementales (réchauffement), ce qui pourrait aller à l'encontre de la stratégie R associée à cette espèce (Pados et Spielhagen, 2014).

5.5 Conclusion

L'étude de la carotte sédimentaire MD04-2718 a permis de mettre en évidence le déplacement des fronts hydrologiques situés sur le plateau de Kerguelen, vers le Sud, lors de chaque transition glaciaire / interglaciaire grâce à l'abondance totale et à la composition spécifique des assemblages de foraminifères planctoniques. Et inversement, la position du FP au nord du plateau est probable au moment des stades glaciaires.

L'analyse des taux d'accumulations (PFAR) pour les foraminifères planctoniques sur 4 périodes de temps distinctes laisse supposer de très fortes productions pendant les interglaciaires, allant jusqu'à $403,1.10^3$ $ind.cm^{-2}.ka^{-1}$ au MIS 35, et de très faible productions durant les périodes glaciaires ($0,7.10^3$ $ind.cm^{-2}.ka^{-1}$ à 176 ka).

Des budgets de C_{inorg} ($CaCO_3$) induits par les foraminifères planctoniques sont estimés pour les derniers 21 ka incluant le réchauffement climatique de T I. Pour la période la moins productive de la section ($3,3.10^3$ $ind.cm^{-2}.ka^{-1}$ à 17,7ka), le budget de $CaCO_3$ calculé est 18 fois inférieur (0,087 $g\ CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$). Cette observation suggère que pour des périodes encore plus productives, tel que celles observées au MIS 35 et à l'Eemien, les budgets de $CaCO_3$ pourraient être de 2 à 3 fois plus élevées. Nous avons à notre disposition des équations de droites de calibrations protéines / taille des foraminifères (Chapitre 4), qui, appliquées aux analyses morphométriques, aux assemblages, au PFAR et aux flux de foraminifères (Salter *et*

al. 2014) permettront de calculer des estimations de paléobudgets de C_{org} dans les eaux de surface au-dessus de la carotte MD04-2718.

Ces calculs seront présentés avec l'ensemble des estimations de budgets de C_{org} et de C_{inorg} dans la synthèse générale de cette thèse.

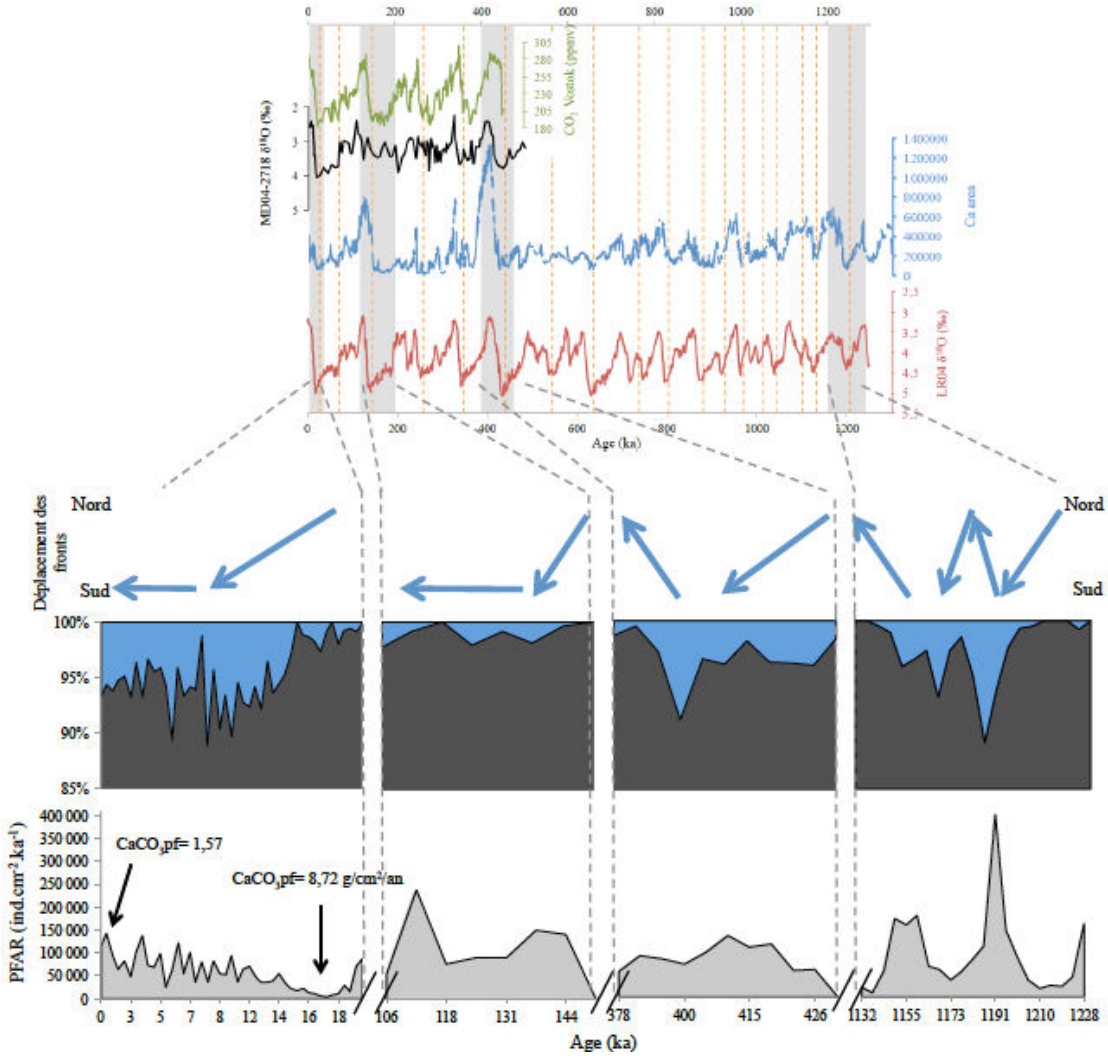


Figure 5-10 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus dans le chapitre 5. Les flèches bleues représentent le déplacement des fronts vers le Sud. Les graphiques de couleur représentent les pourcentages des « Espèces Froides » (Noir) et des « Espèces Chaudes à Tempérées » (Bleu) pour chaque période étudiée. Les graphiques d'aire grisée représentent le taux d'accumulation PFAR des foraminifères planctoniques, toutes espèces confondues, en « Ind/cm²/ka ».

Chapitre 6 : Synthèse générale de la thèse et premières estimations des budgets de carbone

Chapitre 6 : Synthèse générale de la thèse et premières estimations des budgets de carbone

6.1. Principaux résultats de la thèse.

L'objectif principal de cette thèse était de mieux comprendre et contraindre le rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone au Sud de l'Océan Indien. Afin d'y répondre, nous avons axé notre recherche en 5 grands axes complémentaires, représentés par les 5 chapitres de ce manuscrit.

Le Chapitre 1 dresse un état des lieux hydrologique de la zone d'étude en s'intéressant à son fonctionnement, mais aussi à son fractionnement latitudinal et en profondeur. Ce travail permet de dégager les résultats principaux suivants.
Dans la région Sud Ouest de l'Océan Indien, il existe un fort fractionnement latitudinal, lié à la présence de trois fronts hydrologiques successifs très proches, les fronts Subtropical (STF), Sub-Antarctique (SAF) et Polaire (PF). Par essence, la position et l'intensité de ces fronts sont variables, notamment à l'échelle interannuelle considérée dans les 4 premiers chapitres de ce travail, impactant les eaux de surfaces présentes, à commencer par une variation dans les paramètres physico-chimiques (salinité globalement plus élevée en 2014, légère diminution de la température de 2012 à 2014,…) et dans la production primaire ([Chl-*a*]). Ce chapitre met aussi en évidence la particularité des eaux aux abords de Kerguelen, où les eaux de surface présentent systématiquement de plus fortes concentrations en Chl *a*, mais aussi une diminution de salinité ponctuelle, liée aux apports fluviatiles îliens ou au mélange avec des eaux de l'AAZ. On observe une forte variabilité des paramètres physico-chimiques dans la colonne d'eau avec la présence de différentes masses d'eau, telle que la SAMW. On note aussi de plus fortes [Chl-*a*] en subsurface, entre 40 et 80 m de profondeur, et ce, plus particulièrement pour les eaux de la PFZ et de l'AAZ.
Cette région océanique est donc extrêmement dynamique avec une forte variabilité interannuelle, en surface, comme en profondeur, ce qui devrait impacter la répartition des foraminifères planctoniques, mais aussi leur métabolisme et, par conséquent, leur rôle dans la pompe biologique du carbone.

Dans le Chapitre 2, les abondances totales de la population et la composition des assemblages des foraminifères planctoniques de la région sont présentées pour les deux étés consécutifs d'échantillonnage (2012, 2013) et pour 17 stations localisées entre 30°S et 56,5°S. Pour la première fois depuis la fin des années 1980 (recherches de Bé *et al*., 1977, 1979), les faunes « actuelles » des foraminifères du Sud de l'Océan Indien ont été quantifiées et discutées en fonction des caractéristiques du milieu ambiant.
Un fort clivage apparaît entre les assemblages observés de part et d'autre du STF, et ceux vivant au Sud du PF. Au Nord du STF, les assemblages de foraminifères planctoniques se caractérisent par une forte diversité spécifique, représentée par un mélange d'espèces tempérées, subtropicales et parfois tropicales, mais aussi par de faibles abondances (10 ind.m^{-3}). Au Sud du STF, dans la SAZ et la PFZ, les abondances de foraminifères planctoniques atteignent de fortes valeurs d'environ 150 à 200 ind.m^{-3}. Ces abondances sont représentées par un assemblage d'espèces subpolaires.

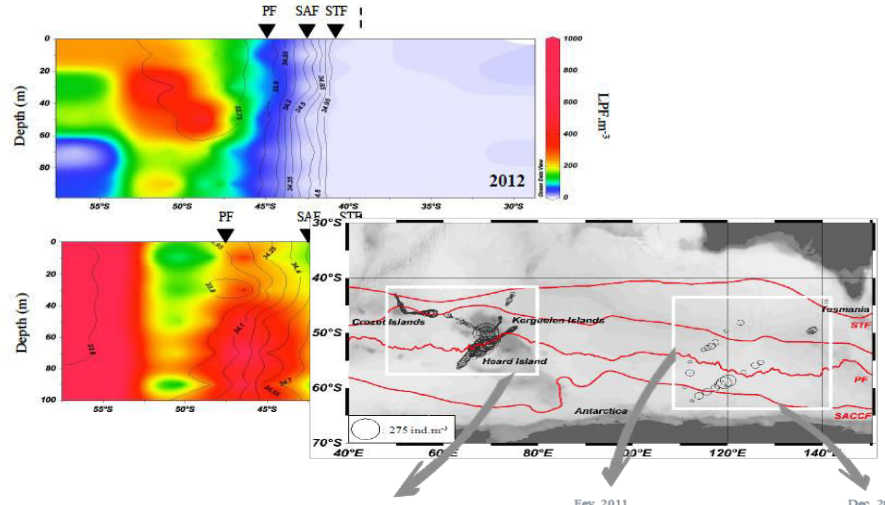
Sud du Front subtropical

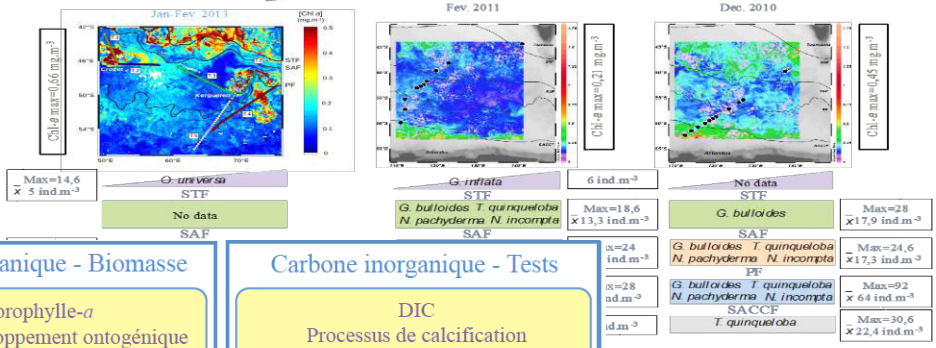
- Abondances LPF [80 – 1129,6] ind.m^{-3}
- 90% Assemblages = *Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides*, *Globigerinita uvula*
- Taille moyenne de l'assemblage = 121,9 µm

Nord du Front subtropical

- Abondances LPF [0,75 – 10] ind.m^{-3}
- 80% Assemblages = *Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides*, *Globigerinita uvula*
- 20% Assemblages = Espèces tempérées à tropicales
- Taille moyenne de l'assemblage = 125,7 µm

Situation en fin de période de période productive (fin des blooms de Crozet et Kerguelen)





Carbone organique - Biomasse

Chlorophylle-*a*
Stade de développement ontogénique

Carbone inorganique - Tests

DIC
Processus de calcification

Espèce
Métabolisme
Zone d'étude et paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau
Année – période d'échantillonnage

Equations des droites de calibration:

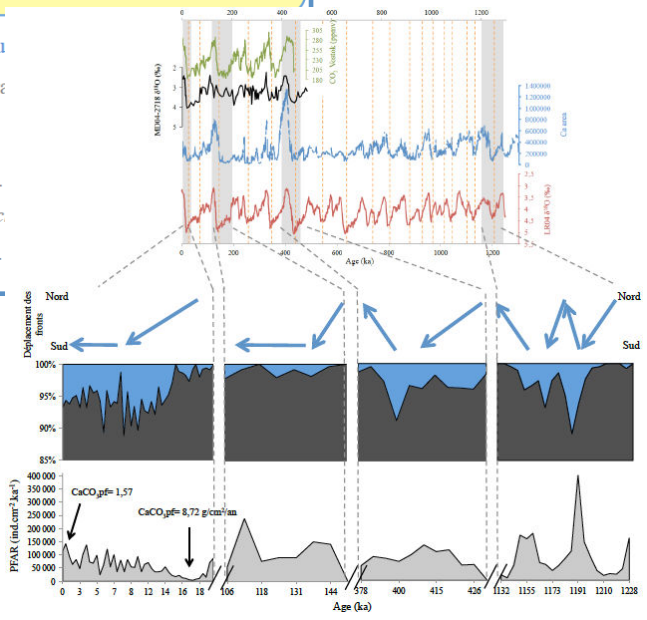
Calibration globale: $y = 5.10^{-05}x^{1,7675}$

Calibration par espèce, taille > 200 µm

G. bulloides: $y = 9,9457.10^{-04}x^{1,2263}$

N. pachyderma: $y = 1,9635.10^{-03}x^{1,096}$

G. uvula, toutes tailles:
$y = 1,1684.10^{-03}x^{1,2428}$



Dans l'AAZ (au Sud du PF), les abondances de foraminifères planctoniques peuvent atteindre plus de 1000 ind.m^{-3}, avec un assemblage polaire, très fortement dominé par les espèces *Neogloboquadrina pachyderma* et *Globigerinita uvula*. Ce travail de recherche a aussi permis l'observation de l'espèce *Orcadia riedeli* au sud du SAF, espèce jusqu'à ce jour non décrite dans l'Austral Indien.
Les analyses morphométriques des assemblages échantillonnés en 2012 révèlent la présence de foraminifères plus grands au Nord du STF, zone plutôt oligotrophe, qu'au sud du STF (dans la SAZ, la PFZ et l'AAZ), où la production primaire est pourtant la plus intense. Cela confirme la stratégie R des espèces les plus abondantes de l'assemblage, à savoir qu'elles favorisent leur reproduction à la croissance, dans un environnement favorable (forte concentration en nourriture).
Ces analyses morphométriques des assemblages, couplées aux relations protéine vs taille et $CaCO_3$ vs taille (résultats du Chapitre 4), permettent d'estimer les budgets de carbone organique et inorganique des foraminifères actuels du Sud Ouest de l'Océan Indien. Ces budgets seront proposés dans la deuxième partie de cette synthèse.

L'ensemble des investigations par Continuous Plankton Recorder (CPR) dans le Sud de l'Océan Indien est décrit dans le Chapitre 3. Dans le contexte du projet MD-CPR (soutenu par l'IPEV), le montage d'une collaboration avec Pr. P. Koubbi, du Muséum National d'Histoire Naturelle a permis l'analyse biogéographique des assemblages de foraminifères planctoniques au moyen d'un CPR (Continuous Plankton Recorder). Les données d'assemblages ont été acquises par S. Fabri-Ruiz, dans le cadre de son stage de M2 (financé par la *Réserve Naturelle Nationale des Terres Australes Françaises*). Ce travail d'étude sur la faune des foraminifères planctoniques avec un CPR s'est enrichi d'une deuxième collaboration, avec Graham Hosie, Andrew Davidson et John Kitchener, chercheurs de l'Australian Antarctique Division (Tasmanie – Australie). Ces recherches ont permis de sonder la pertinence de l'outil CPR pour le prélèvement et l'étude des foraminifères planctoniques au Sud de l'Océan Indien, mais aussi d'apporter des informations sur la dynamique de production des foraminifères planctoniques et de spatialiser les observations effectuées en stations (résultats du Chapitre 2).
Dans le sud-ouest de l'Océan Indien, 13 espèces de foraminifères planctoniques ont été rencontrées. Dans la SAZ, l'espèce *Globigerina bulloides* est dominante, alors que *Globigerinita uvula* et *Neogloboquadrina pachyderma* sont les espèces principales dans la PFZ et l'AAZ. Au Sud de la Tasmanie, 7 espèces sont décrites dans les assemblages, l'espèce majeure est *Turborotalita quinqueloba*. Dans le cadre du projet MD-CPR, les abondances maximales ont été rencontrées aux abords de Kerguelen et au Sud de l'île (258 ind.m^{-3}). Les échantillons de l'AAD témoignent d'abondances allant jusqu'à 92 ind.m^{-3} au Sud de la Tasmanie (58.62°S).
La comparaison des abondances et des assemblages récoltés par CPR avec les données issues de la littérature (pièges à sédiments, données SO-CPR pour le sud de la Tasmanie) ou encore avec les données du Chapitre 2 (étude d'assemblages prélevés au multinet en station) témoigne de la pertinence du CPR comme outil rapide et efficace pour la collecte des foraminifères planctoniques. La production des foraminifères planctoniques dans l'Austral Indien semble fortement contrainte par la présence des différents fronts de la région (STF, SAF, PF, SACCF). La « continuité géographique » de la technique d'échantillonnage CPR, couplée aux résultats du Chapitre 2 et du Chapitre 4, permet de faire dans la seconde partie de cette synthèse, une première estimation à grande échelle des stocks de carbone instantanés contenus dans les foraminifères planctoniques des eaux de surface de l'Océan Austral Indien.

Dans le Chapitre 4, la production de biomasse et de $CaCO_3$ des foraminifères planctoniques des latitudes transitionnelles, subpolaires et polaires, a été mesurée à l'échelle individuelle. Ce travail fut conduit sur un total de 1441 foraminifères vivants, provenant de trois campagnes océanographiques conduites au Sud Ouest de l'Océan Indien, et comparé aux observations faites sur 600 individus prélevés dans l'Hémisphère Nord, en Mer de Barents (collaboration SHOM). La base de données MAREDAT (MARine Ecosystem biomass DATa, Schiebel et al., 2012), contenant les données de 754 individus de foraminifères, a ainsi été considérablement enrichie. Une importante variabilité de biomasse protéique et de masse calcique a été constatée à l'échelle individuelle. Même si cette variabilité semble liée à la production primaire ou encore au système des carbonates dans l'eau (DIC vs masse du test), aucun facteur environnemental ne semble contrôler directement ni la production de biomasse (C_{org}) ni la masse calcique (C_{inorg}) des foraminifères planctoniques. Les corrélations très significatives entre la taille du test et la biomasse de l'individu, ainsi qu'entre taille et masse calcique du test nous permettent d'utiliser avec confiance les équations des droites de régression pour calculer biomasse et masse calcique d'un individu, connaissant la taille de son test. Ces équations globales (ensemble des espèces) ou spécifiques sont du type $y=a.x^{\wedge b}$, où y définit la biomasse protéique (µg) ou la masse de calcite (µg), et où x est le diamètre minimum de l'individu (µm). C'est à partir de ces équations que des estimations des stocks de carbone (C_{org}, $CaCO_3$) produits par les foraminifères planctoniques dans l'Austral Indien ont pu être calculées (Chapitre 6).

Afin de calculer un ordre de grandeur des paléobudgets de C_{inorg} induits par les foraminifères planctoniques sous forçage climatique (glaciaire/interglaciaire), le Chapitre 5 présente l'étude de 4 sections (MIS 2-1, MIS 6-5, MIS 12-11, MIS 36-35) de la carotte sédimentaire MD04-2718, localisée sur le plateau de Kerguelen. L'analyse des taux d'accumulations (PFAR) des foraminifères planctoniques sur ces 4 périodes de temps permet d'observer de très fortes productions pendant les interglaciaires, allant jusqu'à $403,1.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} au MIS 35, et de très faibles productions durant les périodes glaciaires ($0,7.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1} à 176 ka). Les analyses morphométriques utiles pour l'application des équations établies au Chapitre 4 ont été focalisées sur l'espèce polaire *Neogloboquadrina pachyderma* car il s'agit de l'espèce dominant l'ensemble des sections étudiées de la carotte.

6.2. Calcul et estimation des budgets de carbone organique et inorganique des foraminifères planctoniques

Pour déterminer les stocks instantanés de C_{org} et de C_{inorg} des foraminifères planctoniques au Sud de l'Océan Indien, nous avons à notre disposition :

- Les analyses des échantillons des compartiments de surface et de subsurface, prélevés en stations (filet à plancton-Multinet) et grâce au CPR (Continuous Plankton Recorder) :
  - Assemblages et abondances en station (Multinet), pour 2012 et 2013,
  - Données morphométriques des espèces les plus abondantes de la zone d'étude (*Neogloboquadrina pachyderma*, *Neogloboquadrina incompta*, *Globigerina bulloides*, *Globigerinita uvula*) en 2012,
  - Assemblages et abondances entre stations (CPR) en 2013.

- Pour faire la liaison entre le compartiment de surface / subsurface et la surface des sédiments, des données provenant de pièges à sédiments aux abords de Crozet (Salter *et al*., 2014) et de Kerguelen (Thèse Mathieu Rembeauville, en cours) sont utilisées :
  - Espèces majeures (abondances > 5 %, pour les pièges de Crozet et Kerguelen),
  - Flux journaliers des foraminifères planctoniques (Kerguelen),
  - Flux de $CaCO_3$ et de C_{inorg} (Crozet).

- Une carotte sédimentaire située sur le plateau de Kerguelen au Nord Ouest de l'Île (MD04-2718) et pour laquelle nous avons étudié 4 sections correspondant aux derniers 21ka, au MIS 6-5, au MIS 12-11 et au MIS 36-35 :
  - PFAR (taux d'accumulation des foraminifères planctoniques) pour les 4 périodes
  - Assemblages pour les 4 périodes,
  - Données morphométriques de l'espèce *N. pachyderma* pour les derniers 21ka.

- Des équations de droites de calibration à partir desquelles il est possible de reconstruire la biomasse des foraminifères planctoniques (proxy de C_{org}) et leur masse calcique individuelle (proxy de C_{inorg}) à partir du moment où l'on connaît le diamètre minimum des individus :
  - Équation protéines/taille « globale » (toutes espèces confondues), et par espèce pour les plus abondantes de l'assemblage. Ces équations sont établies à partir de mesures effectuées sur des foraminifères vivants prélevés en 2012, 2013 et 2014,
  - Équation masse $CaCO_3$/taille « globale » (toutes espèces confondues), et par espèce pour les plus abondantes de l'assemblage. Ces équations sont établies à partir de mesures effectuées sur des foraminifères vivants prélevés en 2012, 2013 et 2014.

Dans un premier temps, les estimations des stocks de C_{org} et C_{inorg} induits par les foraminifères planctoniques sont calculées à partir des assemblages vivants capturés par filet à plancton et CPR ; ce sont donc des calculs de stocks instantanés de surface. Dans un deuxième temps, grâce aux données de pièges à sédiments disponibles dans la littérature, la proportion de ces stocks transportée en profondeur peut être calculée, soit un calcul de flux. Dans un troisième temps, ces estimations de flux sont comparées aux enregistrements de stocks de $CaCO_3$ calculés à partir de la carotte sédimentaire MD04-2718.

Estimation des stocks (C_{org} et C_{inorg}) instantanés de surface

Connaissant les caractéristiques d'abondance et de taille des faunes vivantes actuelles (Table 2-2, Chapitre 2), et grâce aux équations de droites biomasse et masse de $CaCO_3$ individuelle vs diamètre minimum établies en fonction de l'espèce, des estimations de stocks instantanés de C_{org} et C_{inorg} sont calculées pour le compartiment de surface (0-100m) (Table 6-1). Au Nord de la zone (Station 2 à 5), les stocks de C_{org} vont de 0,02 à 0,75 $\mu g.m^{-3}$ et ceux de $CaCO_3$ de 0,33 à 34,21 $\mu g.m^{-3}$. Au Sud du Front Subtropical (Station 6 à 11), les stocks de C_{org} vont de 4,51 à 334 $\mu g.m^{-3}$ et ceux de $CaCO_3$ de 25,39 à 755 $\mu g.m^{-3}$. Les plus fortes productions, 334 $\mu g.m^{-3}$ pour le C_{org} et 755 $\mu g.m^{-3}$ pour le C_{inorg} sont atteintes à 50 m de profondeur, en Station 9.

Le stockage du C par les foraminifères planctoniques est le plus efficace pour les stations 7, 8, 9 et 10, situées dans la SAZ et dans la PFZ. Les moyennes de C_{org} dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau s'étendent de 51,86 µ g.m^{-3} (Station 7) à 143,57 µg.m^{-3} (Station 10) et les moyennes de $CaCO_3$ vont de 205,05 µ g.m^{-3} (Station 8) à 618,9 µg.m^{-3} (Station 10).

Le rapport entre poids de $CaCO_3$ et poids de C_{org} par espèces varie d'un facteur 10. Pour *Neogloboquadrina pachyderma*, $CaCO_3/C_{org}$ = 2,28, pour *Neogloboquadrina incompta* $CaCO_3/C_{org}$ = 3,32, pour *Globigerinita uvula* $CaCO_3/C_{org}$ = 1,15, et pour *Globigerina bulloides* $CaCO_3/C_{org}$ = 25,22. Cette forte variabilité entre les espèces signifie qu'un assemblage principalement dominé par l'espèce *G. bulloides* constituera un stock de $CaCO_3$ bien plus important que de C_{org}, alors qu'un assemblage principalement dominé par *G. uvula* constituera un stock de C_{org} équivalent à celui de $CaCO_3$. Il semble donc essentiel de prendre en considération la composition des assemblages au niveau de l'espèce dans les estimations indirectes de stocks et de flux de carbone.

Table 6-1 : Estimations des stocks instantanés de C_{org} et de C_{inorg} dans le compartiment de surface, pour les dix stations échantillonnées en 2012. Les valeurs sont en µg.m^{-3}. NA : donnée non disponible

		Negloboquadrina pachyderma		*Neogloboquadrina incompta*		*Globigerinita uvula*		*Globigerina bulloides*		Totaux	
Station N°	Depth (m)	Budgets protéines	Budgets CaCO3	Budgets protéines	Budgets CaCO3	Budgets protéines	Budgets CaCO3	Budgets protéines	Budgets CaCO3	Budgets protéines	Budgets CaCO3
2	20	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	0,75	34,21	0,75	34,21
	50	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	0,02	0,52	0,02	0,52
	70	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	0,20	3,84	0,20	3,84
	90	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A
	150	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A
3	10	N.A	N.A	0,01	0,04	0,02	0,03	0,65	14,86	0,68	14,93
	30	N.A	N.A	0,03	0,13	N.A	N.A	0,30	7,71	0,33	7,84
	50	0,00	0,17	0,01	0,03	N.A	N.A	0,25	7,01	0,26	7,21
	70	N.A	N.A	0,01	0,03	N.A	N.A	0,02	0,30	0,03	0,33
	90	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	0,04	0,85	0,04	0,85
4	10	0,07	0,15	0,04	0,12	N.A	N.A	0,24	4,77	0,34	5,05
	30	0,07	0,17	0,03	0,11	0,00	0,00	0,08	1,76	0,18	2,04
	50	0,00	0,00	0,00	0,00	N.A	N.A	0,09	1,73	0,09	1,73
	70	0,07	0,15	0,08	0,29	N.A	N.A	0,02	0,42	0,17	0,86
	90	0,20	0,46	0,07	0,23	0,02	0,03	0,02	0,72	0,32	1,44
5	10	0,02	0,05	0,02	0,08	N.A	N.A	0,17	3,81	0,21	3,93
	70	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A
	90	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A
6	10	6,07	14,21	2,29	7,53	0,30	0,36	3,02	70,60	11,68	92,70
	30	12,47	27,73	4,96	16,25	0,08	0,10	2,85	56,20	20,36	100,28
	50	4,83	11,27	1,58	5,06	0,33	0,37	1,44	29,30	8,17	46,00
	70	1,58	3,57	0,74	2,51	1,34	1,64	0,85	17,66	4,51	25,39
	90	1,79	4,52	1,52	5,55	1,64	1,96	0,66	13,88	5,62	25,91
7	10	25,90	51,24	10,89	35,54	2,44	2,46	12,64	270,78	51,86	360,02
	30	35,29	81,00	6,94	21,20	3,82	4,17	12,51	228,12	58,56	334,49
	50	11,38	26,82	5,59	18,51	1,31	1,50	6,14	148,42	24,42	195,26
	70	11,15	25,60	4,84	15,88	1,46	1,64	9,62	209,25	27,06	252,37
	90	25,60	54,69	14,37	46,81	1,23	1,27	11,77	224,16	52,98	326,94
8	10	11,27	26,79	5,22	17,81	0,59	0,69	5,90	144,78	22,98	190,07
	30	15,14	33,18	6,73	22,14	2,55	3,09	7,56	146,65	31,97	205,05
	50	8,78	16,32	3,01	9,16	0,71	0,92	10,52	246,56	23,01	272,96
	70	12,56	28,87	4,08	13,71	0,35	0,44	4,83	104,09	21,82	147,10
	90	15,25	36,57	4,36	14,30	1,00	1,17	7,65	182,06	28,25	234,10
9	10	45,87	103,30	9,63	30,74	29,34	29,87	0,44	7,15	85,28	171,06
	30	53,83	125,70	13,99	47,45	24,25	28,36	1,64	28,43	93,71	229,94
	50	175,33	405,94	33,96	113,86	119,83	140,53	4,48	93,52	333,59	753,85
	70	60,09	142,43	15,83	54,01	9,96	13,04	6,38	190,73	92,25	400,21
	90	14,01	34,95	4,59	16,30	4,25	5,53	2,31	66,69	25,16	123,47
10	30	122,05	316,01	33,70	119,71	31,07	32,49	8,30	287,81	195,12	756,02
	50	46,42	103,94	11,92	38,57	23,25	24,78	10,44	314,49	92,03	481,78
11	10	51,53	119,92	12,00	40,99	13,07	9,78	N.A	N.A	76,61	170,69
	30	27,16	60,66	6,21	19,91	N.A	N.A	N.A	N.A	33,38	80,57
	50	38,06	83,79	7,26	23,41	11,15	11,35	5,02	238,51	61,49	357,05
	70	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A
	90	10,48	23,45	1,17	3,73	1,85	1,92	N.A	N.A	13,50	29,10

L'étude écologique conduite au moyen du CPR a permis d'observer les abondances des foraminifères sur un continuum entre les stations d'échantillonnage (Chapitre 3). La bonne cohérence entre ces données CPR et les données observées dans les eaux de surface en stations (Figure 2, Meilland *et al.*, 2015 b, sous presse), permet en toute confiance d'extrapoler spatialement les données faunistiques aux moyens de logiciels tels qu'ODV (Schlitzer, R., Ocean Data View). La figure 6-1 propose alors une section longitudinale de la zone d'étude où les stocks de C_{org} et de C_{inorg} sont extrapolés sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau à partir des données discrètes de la Table 6-1.

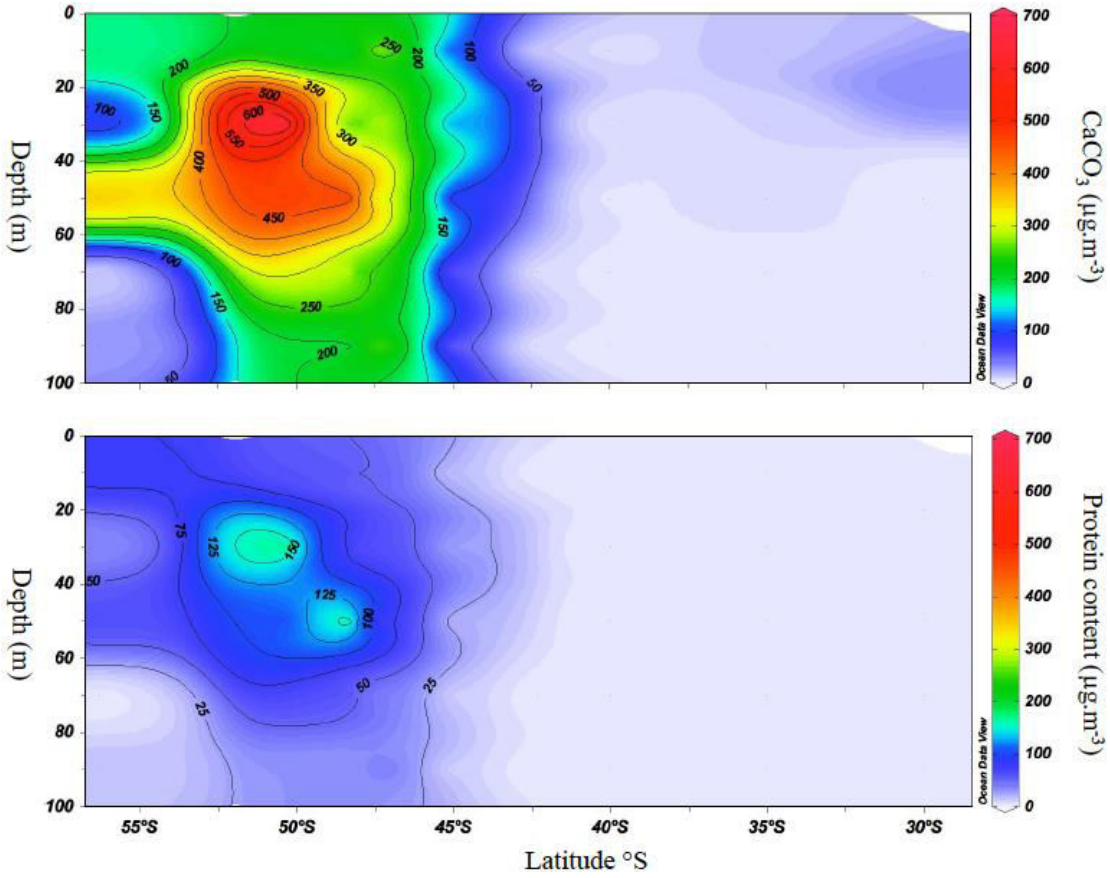


Figure 6-1 : Budgets de C_{org} (contenu protéique) et de C_{inorg} ($CaCO_3$) en $\mu g.m^{-3}$ représentés par les échelles de couleurs, entre 28°S et 56,5°S, pour les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Les isolignes noires soulignent les gradients de C.

Estimation des flux de C_{inorg}

Les flux de $CaCO_3$ induits par les foraminifères planctoniques ($\mu g.m^{-2}.d^{-1}$) se calculent à partir des données de filets à plancton, selon la formule suivante :

$$Flux = x*Nb*y$$

x = poids moyen d'un foraminifère dans l'échantillon (µg)
Nb = nombre de foraminifères de l'échantillon par m^{-3} ($ind.m^{-3}$)
y = vitesse de chute d'un foraminifère ($m.jour^{-1}$)

La vitesse de chute (y), est calculée selon la formule suivante :

$$y=10^{a}x^{b}$$

a = 2,06 ; constante Takahashi et Bé, 1984
b = 0,64 ; constante Takahashi et Bé, 1984
x = poids moyen d'un foraminifère dans l'échantillon (µg)

Le flux à 100 m de profondeur se détermine à partir du standing stock du filet 80-100 m (Takahashi et Bé, 1984 ; Schiebel et Hemleben 2000). À 100 m de profondeur, les flux de $CaCO_3$ des foraminifères planctoniques récoltés en 2012 au moyen de filet à plancton (Chapitre 2) vont de 0,14 $mg.m^{-2}.jour^{-1}$ en station 3, à 49,41 $mg.m^{-2}.jour^{-1}$ en station 7 (Table 6-2). Ces flux sont proches des flux estivaux calculés dans l'Atlantique Nord en juin 1993 (25 $mg.m^{-2}.jour^{-1}$; Schiebel et Hemleben, 2000). En station 10, la morphométrie des foraminifères de l'intervalle 60-100 m n'a pas pu être mesurée et donc le calcul du poids moyen des individus de cet intervalle n'est pas possible. Par conséquent, le flux de $CaCO^3$ à 100 m reste inconnu. Dans la Table 6-2 est indiqué pour mémoire le flux à 60 m dont la valeur de 80,05 $mg.m^{-2}.jour^{-1}$ est logiquement très forte par rapport aux valeurs de flux à 100 m.

Table 6-2 : Calcul des flux de $CaCO_3$ (en µg et en $mg.m^{-2}.d^{-1}$) des foraminifères planctoniques à partir de prélèvements Multinet, réalisés en station en 2012.

Station N°	Tow interval (m)	Total LPF.m^{-3}	Budgets $CaCO_3$	Mean weight (µg)	Sinking velocities	Flux (µg.$m^{-2}.d^{-1}$)	Flux (mg.$m^{-2}.d^{-1}$)
2	80-100	0,85	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A
3	80-100	0,50	0,85	1,70	161,12	136,79	0,14
4	80-100	0,95	1,44	1,52	149,91	216,05	0,22
5	80-100	0,40	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A
6	80-100	20,70	25,91	1,25	132,56	3434,49	3,43
7	80-100	212,80	326,94	1,54	151,13	49410,30	49,41
8	80-100	97,20	234,10	2,41	201,52	47175,67	47,18
9	80-100	66,40	123,47	1,86	170,77	21085,58	21,09
10	40-60	270,40	481,78	1,78	166,16	80054,12	80,05
11	80-100	56,00	29,10	0,52	75,52	2198,06	2,20

Les flux de $CaCO_3$ les plus forts sont enregistrés pour les stations 7, 8, et 9 et 10, stations pour lesquelles les standings stocks sont aussi les plus forts (Table 6-1).

Pièges à sédiments de Crozet

Comme cela a été développé dans le Chapitre 2 (2.4.4), des pièges à sédiments ont été déployés en 2005 aux abords de Crozet à 2000 et 3000 m de profondeur (Salter *et al.*, 2014). Les flux de foraminifères planctoniques les plus forts furent enregistrés entre décembre et fin février. Au Nord de Crozet, un flux maximum de 6382 $ind.m^{-2}.jour^{-1}$ a lieu début janvier, alors qu'à l'Est de Crozet le maximum de 11136 $indiv.m^{-2}.jour^{-1}$ a lieu fin décembre (Figure S3.2b, Salter *et al.*, 2014, supp. data). En dehors de la période estivale, les flux sont extrêmement faibles, et considérés comme négligeables (Salter *et al.*, 2014). Ces observations de forts flux de foraminifères concentrés en période de blooms phytoplanctoniques nous permettent de savoir que l'exportation vers les grands fonds des stocks de C produits en surface par les foraminifères n'est significative que de décembre à fin février.

Le piège déployé au Nord de Crozet est proche de la Station 6 échantillonnée par filet à plancton, et le piège à l'Est de Crozet est proche de la Station 7. Bien que ces données de piège acquises en 2005, ne permettent pas de faire une comparaison directe (abondances vs flux) avec les données issues de filets à plancton prélevés en 2012, une comparaison qualitative des flux de C_{inorg} peut être tentée. Sachant que le poids moyen de calcite des foraminifères en station 6 est de 1,25µg, et que le flux enregistré par le piège à sédiment Nord Crozet est de 6382 ind.m^{-2}.$jour^{-1}$, on peut estimer un flux de Ca CO_3 en profondeur (2000 m) de 7977 µ g.m^{-2}.$jour^{-1}$. Ce chiffre est deux fois supérieur au flux mesuré en fin d'été 2012 à partir des filets à plancton (flux à 100 m de profondeur, station 6 = 3434 µg.m^{-2}.$jour^{-1}$). Sachant que le poids moyen des foraminifères en station 7 est de 1,54 µg, et que le flux enregistré par le piège à sédiment Est Crozet est de 11136 indiv.m^{-2}.$jour^{-1}$, on peut estimer un flux de Ca CO_3 en profondeur de 17 149 µ g.m^{-2}.$jour^{-1}$ (=1,54*11 136). Cette estimation est presque 3 fois inférieure au flux calculé en 2012 à partir des filets à plancton (flux à 100 m de profondeur, station 7 = 49 410 µg.m^{-2}.$jour^{-1}$).
Bien que basée sur seulement deux points, cette comparaison témoigne de la cohérence des données provenant de nos filets à plancton avec celles des pièges à sédiments.

Piège à sédiments de Kerguelen

En 2011-2012, un piège à sédiments, déployé au Sud Est de Kerguelen dans une zone proche de celle de la Station 10, a enregistré les flux de foraminifères à 289 m de profondeur, au même moment que de notre échantillonnage au multinet de janvier à février 2012. Cette configuration d'échantillonnage permet d'effectuer des comparaisons directes entre les concentrations de surface des foraminifères planctoniques (nombre d'individus par mètres cubes) mesurées en station 10 (données multinet Chapitre 2) et les flux de foraminifères enregistrés dans le piège Sud Est Kerguelen (Figure 6-2 ; Rembeauville, Meilland *et al*., en préparation).

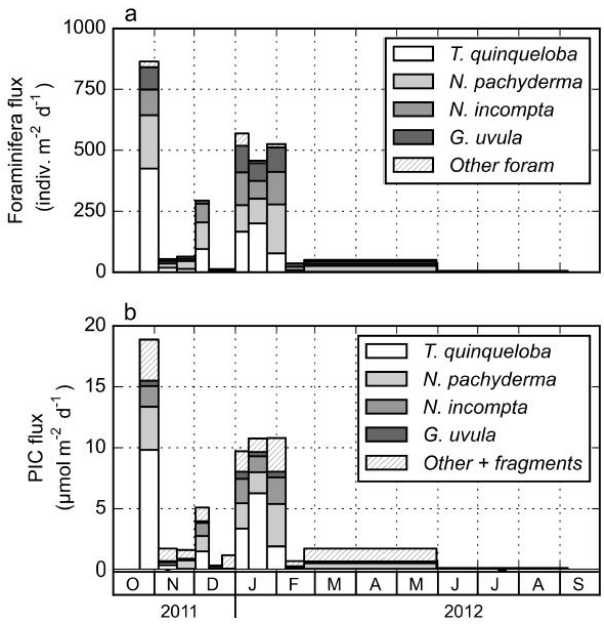


Figure 6-2 : a) Flux de foraminifères planctoniques et b) Carbone Inorganique Particulaire (PIC) par espèces en fonction des mois de récolte dans un piège à sédiments situé proche de la station 10, au Sud Est de Kerguelen, à 289 m de profondeur. Figure issue de (Rembeauville, Meilland *et al*., en préparation).

En station 10, l'abondance totale moyenne des foraminifères planctoniques sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau est de 278 ind.m^{-3}. Au même moment, les flux enregistrés par le piège sont de 600 ind.m^{-2}.jour^{-1}, ce qui représente plus de 2 fois le standing stock de surface. Cette comparaison, appuyée sur une seule donnée, pourrait suggérer que les flux de foraminifères enregistrés par le piège SE Kerguelen ne sont pas représentatifs de la production dans le compartiment de surface (données 0-100 m de la station 10), mais sont enrichis d'apports latéraux.

La combinaison des données d'abondance de FP mesurées dans le piège Sud Est Kerguelen avec le calcul des budgets de $CaCO_3$ à partir des captures de filets en station 10, permet d'estimer le flux de carbonates exporté du compartiment de surface. Ce flux exporté calculé sera comparé aux mesures de PIC effectuées dans les échantillons du piège.
En station 10, le budget moyen de $CaCO_3$ (618 µ g.m^{-3} ; Table 6-1) calculé entre 20 et 60 m, correspond à l'abondance moyenne de 378 ind.m^{-3}. Le flux de foraminifères mesuré dans le piège (600 ind.m^{-2}.jour^{-1}) peut ainsi être converti en flux de $CaCO_3$ avec la formule suivante :

flux de $CaCO_3$ enregistré dans le piège = (a / b)*c

a = flux de foraminifères planctoniques enregistrés par le piège à sédiments en Janv-Fev 2012 (600 ind.m^{-2}.jour^{-1})
b = abondance moyenne des foraminifères planctoniques dans à la station 10 échantillonnée le 9 février 2012, entre 20 et 60 m (378 ind.m^{-3})
c = masse moyenne de $CaCO_3$ de foraminifères, à la station 10 échantillonnée le 9 février 2012, entre 20 et 60 m (618 µg $CaCO_3$.m^{-3})

Le flux calculé de $CaCO_3$ est de 981 µg.m^{-2}.jour^{-1}, ce qui correspond à un flux de PIC de 9,81 µ mol.m^{-2}.jour^{-1}. Cette valeur calculée est très proche des valeurs de PIC , d'environ 10 µ mol.m^{-2}.jour^{-1}, mesurées dans les échantillons de pièges à sédiments pour les foraminifères planctoniques (Figure 6-2 ; Rembeauville, Meilland *et al*., en préparation). Cela signifie que pour l'année, les flux de PIC induits par les foraminifères sont égaux à ce qui est présenté Figure 6-2 b, soit environ :

(20*16)+(25*1)+(10*4)+(10*8)+(10*9,5)+(15*8)+(90*1)= 770 µmol.m^{-2}.a^{-1} (=77 000 µg.m^{-2}.a^{-1} de $CaCO_3$)

Dans l'équation ci-dessus, les chiffres verts représentent les flux de PIC mesurés (Figure 6-2b). Les chiffres en rouge représentent le nombre de jours où ces flux sont enregistrés (Figure 6-2b). Le calcul est effectué pour les 185 jours durant lesquels un flux est enregistré : 20 jours fin octobre/début novembre, 25 jours en novembre, 10 jours début décembre, 10 jours début janvier, mi-janvier puis fin janvier, et enfin, les 90 jours des mois de mars, avril et mai.

La similarité des données de PIC et des calculs de flux de $CaCO_3$ est très encourageante pour la validité des calculs de budgets de $CaCO_3$ dans le compartiment de surface et exporté vers le fond. Cela suggère qu'à partir de simples mesures morphométriques sur les assemblages de surface, il est possible d'estimer des flux de $CaCO_3$ cohérents.

Il est alors possible de lier le compartiment de surface aux flux de foraminifères enregistrés par un piège à sédiments. La variabilité des flux enregistrés dans le piège à sédiments nous permet d'estimer la dynamique de production des FP. Les flux recensés par le piège à sédiments nous permettent de constater que notre échantillonnage en 2012 est représentatif de la période de production importante de la fin de l'été austral, mais que l'on rate la production maximale du printemps (octobre). Pour préciser ces estimations, il faudrait effectuer des échantillonnages de surface (par filet à plancton) saisonniers, en octobre puis en période non productive, l'hiver.

Estimation des enregistrements de stocks de $CaCO_3$

Le Chapitre 5 présente l'étude d'une carotte sédimentaire (MD04-2718) située sur le plateau de Kerguelen. Les budgets de C_{inorg} ($CaCO_3$) induits par les foraminifères planctoniques ont été calculés pour la période la plus récente enregistrée dans la carotte (subactuel – 21ka).
Pour la période subactuelle (sommet de la carotte) qui présente les plus forts taux d'accumulation de foraminifères planctoniques (143.10^3 ind.cm^2.ka^{-1}), le stockage de $CaCO_3$ est estimé à 1,57 g $CaCO_3$.m^{-2}.a^{-1}. Ce budget de $CaCO_3$ est plus de 20 fois supérieur à la valeur du flux annuel actuel, estimé à partir du piège à sédiments de Kerguelen :

$$77\ 000\ \mu g.m^{-2}.a^{-1} = 0,\ 0770\ g.m^{-2}.\ a^{-1}$$

Pour la dernière période glaciaire (à 17,7 ka) qui présente les plus faibles PFAR ($3,3.10^3$ ind.cm^{-2}.ka^{-1}), le budget de $CaCO_3$ calculé est 18 fois inférieur (0,087 g $CaCO_3$.m^{-2}.a^{-1}) à celui de la période subactuelle (sommet de carotte), mais du même ordre de grandeur que le budget actuel calculé à partir des flux enregistrés dans le piège à sédiments Sud-Est Kerguelen.
La profondeur du prélèvement, des advections latérales stratifiées, ou encore la différence de localisation entre la carotte, située à l'Ouest de Kerguelen, et le piège, situé au Sud-Est de l'île, pourraient expliquer l'incohérence entre les flux observés à l'actuel par le piège (0,070 g $CaCO_3$.m^{-2}.a^{-1}), et ceux observés au sommet de la carotte (1,57 g $CaCO_3$.m^{-2}.a^{-1}).

Les flux de $CaCO_3$ enregistrés dans la carotte MD04-2718 peuvent aussi être comparés aux données faunistiques des filets à plancton collectés en Station 9, la plus proche de la position de carottage. En 2012, cette zone est l'une des plus productives de la région, où le flux de $CaCO_3$ induit par les foraminifères planctoniques, calculé à 100m, est de 21 085 µ g.m^{-2}.jour^{-1} (Table 6-2), soit 0,021 g m^{-2}.jour^{-1}. En se basant sur les variations annuelles des flux d'individus enregistrées par le piège SE Kerguelen (Figure 6-2), ce flux correspond à la période productive des mois de janvier et de février, soit 60 jours par an. Pour les 15 derniers jours du mois d'octobre, il est 1,5 fois supérieur, et pour les mois de novembre et décembre (soit 60 jours), il est environ 8 fois inférieur (Figure 6-2). Pour les autres mois, il est considéré comme négligeable. Ainsi, le flux annuel serait environ de :

$$(0,021*60) + (0,021*1,5*15) + ((0,021/8)*60) = 1,89\ g\ CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$$

Cette valeur est extrêmement proche de celle calculée pour la période subactuelle dans la carotte MD04-2718 (1,57 g $CaCO_3$.m^{-2}.a^{-1}).

Pour conclure

Ces premières estimations de flux de $CaCO_3$ induits par les foraminifères planctoniques à 100 m (à partir de filets à plancton) et à partir de la carotte sédimentaire présentent une très forte cohérence entre elles, mais aussi avec la littérature : 25 mg $CaCO_3.m^{-2}.jour^{-1}$, soit 9,7 g $CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$ (Schiebel et Hemleben 2000) ; 6,7 à 164,6 mg $CaCO_3.m^{-2}.jour^{-1}$, soit 2,5 à 60 g $CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$ (Schiebel *et al.*, 2002) ; 13 à 19 mmol $CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$ (Salter *et al.*, 2014).

Au Sud de l'Océan Indien, le budget de carbone des foraminifères planctoniques, dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau, est de 244,7 µg m^{-3} pour le C_{inorg} et de 57,51 µ $g.m^{-3}$.pour le C_{org}.
Les flux de $CaCO_3$ à 100 m de profondeur, au Sud du STF, vont de 21,09 $mg.m^{-2}.jour^{-1}$ en station 9 à 49,41 $mg.m^{-2}.jour^{-1}$ en station 7.
Les enregistrements sédimentaires situés à l'Ouest du plateau de Kerguelen témoignent de flux de $CaCO_3$ allant de 0,08 g $CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$ en période glaciaire à 1,57 g $CaCO_3.m^{-2}.a^{-1}$ pour l'interglaciaire du subactuel.

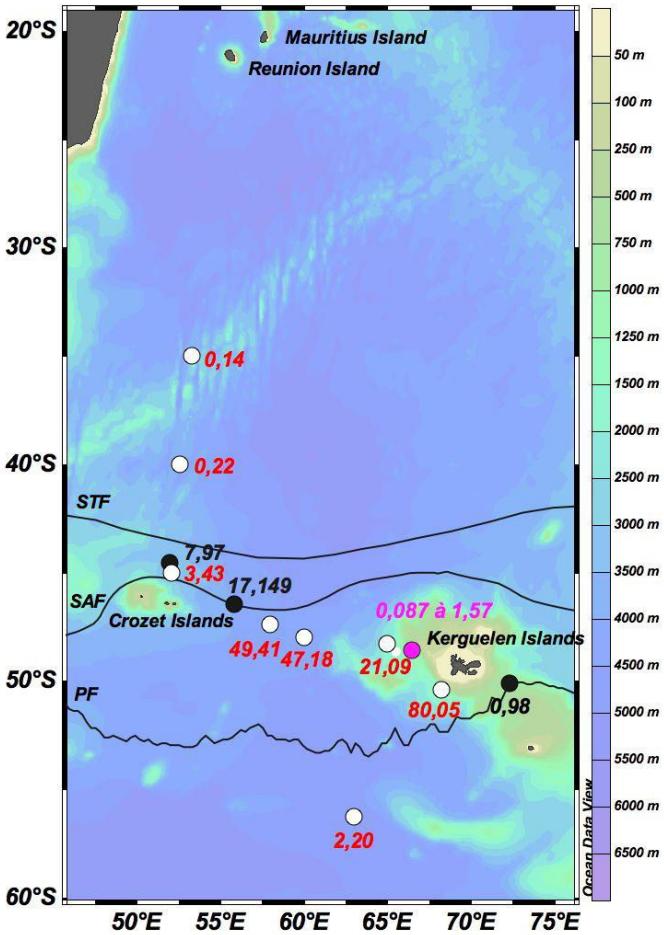


Figure 6-3 : Flux de $CaCO_3$ à 100m de profondeur, en rouge ($mg.m^{-2}.jour^{-1}$), à partir des pièges à sédiments, en noir ($mg.m^{-2}.jour^{-1}$), et enregistré dans la carotte MD04-2718 en magenta $g.m^{-2}.a^{-1}$.

L'ensemble de ces estimations a été rendu possible par la calibration de la relation « masse/taille » et « contenu protéique/taille » des foraminifères planctoniques au Sud de l'Océan Indien. Ces calibrations ont été faites par espèces, après avoir déterminé les espèces les plus abondantes des assemblages de la zone d'étude. La taille des foraminifères planctoniques est l'un des paramètres les plus faciles et rapides à obtenir dans les assemblages et c'est l'unique paramètre dont nous avons besoin, avec l'abondance de l'espèce, pour estimer les quantités de C_{org} et de C_{inorg} produites par les foraminifères planctoniques.

6.3. Perspectives

L'ensemble de cette thèse témoigne de la nécessité de coupler les moyens de prélèvements : filets à plancton, CPR, pièges à sédiments et enregistrement sédimentaire. Cependant l'étude des sommets de carottes à gravité (type Kalypso) s'avère insuffisante pour affiner les bilans actuels production / exportation / stockage de $CaCO_3$. Le prélèvement et l'étude de carottes d'interface deviennent ainsi une priorité pour pouvoir analyser plus finement les dépôts actuels, et quantifier la proportion du carbone produit en surface qui serait stockée dans le sédiment. C'est évidemment une donnée qui manque cruellement pour boucler le cycle du carbone marin.

Afin d'améliorer les estimations du C_{org} des individus, il faudrait réaliser des observations cytologiques. Cela permettrait d'observer leur contenu lipidique par exemple, les lipides fortement composés de C_{org} n'étant pas mesurés dans nos analyses ciblant les protéines. Il existe peu d'information concernant le contenu lipidique des foraminifères planctoniques, est-il constant entre les espèces, entre les régions océaniques, ou encore est-il est proportionnel au stade de développement ontogénique des foraminifères. En complément, pour vérifier le rapport existant entre « contenu protéique » et « carbone organique total » des foraminifères planctoniques, il faudrait faire des analyses de carbone total des échantillons de foraminifères de différentes espèces.

Pour mieux contraindre la dynamique de production des foraminifères planctoniques dans les hautes latitudes, il semble indispensable d'effectuer des prélèvements par filet à plancton au cours de différentes saisons, notamment au printemps (production maximale) et en hiver (faible production, équivalente ou non à celle d'une période glaciaire). Le déploiement de pièges à sédiments, hors influence des hauts fonds des plateaux Kerguelen ou Crozet, et sur un transect longitudinal à travers les zones frontales, permettrait de quantifier les productions annuelles de foraminifères dans les différentes provinces biologiques des hautes latitudes, en s'affranchissant des courants d'advection liés à la topographie. Le couplage des enregistrements annuels de flux de foraminifères par piège avec des analyses d'images satellitales permettrait de mieux cerner l'influence du déplacement saisonnier des zones frontales sur la production de foraminifères.

Cette thèse met en évidence le très fort gradient de productivité qui existe en fonction de la latitude. On observe de très fortes abondances de foraminifères planctoniques au Sud du front Subtropical, qu'en est-il à de plus fortes latitudes ?
Plusieurs études rapportent l'existence de foraminifères planctoniques aux abords des glaces antarctique et arctique, quelles sont leurs abondances ? Les foraminifères qui y vivent sont-ils de très petite taille comme on pourrait s'y attendre ? Leur biomasse est-elle forte ? Quelle est

leur stratégie dans ces régions extrêmes (très faible température, absence/baisse de lumière solaire, forte variabilité de la salinité) ? Favorisent-ils leur croissance ou leur reproduction ?

Voilà les questions que je souhaite me poser à l'avenir.

En participant à la dernière rencontre du groupe « SCOR/IGBP Working Group 138 », à Santa Catalina (CA, USA, début septembre 2015), j'ai pu constater que la recherche sur les foraminifères planctoniques actuels s'organisait en deux grands axes principaux pour lesquels de grandes avancées sont en cours : la génétique et la biominéralisation.

Pour des raisons pratiques, les études de biominéralisation sont principalement conduites en culture, à partir de foraminifères provenant des moyennes et des basses latitudes. Les foraminifères grandissent alors dans un environnement contrôlé et sont nourris avec des petits crustacés (1 artémia tous les 2 ou 3 jours). Un grand nombre de ces études porte sur des espèces de foraminifères à épines, et portant des algues symbiontes.
Dans un monde idéal où je recevrais un fond de recherche pour des études postdoctorales, je pense que je tenterais de reproduire des expériences similaires à partir de foraminifères prélevés en milieu polaire, avec des espèces non symbiotiques et non épineuses telles que *Neogloboquadrina pachyderma*. Je tenterais de nourrir les individus non plus à partir de crustacées, mais à partir de petit phytoplancton après avoir mis en culture différentes diatomées par exemple. Que pourrions-nous observer pour de telles espèces, à partir d'un prélèvement polaire et avec un régime alimentaire herbivore ?

Grâce à la génétique, et notamment au développement de la méthode de « *métabarcoding », présentée lors du workshop final SCOR,* nous pourrions quantifier plus rapidement que par détermination visuelle les espèces de foraminifères planctoniques vivants dans les différentes configurations hydrologiques des hautes latitudes. Cette méthode nous permettrait aussi d'extraire l'identité d'autres organismes vivants parmi lesquels ceux appartenant au régime alimentaire des foraminifères, ce qui pourrait améliorer les expériences en culture.

Ce doux rêve est envisageable sur une échelle de temps longue, avec un gros effort de collaboration et la mise en place d'un système de culture dans un laboratoire situé dans une base scientifique subpolaire ou polaire.

En plus d'être un excellent outil paléocéanographique, je vois les foraminifères planctoniques actuels comme un modèle biologique qui répond aux différentes pressions environnementales du milieu dans lequel il se trouve. La présence des foraminifères planctoniques, mais aussi leur abondance, leur métabolisme, leur sédimentation, leur reproduction, leur écologie est soumise à l'ensemble des paramètres physico-bio-chimiques de la colonne d'eau, aux courants, à la météorologie (tempêtes, précipitations)… Ils pourraient alors être utilisés comme bio-indicateurs de la qualité de leur milieu de vie et d'éventuels changements environnementaux. Alors, il est nécessaire de poursuivre les études écologiques de ces organismes in situ et de tenter de contraindre au mieux leur évolution dans un système océanique en mouvement permanent.

Bibliographie

Bibliographie

Adl, S., Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, O., Barta, J., Bowser, S., Brugerolle, G., Fensome, R., Fredericq, S., James, T., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C., Lewis, L., Lodge, J., Lynn, D., Mann, D., McCourt, R., Mendoza, L., Moestrup, O., Mozley-Standridge, S., Nerad, T., Shearer, C., Smirnov, A., Spiegel, F. and Taylor, M., 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. Journal of Eukaryotic Microbiology, 52 : 399-451.

Aldridge, D., Beer, C. J., Purdie, D. A. 2012. Calcification in the planktonic foraminifera Globigerina bulloides linked to phosphate concentrations in surface waters of the North Atlantic Ocean. Biogeosciences, 9(5), 1725-1739.

Altenbach, A.V., 1985. Die Biomasse benthischer Foraminiferen. Auswertungen von ‘‘Meteor’’-Expeditionen im O¨ stlichen Nordatlantik. Ph.D. Thesis, Kiel University, Kiel.

Álvarez, M., Tanhua, T., Brix, H., Lo Monaco, C., Metzl, N., McDonagh, E. L. and Bryden, H. L. (2011). Decadal biogeochemical changes in the subtropical Indian Ocean associated with Subantarctic Mode Water. J. Geophys. Res. 116, C09016, doi:10.1029/2010JC006475.

Anderson, O.R., Spindler, M., Bé, A.W.H., Hemleben, C., 1979. Trophic activity of planktonic foraminifera. Journal of Marine Biology Association United Kingdom 59(3), 791–799.

Anderson, R. F., Kumar, N., Mortlock, R. A., Froelich, P. N., Kubik, P., Dittrich-Hannen, B., & Suter, M., 1998. Late-Quaternary changes in productivity of the Southern Ocean. Journal of Marine Systems, 17(1), 497-514.

André, A., Weiner, A., Quillévéré, F., Aurahs, R., Morard, R., Douady, C., de Garidel-Thoron, T., Escarguel, G., de Vargas, C. and Kucera, M., 2013. The cryptic and the apparent reversed: lack of genetic differentiation within the morphologically diverse plexus of the planktonic foraminifer Globigerinoides sacculifer. Paleobiology, 39 : 21- 39.

André, A., 2013. Taxonomies moléculaire et morphologique chez les foraminifères planctoniques : élaboration d’un référentiel et cas particuliers de Globigerinoides sacculifer et Neogloboquadrina pachyderma (Doctoral dissertation, Université Claude Bernard-Lyon I).

André, A., Quillévéré, F., Morard, R., Ujiié, Y., Escarguel, G., De Vargas, C., de Garidel-Thoron, T., Douady, C. J., 2014. SSU rDNA Divergence in Planktonic Foraminifera: Molecular Taxonomy and Biogeographic Implications. PLoS ONE 9(8) : e104641. doi:10.1371/journal.pone.0104641.

Barker, S., Elderfield, H., 2002. Foraminiferal calcification response to glacial-interglacial changes in atmospheric CO2. Science 297 (5582), 833–836.

Batten, S., Clark, R., Flinkman, J., Hays, G., John, E., John, A.W., Jonas, T., Lindley, J., Stevens, D., Walne, A., 2003. CPR sampling : the technical background, materials and methods, consistency and comparability. Progress in Oceanography 58, 193–215.

Bazin, L. ; Landais, A. ; Lemieux-Dudon, B. ; Toyé Mahamadou Kele, H.; Veres, D. ; Parrenin, F. ; Martinerie, P. ; Ritz, C. ; Capron, E. ; Lipenkov, V. ; Loutre, M.-F. ; Raynaud, D. ; Vinther, B. ; Svensson, A. ; Rasmussen, S. O. ; Severi, M. ; Blunier, T. ; Leuenberger,

M. ; Fischer, H. ; Masson-Delmotte, V. ; Chappellaz, J. ; Wolff, E.. 2013 An optimized multi-proxy, multi-site Antarctic ice and gas orbital chronology (AICC2012) : 120-800 ka. Climate of the Past, 9 (4). 1715-1731. 10.5194/cp-9-1715-2013.

Bé, A.W.H., Tolderlund, D.S., 1971. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans. In : Funnel, B.M., Riedel, W.R. (Eds.), The Micropaleontology of Oceans, 105-149.

Bé, A.W.H., Hutson, W.H., 1977. Ecology of planktonic foraminifera and biogeographic patterns of life and fossil assemblages in the Indian Ocean. Micropaleontology 23, 369-414.

Bé, A. W., Hemleben, C., Anderson, O. R., & Spindler, M., 1979. Chamber formation in planktonic foraminifera. Micropaleontology, 294-307.

Beaufort, L., Probert, I., de Garidel-Thoron, T., Bendif, E.M., Ruiz-Pino, D., Metzl, N., Goyet, C., Buchet, N., Coupel, P., Grelaud, M., 2011. Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification. Nature 476, 80–83.

Beaugrand, G., 2009. Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 56(8), 656-673.

Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibanez, F., Lindley, J. A., & Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. Science, 296(5573), 1692-1694.

Beer, C.J., Schiebel, R., Wilson, P.A., 2010. Technical Note: On methodologies for determining the size-normalised weight of planktic foraminifera. Biogeosciences. doi:10.5194/bg-7-2193-2010.

Belkin, I. M. and Gordon, A., 1996. Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. J. Geophys. Res. 101(C2), 3675–3696.

Bijma, J., Erez, J. and Hemleben, C., 1990. Lunar and semi-lunar reproductive cycles in some spinose planktonic foraminifers. Journal of Foraminiferal Research, 20:117–127.

Bijma, J., Faber, W.W. and Hemleben, C., 1990a. Temperature and salinity limits for growth and survival of some planktonic foraminifers in laboratory cultures. Journal of Foraminiferal Research, 20 : 95-116.

Bijma, J., Spero, H.J., Lea, D.W., 1999. Reassessing foraminiferal stable isotope geochemistry: Impact of the oceanic carbonate system (experimental results), in: Fischer, K., Wefer, G. (Eds.), Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic. Springer, Berlin, pp. 489–512.

Bijma, J., Hönisch, B., & Zeebe, R. E., 2002. Impact of the ocean carbonate chemistry on living foraminiferal shell weight: Comment on "Carbonate ion concentration in glacial- age deep waters of the Caribbean Sea" by WS Broecker and E. Clark. Geochemistry, Geophysics, Geosystems, 3(11), 1-7.

Blain, S., Quéguiner, B., Armand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C., Brussaard, C., Carlotti, F., Christaki, U., Cobrière, 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., Pandoven, P., Remenyi, T., Sandroni, V., Sarthou, G., Savoye, N., Scouarnec, L., Souhat, M., Thuiller, D., Timmermans, K., Trull, T., Uitz, J., van Beek, P., Veldhuis, M., Vincent, D., Viollier, E., Vong, E., Wagener, T., 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. Nature. doi : 10.1038/nature05700.

Blain, S., Sarthou, G., Laan, P., 2008. Distribution of dissolved iron during the natural iron-fertilization experiment KEOPS (Kerguelen Plateau, Southern Ocean). Deep-Sea-Res. II 55, 594–605.

Bollmann, J., Quinn, P.S., Vela, M., Brabec, B., Brechner, S., Cortés, M. Y., Hilbrecht, H., Schmidt, D.N., Schiebel, R., Thierstein, H.R., 2004. Automated particle analysis: Calcareous microfossils. In : Francus, P. (Ed.), Image Analysis, Sediments and Paleoenvironments. Kluwer Academic Publishers, pp. 229–252.

Buitenhuis, E.T., Vogt, M., Moriarty, R., Bednaršek, N., Doney, S.C., Leblanc, K., Le Quéré, C., Luo, Y.-W., O'Brien, C., O'Brien, T., Peloquin, J., Schiebel, R., Swan, C., 2013. MAREDAT : towards a world atlas of MARine Ecosystem DATa, Earth Syst. Sci. Data. doi:10.5194/essd-5-227-2013.

Caromel, A.G.M., Schmidt, D.N., Phillips, J.C., Rayfield, E.J., 2014. Hydrodynamic constraints on the evolution and ecology of planktic foraminifera. Marine Micropaleontol. 106, 69-78.

Carter, L., Neil, H. L., & McCave, I. N., 2000. Glacial to interglacial changes in non-carbonate and carbonate accumulation in the SW Pacific Ocean, New Zealand. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 162(3), 333-356.

Chase, Z., Anderson, R. F., Fleisher, M. Q., & Kubik, P. W., 2003. Accumulation of biogenic and lithogenic material in the Pacific sector of the Southern Ocean during the past 40,000 years. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 50(3), 799-832.

Chever, F., Sarthou, G., Bucciarelli, E., Blain, S., & Bowie, A., 2010. An iron budget during the natural iron fertilisation experiment KEOPS (Kerguelen Islands, Southern Ocean). Biogeosciences, 7, 455-468.

Cifelli, R., 1961. Globigerina incompta, a new species of pelagic foraminiera from the North Atlantic Ocean. Contributions of the Cushman Foundation for Foraminiferal Research, 12: 83-86.

Clayton, C.R.I., Abbireddy, C.O.R., Schiebel, R., 2009. A method of estimating the form of coarse particulates. Geotechnique. doi:10.1680/geot.2007.00195.

Constandache, M., Yerly, F., & Spezzaferri, S., 2013. Internal pore measurements on macroperforate planktonic Foraminifera as an alternative morphometric approach. Swiss Journal of Geosciences, 106(2), 179-186.

Darling, K.F., Kucera, M., Wade, C.M., Langen, P.V. and Pak, D., 2003. Seasonal distribution of genetic types of planktonic foraminifer morphospecies in the Santa Barbara Channel and its paleoceanographic implications. Paleoceanography, 18 : 1032¬1042.

Darling, K.F., Kucera, M., Kroon, D. and Wade, C.M., 2006. A resolution for the coiling direction paradox in Neogloboquadrina pachyderma. Paleoceanography, 21 : 1-14.

Darling, K.F. and Wade, C.M., 2008. The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes. Marine Micropaleontology, 67 : 216¬238.
De Baar, H. J. W., de Jong, J. T. M., Bakker, D. C. E., Löscher, B. M., Veth, C., Bathmann, U., Smetacek, V., 1995. Importance of iron for phyto- plankton spring blooms and CO2 drawdown in the Southern Ocean, Nature, 373, 412–415.

de Nooijer, L. J., Toyofuku, T., & Kitazato, H., 2009. Foraminifera promote calcification by elevating their intracellular pH. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(36), 15374-15378.

de Vargas, C., Norris, R.D., Zaninetti, L., Gibb, S.W. and Pawlowski, J., 1999. Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 96: 2864-2868.

Dippner, J. W., Krause, M., 2013. Continuous plankton recorder underestimates zooplankton abundance. Journal of Marine Systems, 111, 263-268.

Dippner, J. W., 2013. Reply to Owens et al. 2013 response in Journal of Marine Systems. Journal of Marine Systems, (128), 239.

Emerson, S., Quay, P., Karl, D., Winn, C., Tupas, L., Landry, M., 1997. Experimental determination of the organic carbon flux from open-ocean surface waters. Nature 389 (6654), 951–954.

Erez, J., 2003. The source of ions for biomineralization in foraminifera and their implications for paleoceanogra- phic proxies. Reviews in mineralogy and geochemistry 54 (1), 115–149.
Fairbanks et Wiebe, 1980.

Feely, R. A., Sabine, C. L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V. J., & Millero, F. J., 2004. Impact of anthropogenic CO2 on the CaCO3 system in the oceans. Science, 305(5682), 362-366.

Fischer, G., Fütterer, D., Gersonde, R., Honjo, S., Ostermann, D., & Wefer, G., 1988. Seasonal variability of particle flux in the Weddell Sea and its relation to ice cover. Nature, 335(6189), 426-428.

GACS 2014

Gomi, Y., Fukuchi, M., Taniguchi, A., 2010. Diatom assemblages at subsurface chlorophyll maximum layer in the eastern Indian sector of the Southern Ocean in summer. J. Plankton Res. 32(7), 1039-1050

Hanawa, K., and Talley, L. D. (2001). Mode Waters. In Ocean Circulation and Climate. Editors G. Siedler and J. Church, International Geophysics Series, Academic Press. San Diego, pp 373–386.

Hecht, A. D., 1976. An ecologic model for test size variation in Recent planktonic foraminifera; applications to the fossil record. The Journal of Foraminiferal Research 6, 295–311.

Hemleben, C., Spindler, M., Anderson, O.R., 1989. Modern planktonic foraminifera. Springer, 363 pp.

Holm-Hansen, O., Kahru, M., Hewes, C.D., 2005. Deep chlorophyll a maxima (DCMs) in pelagic Antarctic waters. II. Relation to bathymetric features and dissolved iron concentrations. Mar. Ecol. Prog. Ser. 297, 71-81.

Hosie, G., Fukuchi, M., Kawaguchi, S., 2003. Development of the Southern Ocean Continuous Plankton Recorder survey. Progress in Oceanography 58, 263–283.

Hosie, G., Mormède, S., Kitchener, J., Takahashi, J.K., Raymond, B., 2014. Near-surface zooplankton communities. In : De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., d'Udekem d'Acoz, C., Van De Putte, A., Danis, B., David, B., Grant, S., Gutt, J., Held, C., Hosie, G. (Eds.), Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

Howard, W. R., Prell, W. L., 1994. Late Quaternary $CaCO_3$ production and preservation in the Southern Ocean: Implications for oceanic and atmospheric carbon cycling. Paleoceanography, 9(3), 453-482.

Hunt, B.P.V., Hosie, G.W., 2006b. The seasonal succession of zooplankton in the Southern Ocean south of Australia, part II : The Sub-Antarctic to Polar Frontal Zones. Deep Sea Research I, 53, 1203–1223.

Ivanova, E., Schiebel, R., Singh, A. D., Schmiedl, G., Niebler, H. S., & Hemleben, C., 2003. Primary production in the Arabian Sea during the last 135 000 years. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 197(1), 61-82.

Khatiwala, S., Primeau, F., Hall, T., 2009. Reconstruction of the history of anthropogenic CO_2 concentrations in the ocean. Nature 462 (7271), 346–349.

King, A. L., Howard, W. R., 2003. Planktonic foraminiferal flux seasonality in Subantarctic sediment traps: A test for paleoclimatic reconstructions. Paleoceanography, 18(1), 1019, doi:10.1029/2002PA000839.

Kitamura, A., & Kimoto, K., 2007. Eccentricity cycles shown by early Pleistocene planktonic foraminifers of the Omma Formation, Sea of Japan. Global and Planetary Change, 55(4), 273-283.

Koch-Larrouy, A., Morrow, R., Penduff, T. and Juza, M. (2010). Origin and mechanism of Subantarctic Mode Water formation and transformation in the Southern Indian Ocean. Ocean Dynamics, DOI 10.1007/s10236-010-0276-4.

Kohfeld, K. E., Le Quéré, C., Harrison, S. P., Anderson, R. F., 2005. Role of marine biology in glacial-interglacial CO_2 cycles. Science, 308(5718), 74-78.

Korsun, S., Hald, M., Panteleeva, N., Tarasov, G., Baamstedt, U., 1998. Biomass of foraminifera in the st. anna trough, russian arctic continental margin. Sarsia 83 (5), 419–431.

Kumar, N., Anderson, R. F., Mortlock, R. A., Froelich, P. N., Kubik, P., Dittrich-Hannen, B., & Suter, M., 1995. Increased biological productivity and export production in the glacial Southern Ocean. Nature, 378(6558), 675-680.

Labeyrie, L., Labracherie, M., Gorfti, N., Pichon, J. J., Vautravers, M., Arnold, M., Duplessy, J. C., Paterne, M., Michel, E., Duprat, J., Caralp, M., Turon, J. L., 1996. Hydrographic changes of the Southern Ocean (southeast Indian sector) over the last 230 kyr. Paleoceanography, 11(1), 57-76.

Larkin, K. E., 2006. Community and trophic responses of benthic foraminifera to oxygen gradients and organic enrichment. Ph.D. thesis, University of Southampton, Faculty of Engineering Science and Mathematics, School of Ocean and Earth Sciences, Doctoral Thesis, 323pp.

Le Quéré et al. (2013). The global carbon budget 1959–2011. Earth Syst. Sci. Data 5, 165–185, doi:10.5194/essd-5-165-2013.

Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δ18O records. Paleoceanography 20. PA1003.

Lombard, F., da Rocha, R. E., Bijma, J., & Gattuso, J. P., 2010. Effect of carbonate ion concentration and irradiance on calcification in planktonic foraminifera. Biogeosciences, 7, 247-255.

Lončarić, N., van Iperen, J., Kroon, D., Brummer, G. J. A., 2007. Seasonal export and sediment preservation of diatomaceous, foraminiferal and organic matter mass fluxes in a trophic gradient across the SE Atlantic. Progress in Oceanography, 73(1), 27-59.

Loutre, M.F., Berger, A., 2003. Marine Isotope Stage 11 as an analogue for the present interglacial. Global and Planetary Change 36, 209–217.

Manno, C., Morata, N., & Bellerby, R., 2012. Effect of ocean acidification and temperature increase on the planktonic foraminifer Neogloboquadrina pachyderma (sinistral). Polar Biology, 35(9), 1311-1319.

Manoj, M.C., Thamban, M., 2015. Shifting frontal regimes and its influence on bioproductivity variations during the Late Quaternary in the Indian sector of Southern Ocean. Deep-Sea Res.II. http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.03.011i.

Marr, J. P., Baker, J. A., Carter, L., Allan, A. S., Dunbar, G. B., & Bostock, H. C., 2011. Ecological and temperature controls on Mg/Ca ratios of Globigerina bulloides from the southwest Pacific Ocean. Paleoceanography, 26(2).

Marshall, B. J., Thunell, R. C., Henehan, M. J., Astor, Y., & Wejnert, K. E., 2013. Planktonic foraminiferal area density as a proxy for carbonate ion concentration: A calibration study using the Cariaco Basin ocean time series. Paleoceanography, 28(2), 363-376.

Martin, J.H., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., 1990. Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. Global Biogeochem. Cy. 4, 5-12.

Martínez-Garcia, A., Rosell-Melé, A., Jaccard, S. L., Geibert, W., Sigman, D. M., & Haug, G. H., 2011. Southern Ocean dust-climate coupling over the past four million years. Nature, 476(7360), 312-315.

McCartney, M. S. (1977). Subantarctic Mode Water. In : À voyage of Discovery. Supplement to Deep Sea Res. 24 : 103-109.

McLeod, D. J., Hosie, G. W., Kitchener, J. A., Takahashi, K. T., & Hunt, B. P., 2010. Zooplankton atlas of the Southern Ocean : the SCAR SO-CPR survey (1991–2008). Polar Science, 4(2), 353-385.

Metzl, N., Tilbrook, B., & Poisson, A., 1999. The annual fCO_2 cycle and the air–sea CO2 flux in the sub-Antarctic Ocean. Tellus B, 51(4), 849-861.

Michaels, A., Caron, D., Swanberg, N., Howse, F., Michaels, C., 1995. Planktonic sarcodines (acantharia, radio- laria, foraminifera) in surface waters near bermuda : abundance, biomass and vertical flux. Journal of Plankton Research 17 (1), 131–163.

Minas, H. J. and Minas, M. (1992). Net community production in "high nutrient low chlorophyll" waters of the tropical and Antarctic Oceans: Grazing vs. iron hypothesis. Oceanol. Acta 15, 145-162.

Mongin, M., Molina, E., Trull, T.W., 2008. Seasonality and scale of the Kerguelen plateau phytoplankton bloom: A remote sensing and modelling analysis of the influence of natural iron fertilization in the Southern Ocean. Deep Sea Research II, 55, 880–892.

Moore, J.K., Abbott, M.R., 2002. Surface chlorophyll concentrations in relation to the Antarctic Polar Front : Seasonal and Spatial Patterns from Satellite Observations, J. Mar. Sys., 37, 69-86.

Mortyn, P. G., and C. D. Charles, Planktonic foraminiferal depth habitat and $d^{18}O$ calibrations : Plankton tow results from the Atlantic sector of the Southern Ocean, Paleoceanography, 18(2), 1037, doi:10.1029/2001PA000637, 2003.

Movellan, A., 2013. Planktic foraminifer biomass and its effect on the biological carbon pump. Ph.D. Thesis, University of Angers, France.

Movellan, A., Schiebel, R., Zubkov, M. V., Smyth, A., Howa, H., 2012. Quantification of protein biomass of individual foraminifers using nano-spectrophotometry. Biogeosciences. doi:10.5194/bgd-9-6651-2012.

Moy, A. D., Howard, W.R., Bray, S.G., Trull, T. W., 2009. Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. Nature Geosci. 2, 276-280.

Murray, J. W., Alve, E., 2000. Major aspects of foraminiferal variability (standing crop and biomass) on a monthly scale in an intertidal zone. The Journal of Foraminiferal Research 30 (3), 177–191.

Naidu, P. D., & Malmgren, B. A., 1996. Relationship between late Quaternary upwelling history and coiling properties of Neogloboquadrina pachyderma and Globigerina bulloides in the Arabian Sea. The Journal of Foraminiferal Research, 26(1), 64-70.

Olbers, D., Borowski, D., Völker, C. and Wolff, J-O. (2004). The dynamical balance, transport and circulation of the Antarctic Circumpolar Current. Antarctic Science 16 (4), 439-470.

Orsi, A.H., Whitworth, T., Nowlin, W.D., 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep Sea Research I 42, 641-673.

Ortiz, J.D., Mix, A.C., Collier, R.W., 1995. Environmental control of living symbiotic and asymbiotic foraminifera of the California Current.

Owens, N. J. P., Hosie, G. W., Batten, S. D., Edwards, M., Johns, D. G., & Beaugrand, G., 2013. All plankton sampling systems underestimate abundance : Response to" Continuous

plankton recorder underestimates zooplankton abundance" by JW Dippner and M. Krause. Journal of Marine System, 128, 240-242.

Park, Y.H., Gamberoni, L. and Charriaud, E. (1993). Frontal Structure, Water Masses, and Circulation in the Crozet Basin. J. Geophys. Res. 98 (C7), 12,361-12,385.

Park, Y. H., Roquet, F., Durand, I., & Fuda, J. L., 2008. Large-scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 55(5), 566-581.
Park, J., Oh, I.-S., Kim, H.-C., Yoo, S., 2010. Variability of SeaWiFS chlorophyll-a in the southwest Atlantic sector of the Southern Ocean: Strong topographic effects and weak seasonality, Deep Sea Research I, 57, 604–620, doi:10.1016/j.dsr.2010.01.004.

Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d'Ovidio, F., Cotté, C., Lee, J.-H., 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands : An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. J. Geophys. Res.-Oceans. doi:10.1002/2014JC010061.

Parslow, J.S., Boyd, P.W., Rintoul, S.R., Giffiths, F.B., 2001. À persistent subsurface chlorophyll maximum in the Interpolar Frontal Zone south of Australia : seasonal progression and implications for phytoplankton–light–nutrient interactions. J. Geophys. Res.-Oceans. doi:10.1029/2000JC000322.

Passow, U., 2004. Switching perspectives : Do mineral fluxes determine particulate organic carbon fluxes or vice versa. Geochem. Geophys. Geosyst 5, Q04002.

Planquette, H., Statham, P.J., Fones, G.R., Charette, M. A., Moore, C.M., Salter, I., Nédélec, F.H., Taylor, S.L., French, M., Baker, A.R., Mahowald, N., Jickells, T.D., 2007. Dissolved iron in the vicinity of the Crozet Islands, Southern Ocean. Deep Sea Research II, 54, 1999–2019.

Pollard, R.T., Bathmann, U., Dubischar, C., Read, J.F., Lucas, M., 2002. Zooplankton distribution and behaviour in the Southern Ocean from surveys with at owed Optical Plankton Counter. Deep-Sea Res. II 49, 3889–3915.

Portner,Hans-O., Karl, David M., Boyd, Philip W., Cheung, William W. L., Lluch-Cota, Salvador E. L., Nojiri, Yukihiro, Schmidt, Daniela N., Zavialov, Peter O., Alheit, Jürgen, Aristegui, Javier, Armstrong, Claire, Beaugrand, Gregory, Belkovich, Vsevolod, Bowler, Chris, Brewer, Peter, Church, Matthew, Cooley, Sarah R., del Monte-Luna, Pablo, Edwards, Martin, Flint, Mikhail, Follows, Michael J., Frölicher, Thomas, Fulton, Elizabeth A., Gattuso, Jean-Pierre, Hoegh-Guldberg, Ove, Hofmann, Eileen E., Knoll, Andrew H., Levin, Lisa A., Menzel, Lena, Moloney, Coleen L., Perry, R. Ian, Poloczanska, Elvira S., Roberts, J. Murray, Rost, Björn, Sarmiento, Jorge L., Sedláček, Jan, Storch, Daniela, Wiencke, Christian and Wittmann, Astrid C., 2014. Ocean systems. In Christopher B. Field, Vicente R. Barros, David Jon Dokken, Katharine J. Mach, Michael D. Mastrandrea, T. Eren Bilir, Monalisa Chatterjee, Kristie L. Ebi, Yuka Otsuki Estrada, Robert C. Genova, Betelhem Girma, Eric S. Kissel, Andrew N. Levy, Sandy MacCracken and Patricia R. Mastrandrea (Ed.), Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Part A : global and sectoral aspects (pp. 411-484) New York, United States: Cambridge University Press.

Quéguiner, B., 2013. Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. Deep-Sea Research II, 90, 43–54.

Reid, P.C., Colebrook, J.M., Matthews, J.B.L., Aiken, J., 2003. The Continuous Plankton Recorder : concepts and history, from Plankton Indicator to undulating recorders. Progress in Oceanography 58, 117–173.

Riebesell, U., Zondervan, I., Rost, B., Tortell, P. D., Zeebe, R. E., Morel, F. M., 2000. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric co2. Nature 407 (6802), 364–367.

Riebesell, U., Schulz, K. G., Bellerby, R. G. J., Botros, M., Fritsche, P., Meyerhöfer, M., Neill, C., Nondal, G., Oschlies, A., Wohlers, J., 2007. Enhanced biological carbon consumption in a high co2 ocean. Nature 450 (7169), 545–548.

Rohling, E. J., & Pälike, H., 2005. Centennial-scale climate cooling with a sudden cold event around 8,200 years ago. Nature, 434(7036), 975-979.

Russell, J. L., Dixon, K. W., Gnanadesikan, A., Stouffer, R. J., & Toggweiler, J. R., 2006. The Southern Hemisphere westerlies in a warming world: Propping open the door to the deep ocean. Journal of Climate, 19(24), 6382-6390.

Salter, I., Schiebel, R., Ziveri, P., Movellan, A., Lampitt, R., & Wolff, G. A., 2014. Carbonate counter pump stimulated by natural iron fertilization in the Polar Frontal Zone. Nature Geoscience.

Salvignac, M. E., 1998. Variabilité hydrologique et climatique dans l'Océan Austral(secteur indien) au cours du Quaternaire terminal. Essai de corrélations inter-hémisphériques (Doctoral dissertation).

Sarmiento, J.L., N. Gruber, M. A. Brzezinski, and J.P. Dunne (2004). High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. Nature, 427, 56-60.

Schiebel, R., Hemleben, C., 2000. Interannual variability of planktic foraminiferal populations and test flux in the eastern north atlantic ocean (JGOFS). Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography 47 (9-11), 1809–1852.

Schiebel, R. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. Glob. Biogeochem. Cycles 16, 1065 (2002).

Schiebel, R., Hemleben, C., 2005. Modern Planktic foraminifera. Paläontologische Zeitschrift 79, 135-148.

Schiebel, R., Barker, S., Lendt, R., Thomas, H., Bollmann, J., 2007. Planktic foraminiferal dissolution in the twilight zone. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54, 676–686.

Schiebel, R., Movellan, A., 2012. First-order estimate of the planktic foraminifer biomass in the modern ocean. Earth System Science Data 4, 75–89.

Schmidt, D.N., Renaud, S., Bollmann, J., Schiebel, R., Thierstein, H.R., 2004. Size distribution of Holocene planktic foraminifer assemblages: biogeography, ecology and adaptation. Marine Micropaleontology 50, 319–338.

Schmidt, S., 2006. Impact of the Mediterranean Outflow Water on particle dynamics in intermediate waters of the Northeast Atlantic, as revealed by 234Th and 228Th. Marine Chemistry 100, 289–298.

Scott, F. J., Marchant, H. J. (Ed.), 2005. Antarctic marine protists (p. 536). Canberra : Australian Biological Resources Study.

Sigman, D. M., Hain, M. P., & Haug, G. H., 2010. The polar ocean and glacial cycles in atmospheric CO_2 concentration. Nature, 466(7302), 47-55.

Solignac, S., Grøsfjeld, K., Giraudeau, J., & de Vernal, A., 2009. Distribution of recent dinocyst assemblages in the western Barents Sea. Norwegian Journal of Geology, 89(109), e119.

Spero, H.J., Bijma, J., Lea, D.W., Bernis, B.E., 1997. Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes. Nature 390, 497–500.

Steinberg, D. K., Lomas, M. W., Cope, J. S., 2012. Long-term increase in mesozooplankton biomass in the sar- gasso sea : Linkage to climate and implications for food web dynamics and biogeochemical cycling. Global Biogeochemical Cycles 26 (1), GB1004.

Takahashi, T., Sutherland, S. C., Sweeney, C., Poisson, A., Metzl, N., Tilbrook, B., Bates, N., Wanninkhof, R., Feely, R. A., Sabine, C., 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.

Takahashi, K.T., Hosie, G.W., McLeod, D.J., Kitchener, J.A., 2011. Surface zooplankton distribution patterns during austral summer in the Indian sector of the Southern Ocean, south of Australia. Polar Science, 5, 134-145.

Tolderlund, D.S. and Bé, A.W.H., 1971. Seasonal distribution of planktonic foraminifera in the western North Atlantic. Micropaleontology, 17 : 297–329.

Toole, J. M. and Warren, B. A. (1993). À hydrographic section across the subtropical South Indian Ocean. Deep-Sea Res. I.

Venables, H.J., Pollard, R.T., Popova, E.E., 2007. Physical conditions controlling the development of a regular phytoplankton bloom north of the Crozet Plateau, Southern Ocean. Deep Sea Research Part II 54, 1949–1965.

Wefer, G., Suess, E., Balzer, W., Liebezeit, G., Müller, P. J., Ungerer, C. A., & Zenk, W., 1982. Fluxes of biogenic components from sediment trap deployment in circumpolar waters of the Drake Passage. Nature, 299(5879), 145-147.

Wolf-Gladrow, D. A., Bijma, J., & Zeebe, R. E., 1999. Model simulation of the carbonate chemistry in the microenvironment of symbiont bearing foraminifera. Marine Chemistry, 64(3), 181-198.

Liste des Figures

Figure 1 : Flux de CO_2 à l'interface océan atmosphère enregistré de 2001 à 2010. En bleu, on note le flux de l'atmosphère à l'océan, en rouge, le dégazage de l'océan vers l'atmosphère. 8

Figure 2 : Schéma simplifié du rôle des foraminifères planctoniques dans la pompe biologique du carbone. 9

Figure 1-1 : Fronts majeurs de l'Océan Indien Sud et Austral ; Belkin et Gordon (1996). En rouge sont représentées les 4 régions délimitées par les fronts : la zone subtropicale (STZ), la zone subantarctique (SAZ), la zone polaire frontale (PFZ) et la zone antarctique (AAZ). 17

Figure 1-2 : Schéma de la circulation méridienne dans l'océan Austral avec la présence des différentes masses d'eau et des fronts. Figure extraite du site https://www.whoi.edu/page.do?pid=11719 et adaptée d'après Olbers *et al*., 2004. Les acronymes sont décrits dans le texte. 19

Figure 1-3 : Distribution annuelle de la salinité et de la température en fonction de la latitude (le long du trajet effectué par le N/O Marion Dufresne) en 2012, 2013 et 2014. 21

Figure 1-4 : Distribution de la Chl-*a* ($mg.m^3$) en fonction de la latitude sur l'ensemble de la zone d'étude. Graphique issu des métadonnées MODIS. 21

Figure 1-5 : Distribution géographique de la concentration en Chl-*a* ($mg.m^3$) au Sud de l'Océan Indien. Images satellite Aqua-MODIS compilées sur 30 jours en février 2012, 2013 et 2014.
22

Figure 1-6 : Profils hydrologiques des stations 10, 11, 13 et 17 pour les années 2012, 2013 et 2014. Rouge= Salinité ; Vert= Chl-*a* (mg.m3) ; Bleu= Température (°C). 25

Figure 2-1 : Position des stations prospectées en 2012 et 2013. L'échelle des couleurs représente la concentration en chlorophylle *a* au cours du mois de prélèvement correspondant au prélèvement ($mg.m^{-3}$) (données Giovanni – images composites Aqua-MODIS, résolution 9 km, 8 jours composites). Les lignes noires représentent la position moyenne des fronts hydrologiques (d'après Orsi *et al*., 1995) qui séparent les zones océaniques (STZ, SAZ, PFZ, AAZ). 31

Figure 2-2 : Profil vertical de l'abondance totale des foraminifères planctoniques vivants par stations et par zone (STZ, SAZ, PFZ, AAZ) ; campagne 2012. Abondances en nombre d'individus vivants par mètre cube (LPF/m^3), en fonction de la profondeur d'échantillonnage du filet (m) et de la concentration en Chl-*a* (mg/m^3). Les stations 10 et 12 sont représentées en fonction de la profondeur d'échantillonnage : 1500 m. 33

Figure 2-3 : Abondance totale des foraminifères planctoniques vivants de la campagne de prélèvements effectuée en 2013. Abondances en nombre d'individus par mètre cube, en

fonction de la profondeur (m), de la concentration en Chl-*a* (mg/m^3), par station, et en fonction de la zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ). Pas de mesure de Chl-*a* sur la station CRO-KER.
35

Figure 2-4 : Distribution latitudinale des espèces de foraminifères planctoniques, d'après Bé 1977, Darling *et al*., 2003, André *et al*., 2014).
37

Figure 2-5 : Abondances des foraminifères planctoniques (ind.m^{-3}) par espèces (>5 %), en fonction de la profondeur sur chaque station échantillonnée en 2012 et de la zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ). 38

Figure 2-6 : Abondances des foraminifères planctoniques (ind.m^{-3}) par espèces (>5 %), en fonction de la profondeur sur chaque station échantillonnée en 2013 et de la zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ). 40

Figure 2-7 : Distribution verticale de la taille moyenne des 4 espèces cumulées de foraminifères planctoniques dominant l'Austral Indien, par station (numéro en bas à droite des graphiques) et par zone géographique (STZ, SAZ, PFZ, AAZ). 43

Figure 2-8 : Distribution verticale de la taille moyenne des individus des 4 espèces dominantes en Austral Indien par station (numéro en bas à droite des graphiques). Seules les moyennes de tailles réalisées avec plus de 10 individus sont représentées ici dans un souci de robustesse des données. Les lignes de couleurs représentent les différentes espèces, en noir = *Neogloboquadrina pachyderma*, en rouge = *Neogloboquadrina incompta*, en vert = *Globigerina bulloides*, en bleu = *Globigerinita uvula*. 45

Figure 2-9 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus dans le Chapitre 2. Les sections représentent l'abondance totale des foraminifères planctonique en fonction de la latitude (28 à 57,5°S) et de la profondeur, jusqu'à 100 m. Les lignes noires définissent les isohalines. La position des fronts est indiquée par année, par des triangles. 49

Figure 3-1 : Trajets du Continuous Plankton Recorder réalisés dans l'Océan Austral de 1991 à 2008 (McLeod et al., 2010). 53

Figure 3-2 : Mécanisme du CPR – rapport GACS 2014. 54

Figure 3-3 : Trajets de CPR effectués par l'Australian Antarctic Division de 2010 à 2011, à bord du N/O Aurora Australis. Chaque couleur représente 1 voyage (V). Les transects V2 (décembre 2010) =vert et V3 (février 2011) =bleu font l'objet de cette étude. La taille des cercles correspond au nombre de foraminifères planctoniques par échantillons ; petit cercle=1-10, cercle moyen=11-50, large cercle=51-500 ind.5nm. Les fines lignes vertes représentent les différents fronts hydrologiques. 76

Figure 3-4 : Abondance totale des foraminifères planctoniques de l'Océan Austral, collectés dans le cadre du « SO-CPR survey » de 1991 à 2008. La transformation log10 (xfl 1) des

données est calculée dans une grille aux cases de 1° de latitude sur 2° de longitude. Les abondances sont relatives à la taille et à la couleur des cercles de couleur (McLeod et al., 2010). 77

Figure 3-5 : Carte des concentrations en Chl-*a* ($mg.m^{-3}$) entre la Tasmanie et l'Antarctique. Données extraites sur le site Giovanni – Aqua-MODIS. a) Décembre 2010, b) février 2011. La position des échantillons analysés est indiquée par des disques noirs. Les fronts sont représentés par des lignes noires et positionnés à partir des données d'Orsi et al. (1995). 79

Figure 3-6 : Position des échantillons de CPR analysés a.) Décembre 2010 b.) Février 2011. La taille des cercles symbolise l'abondance totale des foraminifères planctoniques. En bas à gauche figure le cercle de légende. 80

Figure 3-7 : Abondances relatives des espèces de foraminifères planctoniques a.) Décembre 2010 ; b.) Février 2011. 81

Figure 3-8 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus à l'aide du CPR. La carte principale illustre les abondances de foraminifères enregistrées sur l'ensemble de la zone d'étude ; les fronts y sont représentés par des lignes rouges. Les trois cartes secondaires permettent un agrandissement des zones d'échantillonnage. Les points représentent les échantillons prélevés au CPR et l'échelle de couleur, la chlorophylle *a*, obtenue par données satellites. Les espèces présentes ici sont les espèces dominantes. 87

Figure 4-1 : Volume total de 6 espèces de foraminifères (volume des loges cumulé) en fonction du diamètre maximum des individus : a.) Jusqu'à 200 µm ; b.) Jusqu'à 400 µm. Données de Caromel *et al*. 2015. 113

Figure 4-2 : Droites de régression de la biomasse protéique des foraminifères planctoniques de l'Austral Indien en fonction de leur taille : pour *G. bulloides*, n=146, R^2= 0.08057 ; pour *G. truncatulinoides*, n=15, R^2= 0.4292. 114

Figure 4-3 : Carte de prélèvements de la campagne MOCOSED 2014 (Hulot, 2005). Les points bleus correspondent aux prélèvements de bathysondes (CTD, O_2, couleur de l'eau, turbidité), les prélèvements de plancton (foraminifères) sont représentés par des points verts. L'ensemble de l'hydrologie de surface provient de la synthèse bibliographique de Solignac *et al*., 2004 : front polaire (ligne noire continue) ; courants chauds (flèches rouges) et froids (flèches noires). 115

Figure 4-4 : Biomasse protéique des foraminifères planctoniques de l'Austral Indien (points noirs, n = 1441) et de la Mer de Barents (points rouges, n = 446). Les deux lignes de couleurs représentent les droites de régression pour chacun des sets de données. 116

Figure 4-5 : Droites de régression de la biomasse par espèce en fonction de la taille des individus dans les deux zones d'étude. Les lignes grises représentent les données acquises en Mer de Barents et les lignes noires celles acquises dans l'Austral Indien. 117

Figure 4-6 : Carte de la biomasse des foraminifères planctoniques issue de Schiebel et Movellan (2012). Les points de couleur illustrent les stations pour lesquelles la biomasse des

foraminifères planctoniques a été calculée (droite de calibration biomasse vs taille) ou mesurée (Movellan, 2013). Les rectangles noirs représentent les zones d'études pour lesquelles nous avons mesuré directement la biomasse des foraminifères planctoniques dans l'Océan Indien Sud, et dans le Mer de Barents. 118

Figure 4-7 : Distribution de la biomasse des foraminifères en fonction de leur taille, par espèce ; droite de régression et équation de droite par espèce. 119

Figure 4-8 : Variation du poids de calcite individuel des foraminifères planctoniques en fonction de la taille des individus. Sont représentés ici les individus de toutes espèces, toutes stations et toutes années confondues (n =1147, R^2 = 0,533, p-value : < 2.2e-16). 124

Figure 4-9 : Variabilité de la masse des tests normalisée par la taille, en fonction de la concentration en DIC chez *Neogloboquadrina pachyderma* pour l'année 2013 (R^2 = 0.2212, p-value = 7.4e-04, n = 48). 127

Figure 4-10 : Variabilité de la masse des tests normalisée par la taille, en fonction de la concentration en DIC chez *Globigerina bulloides* en 2014 (R^2 = 0.3255, p-value = 1.237e-05, n = 51). 127

Figure 4-11 : Variabilité du poids normalisé par la taille chez l'espèce *Globigerina bulloides*, en fonction de la latitude et de l'année, analysée par des box plots (ligne noire = médiane, limite de boîte = 50 % ; droite pointillée = 100 % (valeurs maximales)). 128

Figure 4-12 : Variabilité du poids normalisé par la taille chez l'espèce *Neogloboquadrina pachyderma* en fonction de la latitude et de l'année, analysée par des box plots. 128

Figure 4-13 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus dans le Chapitre 4. Les encadrés en jaune représentent les facteurs de contrôle respectif à la production de C_{org} et de C_{inorg} des foraminifères planctoniques. 132

Figure 5-1 : Position de la carotte MD04-2718 dans le bassin océanique Indien Sud. Les lignes en pointillées représentent la position actuelle moyenne des fronts (d'après Orsi *et al*., 1995). L'échelle de couleurs représente la bathymétrie, en mètre. 136

Figure 5-2 : Modèle d'âge de la carotte MD04-2718 basé sur la corrélation du $\delta^{18}O$ des foraminifères benthiques LR04 (Lisiecki et Raymo, 2005), avec, de bas en haut, l'aire de Ca (XRF) de la MD04-2708. Les lignes pointillées orange marquent les limites entre les périodes glaciaires et interglaciaires. Pour les derniers 500.000 années, le modèle d'âge est confirmé par la bonne corrélation du $\delta^{18}O$ de *N. pachyderma* (MD04-2708) avec la concentration en CO_2 de la carotte de glace de Vostock (Bazin *et al*., 2013). Les zones grisées représentent les 4 périodes climatiques étudiées dans ce chapitre. 140

Figure 5-3 : Modèle d'âge et taux de sédimentation estimés pour la carotte MD04-2718 ; a.) à partir du $\delta^{18}O$ des foraminifères planctoniques (MD04-2718) et des données de la carotte de glace de Vostok ; b.) à partir d'une comparaison « point à point » entre l'aire de Ca (MD04-2718) et la courbe $\delta^{18}O$ LR04 (Lisiecki et Raymo 2005). 140

Figure 5-4 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}). 143

Figure 5-5 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}).
144

Figure 5-6 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}). 146

Figure 5-7 : Abondances relatives des espèces planctoniques majeures (>5 % dans au moins un des échantillons) ; abondances relatives des « Espèces Froides » et « Espèces Chaudes à Tempérées », pour lesquelles toutes les espèces sont prises en compte, y compris celles d'une abondance <5 % ; PFAR (ind.cm^{-2}.ka^{-1}). 148

Figure 5-8 : Taille moyenne et écart-type du diamètre minimal de *Neogloboquadrina pachyderma* par échantillons, en fonction du temps. 150

Figure 5-10 : Schéma récapitulatif des principaux résultats obtenus dans le chapitre 5. Les flèches bleues représentent le déplacement des fronts vers le Sud. Les graphiques de couleur représentent les pourcentages des « Espèces Froides » (Noir) et des « Espèces Chaudes à Tempérées » (Bleu) pour chaque période étudiée. Les graphiques d'aire grisée représentent le taux d'accumulation PFAR des foraminifères planctoniques, toutes espèces confondues, en « Ind/cm^2/ka ». 153

Figure 6-1 : Budgets de C_{org} (contenu protéique) et de C_{inorg} ($CaCO_3$) en µg.m^{-3} représentés par les échelles de couleurs, entre 28°S et 56,5°S, pour les 100 premiers mètres de la colonne d'eau. Les isolignes noires soulignent les gradients de C. 162

Figure 6-2 : a) Flux de foraminifères planctoniques et b) Carbone Inorganique Particulaire (PIC) par espèces en fonction des mois de récolte dans un piège à sédiments situé proche de la station 10, au Sud Est de Kerguelen, à 289 m de profondeur. Figure issue de (Rembeauville, Meilland *et al*., en préparation). 164

Figure 6-3 : Flux de $CaCO_3$ à 100m de profondeur, en rouge (mg.m^{-2}.jour^{-1}), à partir des pièges à sédiments, en noir (mg.m^{-2}.jour^{-1}), et enregistré dans la carotte MD04-2718 en magenta g.m^{-2}.a^{-1}. 167

Liste des Tableaux

Tableau 1-1 : Liste et position des stations hydrologiques échantillonnées dans le secteur Sud-Ouest de Austral de l'océan Indien de 2012 à 2014, pour les mois de janvier à Mars. La carte illustre la position des stations ainsi que la position moyenne des fronts (Orsi *et al*., 1995) qui délimite la STZ, la SAZ, la PFZ et l'AAZ. 23

Tableau 2-1 : Caractéristiques géographiques des stations et profondeur d'échantillonnage pour l'étude des assemblages de foraminifères planctoniques. 30

Tableau 2-2 : Taille moyenne des foraminifères planctoniques par espèce et par station (noir), écart-type de la taille (bleu). 44

Tableau 2-3 : Abondance spécifique et taille moyenne des individus des quatre espèces dominantes dans l'Austral Indien, en fonction de la station et de la profondeur d'échantillonnage pour l'année 2012. Les N.As représentent les données manquantes (n < 10 individus). 47

Tableau 3-1 : Date et lieu d'échantillonnage des segments de soies provenant des voyages V2 et V3, et nombre total de foraminifères planctoniques (FP) par segments de 5 miles nautiques. 78

Tableau 4-1 : Corrélation annuelle entre taille et poids du test, toutes espèces confondues. 124

Tableau 4-2 : Evaluation des différences de poids normalisé par la taille entre années au sein d'une même espèce, calculées par un test Anova. Les cases grisées soulignent les situations pour lesquelles les différences sont significatives (p-value < 0,05). 125

Tableau 5-1 : Liste des échantillons analysés de la carotte MD04-2718 et leur poids. 138

Tableau 5-2 : Abondance, taille et poids moyen des individus de *Neogloboquadrina pachyderma* en fonction tout au long de la Terminaison I. Les cellules surlignées en bleu clair montrent les maxima, celles en vert les minima. 151

Tableau 6-1 : Estimations des stocks instantanés de C_{org} et de C_{inorg} dans le compartiment de surface, pour l'ensemble des stations échantillonnées en 2012. Les valeurs sont en $\mu g.m^{-3}$.161

Tableau 6-2 : Calcul des flux de $CaCO_3$ des foraminifères planctoniques à partir de prélèvements multinet réalisés en station, en 2012. 163

Annexes

Annexe 1a : Tableau de comptage MD189 – 2012. Nombre de foraminifères par mètre cube. Rare species = *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerinoides ruber*, *Trilobatus sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*, *Globorotalia scitula*, *Orcadia riedeli*, *Globigerina falconensis*, *Globoconella inflata*, *Hastigerina pelagica*, *Globigerinella adamsi*, *Globorotalia truncatulinoides*, *Globigerina calida*, *Globigerinella siphonifera*, *Candeina nitida*, *Orbulina universa*.

CruiseID	Station	Latitude	Longitude	Depth	*Neogloboquadrina pachyderma*	*Neogloboquadrina incompta*	*Globigerina bulloides*	*Globigerinita glutinata*	*Globigerinita uvula*	*Turborotalita quinqueloba*	*Rare Species*	Other	Total	T°C	S	Chl-a
5	OISO12	-47	72	10	30,4	19,6	0,8	1,2	25,2	0	0,4	0,4	78,4	6,4296	33,7056	0,73
5	OISO12	-47	72	30	4,65	1,7	0,8	0,1	5	0	0	0,05	12,55	5,875	33,7048	1,69
5	OISO12	-47	72	50	15,2	8,6	2,8	0	24,6	0	0,2	0,8	53	5,6978	33,7141	1,72
5	OISO12	-47	72	70	6,5	3,55	1,15	0,15	3,3	0,1	0	0,05	14,8	4,8792	33,7575	0,36
5	OISO12	-47	72	90	2,6	1,15	0,85	0,1	1,2	0	0	0,1	6	3,9416	33,8012	0,16
5	OISO12	-47	72	50	15,2	7,92	2,16	0,08	17,2	0,16	0	0,48	43,2	5,6978	33,7141	1,72
5	OISO12	-47	72	150	0,72	0,23	0,24	0,01	0,13	0,14	0,01	0,04	1,58	3,2474	33,8311	0,07
5	OISO12	-47	72	350	0,08	0,02	0,00666667	0,02	0,00666667	0,02	0	0,00666667	0,16	2,0082	33,971	0,00
5	OISO12	-47	72	750	0,076	0,016	0,016	0	0,016	0	0	0	0,124	2,3117	34,3947	0,00
5	OISO12	-47	72	1250	0,056	0,016	0,008	0	0,056	0	0	0	0,136	2,3187	34,7199	0,00
5	OISO11	-56,5	63	10	130,8	44	7,2	1,2	41,2	11,2	0,8	0,8	237,2	2,6346	33,7701	0,29
5	OISO11	-56,5	63	30	72,8	29,6	4,8	0,4	15,2	0,8	0,4	2	126	2,6288	33,7701	0,30
5	OISO11	-56,5	63	50	104	33,6	6,4	1,2	29,2	2,4	0	0,8	177,6	2,6306	33,7723	0,23
5	OISO11	-56,5	63	70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,6293	33,7756	0,24
5	OISO11	-56,5	63	90	28	5,6	7,2	3,2	4,8	0	2,4	4,8	56	2,5302	33,7879	0,15
5	OISO11	-56,5	63	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,6306	33,7723	0,23
5	OISO11	-56,5	63	150	10,4	3,32	0,72	0,2	6,84	2,08	0,04	0,6	24,2	0,9694	33,8473	0,02
5	OISO11	-56,5	63	250	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,9998	34,2589	0,00
5	OISO11	-56,5	63	400	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,1919	34,4347	0,00
5	OISO11	-56,5	63	600	0,34	0	0,08	0	0	0,02	0	0,02	0,5	2,3008	34,5954	0,00
5	OISO10	-50,67	68,42	10	124	53,6	11,2	0	56,8	2,4	0,8	1,6	250,4	4,6803	33,7582	0,18
5	OISO10	-50,67	68,42	30	268,8	105,6	14,4	8	80	8	0	0	484,8	4,6809	33,7583	0,18
5	OISO10	-50,67	68,42	50	124	54,4	20,8	8,8	59,2	1,6	0	1,6	270,4	4,6745	33,7583	0,19
5	OISO10	-50,67	68,42	70	78,4	38,4	9,6	1,2	24,8	0,8	0	2	155,2	4,5034	33,7645	0,22
5	OISO10	-50,67	68,42	90	116	56,8	32,8	10,4	9,6	4,8	0	0	230,4	3,9136	33,785	0,26
5	OISO10	-50,67	68,42	50	114,56	48,64	22,4	3,2	44,8	1,92	0	0,64	236,16	4,6745	33,7583	0,19
5	OISO10	-50,67	68,42	150	3,28	1,04	1,52	1,36	0,64	0,48	0	0,24	8,56	2,1143	33,8162	0,08
5	OISO10	-50,67	68,42	350	1,013333333	0,746666667	0,053333333	0,213333333	0	0,053333333	0	0	2,08	2,2184	34,1368	0,00
5	OISO10	-50,67	68,42	750	0,256	0	0	0	0,128	0	0	0	0,512	2,3452	34,6041	0,00
5	OISO10	-50,67	68,42	1250	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,0861	34,7407	0,00
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	10	121,6	46,4	1,6	4	76,8	0	8	2,4	260,8	5,9203	33,6898	0,24
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	30	136	52,8	5,6	4	58,4	0,8	7,2	0,8	265,6	5,9229	33,6899	0,25
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	50	448	134,4	12,8	19,2	288	0	32	9,6	944	5,5175	33,7131	0,38
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	70	148,8	58,4	12,8	8,8	22,4	3,2	4	0,8	259,2	4,167	33,7432	0,27
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	90	32,4	14,4	4,8	4	9,6	0	1,2	0	66,4	2,8515	33,7768	0,26
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	50	96,64	35,2	4,48	4,48	76,16	1,28	1,28	2,56	222,08	5,5175	33,7131	0,38
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	150	2,12	1,48	0,12	0,44	0,84	0,48	0,32	0,08	5,88	2,2371	33,813	0,03
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	250	2,8	1,04	0,2	0,08	1,08	0,08	0,16	0	5,44	2,1613	34,0412	0,00
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	400	0,84	0,64	0,12	0,12	0,2	0,16	0,04	0,08	2,2	2,3417	34,2885	0,00
5	OISO9	-48,4995	65,0001667	600	1,2	1,04	0,4	0,08	0,4	0	0	0,08	3,2	2,3931	34,4709	0,00
5	OISO8	-48	60	10	27,8	19,2	14,4	6,6	1,4	0,4	8,2	0	78	8,0959	33,6788	0,20
5	OISO8	-48	60	30	41,6	28,8	23,2	2,8	6	2	5,2	0,8	110,4	6,9911	33,7315	0,25
5	OISO8	-48	60	50	30	17,6	26,8	0,8	1,6	0,4	0	0	77,2	6,8569	33,7351	0,26
5	OISO8	-48	60	70	32,4	16	13,4	2,6	0,8	0,6	1,8	0	67,6	6,4096	33,7574	0,26
5	OISO8	-48	60	90	37,2	18,8	19,2	8,8	2,4	3,6	7,2	0	97,2	4,5432	33,8063	0,19
5	OISO8	-48	60	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,8569	33,7351	0,26
5	OISO8	-48	60	150	2	1,56	0,32	0,88	2,96	0,64	0,72	0,04	9,12	3,6654	33,8299	0,08
5	OISO8	-48	60	250	0,82	0,78	0,18	0,34	0,38	0,22	0,32	0,02	3,06	3,3753	34,0436	0,00
5	OISO8	-48	60	400	1	0,88	0,28	0,16	0	0,16	0,36	0,08	2,92	2,9209	34,1933	0,00
5	OISO8	-48	60	600	0,48	0,3	0	0,04	0,04	0,08	0,18	0	1,12	2,7219	34,3684	0,00

La Latitude est exprimée en °Nord et la Longitude en °Est pour les Tableaux des annexes 1a et b.

CruiseID	Station	Latitude	Longitude	Depth	*Neogloboquadrina pachyderma*	*Neogloboquadrina incompta*	*Globigerina bulloides*	*Globigerinita glutinata*	*Globigerinita uvula*	*Turborotalita quinqueloba*	*Rare Species*	Other	Total	T°C	S	Chl-a
5	OISO7	-47,67	58	10	81,6	48	35,2	16,8	6,4	0,8	23,2	0	212	7,4508	33,7211	0,23
5	OISO7	-47,67	58	30	91,2	40	40,8	14,4	9,6	0	27,2	0	223,2	7,1449	33,7418	0,26
5	OISO7	-47,67	58	50	28,4	23,2	15,2	10	3,2	0,4	9,6	0,8	90,8	6,7357	33,7466	0,26
5	OISO7	-47,67	58	70	28,8	20,8	26,4	14,8	3,6	0,4	12,4	1,2	108,4	5,8333	33,7747	0,27
5	OISO7	-47,67	58	90	72,8	64	36,8	8,8	3,2	7,2	20	0	212,8	5,2516	33,7943	0,25
5	OISO7	-47,67	58	50	62,72	42,88	28,8	17,28	3,2	1,28	13,44	0	169,6	6,7357	33,7466	0,26
5	OISO7	-47,67	58	150	10,24	6,4	2,88	3,84	1,44	3,04	2,24	0	30,08	4,0071	33,7868	0,16
5	OISO7	-47,67	58	250	2,64	1,68	0,24	1,6	0,4	0,4	1,6	0,08	8,64	3,9732	34,094	0,00
5	OISO7	-47,67	58	400	1,04	0,84	0,16	0,28	0,04	0,2	0,32	0,08	2,96	3,2078	34,1916	0,00
5	OISO7	-47,67	58	600	1,4	1	0,2	0,32	0,08	0,04	0,12	0,04	3,2	2,7171	34,3378	0,00
5	OISO6	-45	52,06	10	15,3	9,8	7,7	3	0,7	0,1	1,9	0	38,5	8,1415	33,8008	0,18
5	OISO6	-45	52,06	30	33,6	21,6	8,6	3,4	0,2	0	3,6	0,2	71,2	7,7835	33,7969	0,26
5	OISO6	-45	52,06	50	12,2	7,6	4,2	1,2	0,8	0,2	1	0,3	27,5	6,3396	33,8288	0,38
5	OISO6	-45	52,06	70	4,15	2,8	2,45	0,8	3,15	1,25	0,7	0,1	15,4	3,8567	33,8706	0,33
5	OISO6	-45	52,06	90	4,1	4,3	1,9	0,9	3,9	4,9	0,7	0	20,7	3,6156	33,8775	0,19
5	OISO6	-45	52,06	50	32	19,84	13,76	3,84	4,48	2,24	4,16	0,32	80,64	6,3396	33,8288	0,38
5	OISO6	-45	52,06	150	1,68	1,12	0,28	0,32	3,28	1,92	0,4	0	9	3,0656	33,925	0,02
5	OISO6	-45	52,06	250	1,26	0,78	0,12	0,44	0,44	0,06	0,38	0,04	3,52	2,7115	34,0946	0,00
5	OISO6	-45	52,06	400	1,02	0,8	0,12	0,2	0,38	0,54	0,42	0,06	3,54	2,6549	34,255	0,00
5	OISO6	-45	52,06	600	0,68	0,24	0,04	0,1	0,2	0,1	0,26	0	1,62	2,5728	34,4152	0,00
5	OISO5	-42,5	52,4833333	10	0,05	0,1	0,45	0	0	0	0	0,05	0,65	13,7925	34,2832	0,46
5	OISO5	-42,5	52,4833333	30	00:00	0	0	0	0	0	0	0	0	13,4596	34,2299	0,51
5	OISO5	-42,5	52,4833333	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11,9763	34,7045	0,23
5	OISO5	-42,5	52,4833333	70	0	0	0	0	0	0	0,45	0	0,45	10,1708	34,551	0,08
5	OISO5	-42,5	52,4833333	90	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,4	9,9927	34,6086	0,03
5	OISO5	-42,5	52,4833333	50	0,01	0,01	0,02	0	0	0	0,02	0	0,06	11,9763	34,7045	0,23
5	OISO5	-42,5	52,4833333	150	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0,01	10,6083	34,8162	0,01
5	OISO5	-42,5	52,4833333	250	0	0	0,04	0	0,01	0	0,11	0	0,16	9,3448	34,6357	0,00
5	OISO5	-42,5	52,4833333	400	0	0	0,02	0	0	0	0,2	0	0,22	7,5382	34,5069	0,00
5	OISO5	-42,5	52,4833333	600	0,01	0,01	0,01	0	0	0	0,24	0	0,27	5,4434	34,3747	0,00
5	OISO4	-40	52,9833333	10	0,2	0,15	0,7	0	0	0	0,35	0,05	1,45	18,4968	35,5879	0,14
5	OISO4	-40	52,9833333	30	0,15	0,15	0,2	0,05	0	0	0,1	0	0,65	18,4087	35,583	0,14
5	OISO4	-40	52,9833333	50	0	0	0,25	0,15	0	0	0,15	0	0,55	17,3477	35,5378	0,28
5	OISO4	-40	52,9833333	70	0,2	0,3	0,05	0	0	0	0,05	0	0,6	16	35,5088	0,21
5	OISO4	-40	52,9833333	90	0,5	0,35	0,05	0	0,05	0	0	0	0,95	15,8305	35,5047	0,15
5	OISO4	-40	52,9833333	50	0,06	0,09	0,06	0	0	0	0	0	0,21	17,3477	35,5378	0,28
5	OISO4	-40	52,9833333	150	0	0	0,03	0	0	0,01	0,02	0	0,05	15,3845	35,4928	0,08
5	OISO4	-40	52,9833333	250	0	0	0,08	0	0,01	0	0,01	0	0,1	14,3474	35,4166	0,00
5	OISO4	-40	52,9833333	400	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0,01	13,5256	35,3185	0,00
5	OISO4	-40	52,9833333	600	0	0	0	0	0	0	0,06	0	0,06	11,8844	35,0511	0,00
5	OISO3	-35	53,5	10	0,1	0,05	1,7	0,35	0,05	0,05	0,55	0	2,85	19,9658	35,6334	0,10
5	OISO3	-35	53,5	30	0	0,05	0,7	0,3	0	0	0,9	0,15	2,1	18,4537	35,5915	0,22
5	OISO3	-35	53,5	50	0,2	0,05	0,55	0,3	0,05	0	0,75	0	1,9	17,1398	35,573	0,43
5	OISO3	-35	53,5	70	0,05	0,05	0,05	0	0,05	0	0	0	0,2	16,6386	35,5636	0,21
5	OISO3	-35	53,5	90	0	0,05	0,1	0,05	0	0	0,3	0	0,5	16,3524	35,5554	0,06
5	OISO3	-35	53,5	50	0,03	0,01	0,3	0	0,02	0	0,39	0	0,75	17,1398	35,573	0,43
5	OISO3	-35	53,5	150	0,02	0	0,02	0	0,01	0	0,08	0	0,13	15,8129	35,5284	0,00
5	OISO3	-35	53,5	250	0,01	0,02	0,06	0,02	0,01	0,01	0,04	0	0,17	15,0642	35,4678	0,00
5	OISO3	-35	53,5	400	0,05	0	0,12	0	0	0	0,23	0	0,4	14,0371	35,3936	0,00
5	OISO3	-35	53,5	600	0,03	0,01	0,05	0,01	0	0	0,2	0	0,3	12,283	35,1164	0,00
5	OISO2	-30	54,1	5	3,2	2,5	4,8	4,5	0,1	0	4,1	0	19,2	23,6237	35,4369	0,14
5	OISO2	-30	54,1	15	0,6	0,8	0,6	2,2	0	0	1,5	0,2	5,9	23,6206	35,4381	0,11
5	OISO2	-30	54,1	35	0,266666667	0,08	0,5	0,83333333	0	0	1,9	0,13333333	4,13333333	22,7227	35,533	0,13
5	OISO2	-30	54,1	62	0,08	0,52	0,6	1,72	0,08	0	1,4	0,12	4,52	0	0	0,00
5	OISO2	-30	54,1	87	0	0,04	0,16	0,36	0,04	0,04	0,76	0	1,4	0	0	0,00
5	OISO2	-30	54,1	20	0,625	0,45	1	1,3	0	0	2,2	0	5,575	23,6206	35,4381	0,11
5	OISO2	-30	54,1	50	0	0,05	0,05	0,05	0	0	0,55	0,1	0,8	20,9977	35,5055	0,18
5	OISO2	-30	54,1	70	0,1	0,1	0,6	1	0	0	1,3	0,1	3,2	19,4002	35,5186	0,18
5	OISO2	-30	54,1	90	0	0	0	0,6	0,05	0	0,2	0	0,85	18,4471	35,5436	0,25
5	OISO2	-30	54,1	150	0,02	0,06	0,29	0,07	0	0	1,12	0,02	1,58	16,7356	35,5325	0,09

Annexe 1b : Tableau de comptage MD192 – 2013. Nombre de foraminifères par mètre cube. Rare species = *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerinoides ruber*, *Trilobatus sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*, *Globorotalia scitula*, *Orcadia riedeli*, *Globigerina falconensis*, *Globoconella inflata*, *Hastigerina pelagica*, *Globigerinella adamsi*, *Globorotalia truncatulinoides*, *Globigerina calida*, *Globigerinella siphonifera*, *Candeina nitida*, *Orbulina universa*.

CruiseID	Station	Latitude	Longitude	Depth	*Neogloboquadrina pachyderma*	*Neogloboquadrina incompta*	*Globigerina bulloides*	*Globigerinita glutinata*	*Globigerinita uvula*	*Turborotalita quinqueloba*	*Rare Species*	Other	Total	T°C	S	Chl-a
6	CROKER	-46,34	60,29	10	152,00	92,00	185,33	5,33	0,00	0,00	2,67	0,00	437,33	7,99	33,78	0,00
6	CROKER	-46,34	60,29	30	145,60	71,20	176,80	6,40	4,80	0,00	3,20	1,60	409,60	7,68	33	0,00
6	CROKER	-46,34	60,29	50	148,80	91,20	411,20	12,80	46,40	4,80	6,40	3,20	724,80	7,77	33,78	0,00
6	CROKER	-46,34	60,29	70	313,60	195,20	508,80	3,20	102,40	3,20	3,20	0,00	1129,60	7,63	33,79	0,00
6	CROKER	-46,34	60,29	90	230,40	185,60	352,00	16,00	121,60	6,40	6,40	3,20	921,60	7,05	33,81	0,00
6	OISO11	-56,5	63	10	493,33	170,67	61,33	13,33	194,67	42,67	2,67	0,00	978,67	3,2421	33,7971	0,16
6	OISO11	-56,5	63	30	510,40	163,20	59,20	3,20	107,20	24,00	0,00	9,60	876,80	3,1857	33,7971	0,18
6	OISO11	-56,5	63	50	384,00	109,33	49,33	10,67	60,00	26,67	12,00	1,33	653,33	3,1626	33,7968	0,18
6	OISO11	-56,5	63	70	560,00	240,00	76,80	6,40	105,60	28,80	6,40	3,20	1027,20	3,1414	33,7973	0,20
6	OISO11	-56,5	63	90	404,36	130,91	64,00	14,55	116,36	84,36	40,73	0,00	855,27	2,7506	33,8056	0,24
6	OISO11	-56,5	63	50	498,29	187,43	32,00	6,86	121,14	57,14	118,86	22,86	1044,57	3,1626	33,7968	0,18
6	OISO11	-56,5	63	150	77,42	27,35	14,45	8,26	5,16	17,03	3,10	0,00	152,77	1,4	33,98	0,027564
6	OISO11	-56,5	63	250	32,53	14,40	7,47	0,53	26,67	8,00	9,60	1,60	100,80	2,13	34,25	0
6	OISO11	-56,5	63	400	5,33	1,78	0,51	0,00	0,00	2,03	0,00	0,00	9,65	2,34	34,47	0
6	OISO11	-56,5	63	600	1,72	1,23	0,74	0,00	0,74	1,97	0,74	0,00	7,14	2,33	34,61	0
6	E1	-48,48	72,22	10	46,17	11,17	1,67	1,17	3,67	0,00	0,00	0,00	63,83	4,95	33,85	0,939826
6	E1	-48,48	72,22	30	55,43	14,00	4,14	8,86	3,57	0,00	0,14	0,14	86,29	4,95	33,85	0,8766
6	E1	-48,48	72,22	50	65,00	13,67	7,00	7,67	3,67	0,00	0,33	0,00	97,33	4,95	33,84	0,869054
6	E1	-48,48	72,22	70	88,67	17,67	3,33	8,33	3,33	0,00	0,67	0,67	122,67	4,8	33,85	0,869054
6	E1	-48,48	72,22	90	76,40	9,80	2,80	2,40	12,80	0,00	0,00	1,80	106,00	3,47	33,87	0,457418
6	A3	-50,37	72	10	39,71	17,57	0,43	2,43	20,57	0,00	0,29	0,00	81,00	4,67	33,84	0,429551
6	A3	-50,37	72	30	52,17	21,50	3,00	6,00	33,50	0,17	0,17	0,00	116,50	4,65	33,84	0,423131
6	A3	-50,37	72	50	58,00	19,67	2,67	5,00	26,00	0,00	0,00	0,33	111,67	4,58	33,84	0,423131
6	A3	-50,37	72	70	71,14	24,29	1,43	4,00	38,86	0,86	1,71	0,57	142,86	4,54	33,84	0,38
6	A3	-50,37	72	90	45,14	18,57	0,43	3,14	11,43	0,00	0,29	0,00	79,00	3,09	33,9	0,341974
6	OISO13	-45	73,2	10	27,56	27,11	13,11	0,56	2,00	0,33	1,33	0,00	72,00	12,71	34,51	0
6	OISO13	-45	73,2	30	69,20	22,40	0,40	0,00	1,60	0,00	7,20	2,00	102,80	12,74	34,53	0,226335
6	OISO13	-45	73,2	50	92,00	49,25	6,50	0,00	6,75	0,50	14,75	3,75	173,50	13,57	34,89	0,01888
6	OISO13	-45	73,2	70	50,29	24,57	4,86	0,29	2,00	3,14	13,71	2,29	101,14	12,91	34,96	0,248138
6	OISO13	-45	73,2	90	16,67	6,67	0,50	0,00	1,50	3,00	2,17	1,00	31,50	12,65	35,11	0,043171
6	OISO15	-40	77	10	17,67	30,67	18,00	4,33	6,67	0,33	36,00	0,00	113,67	15,1	34,9	0,206965
6	OISO15	-40	77	30	26,80	38,40	27,60	4,80	0,40	2,80	41,80	0,60	143,20	15,02	34,91	0,427101
6	OISO15	-40	77	50	7,29	19,43	19,14	1,71	0,29	0,14	31,57	1,29	80,86	13,63	34,97	0,483812
6	OISO15	-40	77	70	4,57	6,29	7,14	1,14	0,00	0,71	5,43	0,29	25,57	12,48	35	0,249007
6	OISO15	-40	77	90	2,67	2,00	1,67	0,33	0,00	1,00	1,00	0,17	8,83	12,09	34,98	0,08
6	OISO16	-35	73,28	10	1,60	2,80	0,40	1,20	0,00	0,00	2,00	0,00	8,00	20,19	35,52	0,0727
6	OISO16	-35	73,28	30	1,20	1,40	0,80	0,00	0,00	0,00	1,60	0,20	5,20	19,75	35,58	0,057539
6	OISO16	-35	73,28	50	1,50	0,33	0,33	0,33	0,00	0,00	1,33	0,00	3,83	16,45	35,52	0,135455
6	OISO16	-35	73,28	70	0,20	1,00	0,40	0,40	0,00	0,00	0,60	0,40	3,00	15,08	35,48	0,155206
6	OISO16	-35	73,28	90	0,40	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	1,20	0,00	2,00	14,41	35,43	0,10957
6	OISO17	-30	66,2	10	0,41	0,24	0,47	0,12	0,00	0,00	7,53	0,47	9,24	23,5013595	35,7601275	0,025204
6	OISO17	-30	66,2	30	0,00	0,00	0,33	0,50	0,00	0,00	0,83	0,00	1,67	22,8752623	35,7719672	0,035547
6	OISO17	-30	66,2	50	0,25	0,25	0,25	0,25	0,00	0,00	0,13	0,00	1,13	22,0010563	35,8018592	0,032555
6	OISO17	-30	66,2	70	0,13	0,00	0,50	0,00	0,00	0,00	1,50	0,00	2,13	19,4202154	35,7909846	0,094376
6	OISO17	-30	66,2	90	0,00	0,13	0,13	0,25	0,00	0,00	1,75	0,00	2,25	17,458	35,6846197	0
6	OISO17	-30	66,2	50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	21,4745	35,4491084	0,032555
6	OISO17	-30	66,2	150	0,28	0,17	0,14	0,03	0,00	0,00	1,97	0,00	2,59	15,7213433	35,2943806	0
6	OISO17	-30	66,2	250	0,04	0,07	0,04	0,00	0,00	0,07	0,96	0,00	1,18	13,7786107	35,0196031	0
6	OISO17	-30	66,2	400	0,04	0,04	0,05	0,02	0,00	0,00	0,55	0,00	0,70	12,377552	34,9783728	0
6	OISO17	-30	66,2	600	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,32	0,00	0,35	10,7059564	34,914594	0

Annexe 2 : Analyses morphométriques des assemblages de 2012. Par souci d'espace, ne sont représentées ici que les moyennes de taille par espèces et par filet. Les moyennes sont calculées à partir d'un nombre minimum de 20 invidus.

Station	Depth	*Neogloboquadrina pachyderma*	*Neogloboquadrina incompta*	*Globigerina bulloides*	*Globigerinita glutinata*	*Globigerinita uvula*	*Turborotalita quinqueloba*
OISO11	10	126,12	130,05	N.A	N.A	90,87	109,23
OISO11	30	120	112,17	N.A	N.A	N.A	115,81
OISO11	50	117,91	113,98	230,38	N.A	105,49	100,55
OISO11	70	119,66	110,94	N.A	N.A	103,75	N.A
OISO11	90	120,32	111,69	N.A	N.A	106,43	N.A
OISO10	30	143,55	142,16	179,11	126,12	106,9	146
OISO10	50	120,37	114,89	160,01	108,52	107,88	151,34
OISO9	10	121,21	111,41	97,8	112,55	105,51	N.A
OISO9	30	126,65	127,94	102,96	N.A	112,83	159,75
OISO9	50	125,35	124,56	119,27	N.A	113	N.A
OISO9	70	128,98	129,62	159,07	N.A	119,2	172,77
OISO9	90	137,26	142,05	154,64	137,93	118,83	136,52
OISO8	10	129,44	129,81	135,69	N.A	113,43	130,24
OISO8	30	117,29	119,18	112,49	131,97	114,82	155,69
OISO8	50	96,12	99,83	130,91	141,13	118,74	163,79
OISO8	70	124,26	125,2	122,26	119,01	116,81	N.A
OISO8	90	130,79	118,6	132,52	N.A	112,95	108,05
OISO7	10	103,56	117,17	121,78	N.A	105,19	N.A
OISO7	30	124,05	100,69	107,05	N.A	109,07	N.A
OISO7	50	128,08	121,23	134,1	N.A	111,58	146,13
OISO7	70	124,1	118,83	123,26	N.A	110,59	N.A
OISO7	90	113,7	116,53	110,82	N.A	106,16	126,6
OISO6	10	126,99	119,17	130,73	N.A	114,71	N.A
OISO6	30	119,4	118,04	114,01	N.A	113,95	102,36
OISO6	50	126,6	111,63	117,07	N.A	110,97	123,73
OISO6	70	122,06	127,84	118,63	N.A	115,27	132,83
OISO6	90	138,85	150,8	119,26	124,14	113,98	N.A
OISO5	10	125,79	123,42	126,54	N.A	N.A	N.A
OISO5	70	N.A	132,08	128,39	N.A	N.A	N.A
OISO5	90	123,92	131,64	148,2	137,19	N.A	136,9
OISO4	10	114,82	120,95	116	109,91	N.A	N.A
OISO4	30	140,99	115,14	128,64	N.A	122,75	126,96
OISO4	50	265,65	220,02	116,81	N.A	N.A	N.A
OISO4	70	114,3	131,38	126,32	N.A	N.A	124,10
OISO4	90	125,79	111,47	157,09	N.A	121,03	114,36
OISO3	10	N.A	126,72	128,23	N.A	113,99	107,40
OISO3	30	N.A	204,29	140,81	N.A	N.A	N.A
OISO3	50	119,64	110,51	149,37	N.A	N.A	N.A
OISO3	70	N.A	106,38	109,91	N.A	N.A	143,82
OISO3	90	N.A	N.A	126,73	N.A	N.A	N.A
OISO2	20	N.A	N.A	222,56	N.A	N.A	133,32
OISO2	50	N.A	N.A	137,63	N.A	N.A	N.A
OISO2	70	N.A	N.A	113,11	N.A	N.A	128,35
OISO2	90	N.A	N.A	100,98	N.A	N.A	N.A
OISO2	150	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A	N.A

Annexe 3 : Tableau de comptage des soies de CPR provenant de l'AAD. Nombre de foraminifères planctoniques par m^{-3}.

Cruise	Latitude°N	Longitude°E	*Neogloboquadrina pachyderma*	*Neogloboquadrina incompta*	*Turborotalia quinqueloba*	*Globigerina bulloides*	*Orcadia Riedeli*	*Globorotalia inflata*	*Globigerinita uvula*	others	Total
1	-49.366	138.2712	2,67	2,00	0,67	14,00	0,00	0,00	0,00	0,00	19,33
1	-49.4636	138.0612	1,33	2,67	0,00	14,00	0,00	0,00	0,00	0,00	18,00
1	-49.5641	137.8557	0,67	4,00	0,00	23,33	0,00	0,00	0,00	0,00	28,00
1	-49.6646	137.6545	0,00	0,67	0,00	7,33	0,00	0,00	0,00	0,00	8,00
1	-49.7662	137.4493	1,33	2,67	0,00	11,33	0,00	0,67	0,00	0,00	16,00
1	-55.3486	126.9681	2,00	0,67	10,67	2,00	0,00	0,00	0,00	0,00	15,33
1	-55.8957	125.8601	10,67	10,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,00	24,67
1	-57.1287	123.403	0,67	1,33	3,33	6,67	0,00	0,00	0,00	0,00	12,00
1	-58.662	120.1558	11,33	4,67	73,33	2,00	0,00	0,00	0,67	0,00	92,00
1	-59.0532	119.3136	15,33	11,33	54,00	4,00	2,67	0,00	0,00	0,00	87,33
1	-59.4513	118.4835	2,00	2,67	43,33	1,33	0,00	0,00	0,00	0,00	49,33
1	-59.9587	117.3893	5,33	5,33	15,33	1,33	0,00	0,00	0,00	0,00	27,33
1	-60.721	115.6206	8,67	2,67	18,67	0,67	0,00	0,00	0,00	0,00	30,67
1	-61.4521	113.9623	8,67	2,67	18,67	0,67	0,00	0,00	0,00	0,00	30,67
1	-62.3229	112.4655	2,67	0,00	2,67	0,00	0,00	0,00	0,67	0,00	6,00
2	-44.3338	140.836	1,33	0,67	0,67	0,00	0,00	3,33	0,00	0,00	6,00
2	-48.1215	122.7077	3,33	2,67	5,33	4,67	0,00	2,00	0,00	0,67	18,67
2	-49.6083	119.7195	2,00	0,00	4,00	1,33	0,00	0,00	0,00	0,67	8,00
2	-51.7008	117.4046	8,00	0,67	4,67	6,67	0,00	0,00	0,00	1,33	21,33
2	-52.3755	116.6285	2,00	0,67	14,67	5,33	0,00	0,00	0,67	0,67	24,00
2	-52.6818	115.8139	1,33	0,67	8,67	6,00	0,67	0,00	0,00	0,67	18,00
2	-53.0596	114.9037	1,33	0,00	4,00	4,00	0,00	0,00	0,00	0,00	9,33
2	-55.2097	111.9965	0,67	0,67	2,67	1,33	0,00	0,00	0,00	0,67	6,00
2	-57.2645	112.0682	5,33	3,33	16,67	0,00	2,67	0,00	0,00	0,00	28,00
2	-59.8753	110.928	0,67	0,00	4,00	1,33	0,00	0,00	0,00	0,00	6,00

Annexe 4a : Planche de microscopie électronique à balayage réalisée au CHU d'Angers, à partir de foraminifères échantillonnés en 2012 au Sud de l'Océan Indien.

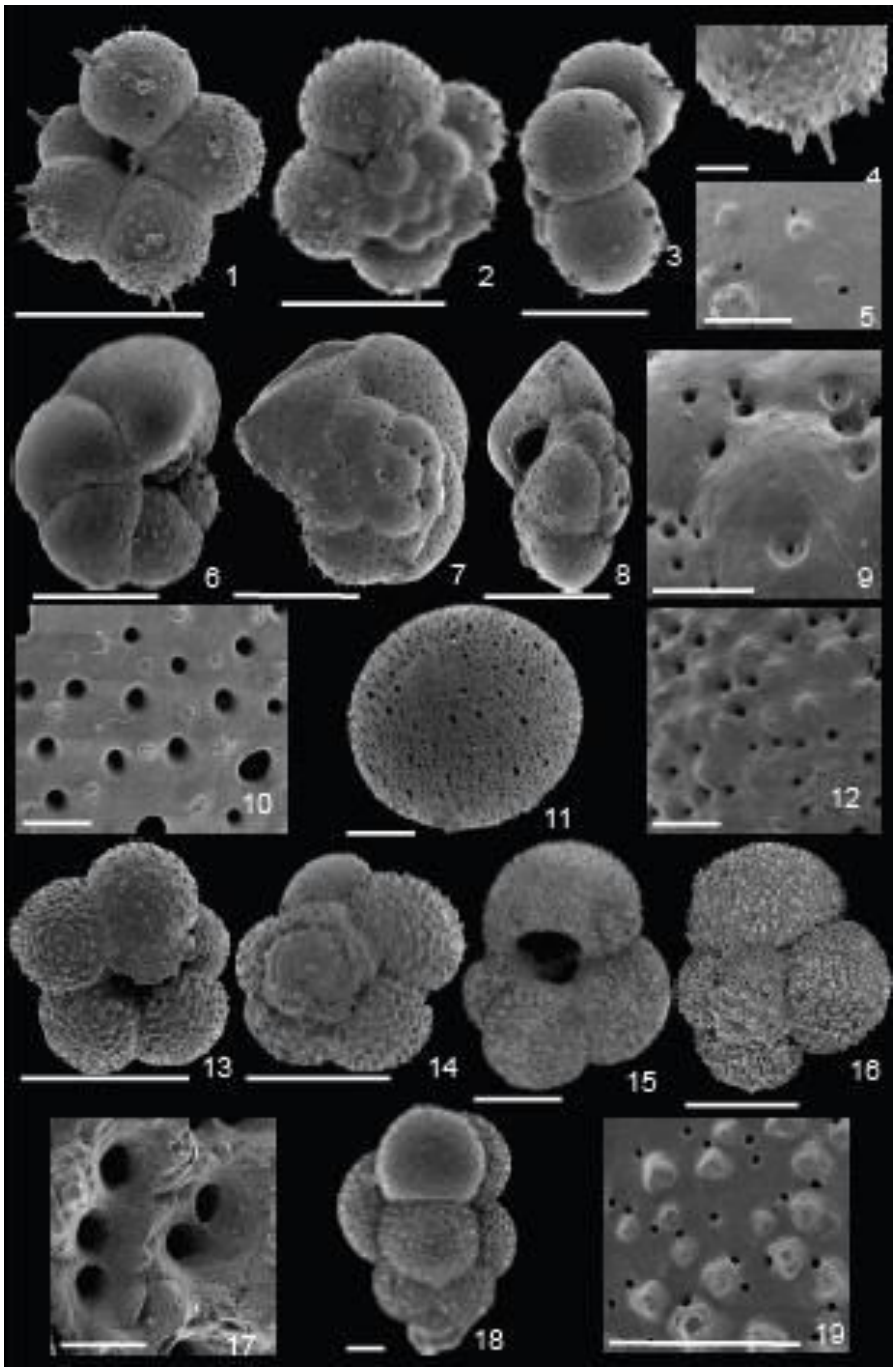


Planche 1. 1-5) Adultes *Orcadia riedeli* ; 1) vue ombilicale générale, 2) vue spirale, 3) vue latérale, 4) épines et pustules sur 3ème loge, 5) pores. 6-9) Adultes *Globorotalia scitula* ; 6) vue ombilicale générale, 7) vue spirale, 8) vue latérale, 9) pores. 10-11) Adultes *Orbulina universa* ; 10) pores et pustules, 11) vue générale. 12-14) Adultes *Turborotalita quinqueloba* ; 12) pores 3ème loge, face ombilicale, 13) vue ombilicale, 14) vue spirale. 15-17) Adultes *Globigerina bulloides* ; 15) vue ombilicale, 16) vue spirale, 17) pores et épines calcaires.18-19) Adultes *Globigerinita uvula* ; 18) vue générale, 19) pores et pustules (échelle = 10 µm). Echelle = 100 µm pour les vues d'ensemble et 10 µm pour les pores.

Annexe 4b : Planche de microscopie électronique à balayage réalisée au CHU d'Angers, à partir de foraminifères échantillonnés en 2012 au Sud de l'Océan Indien.

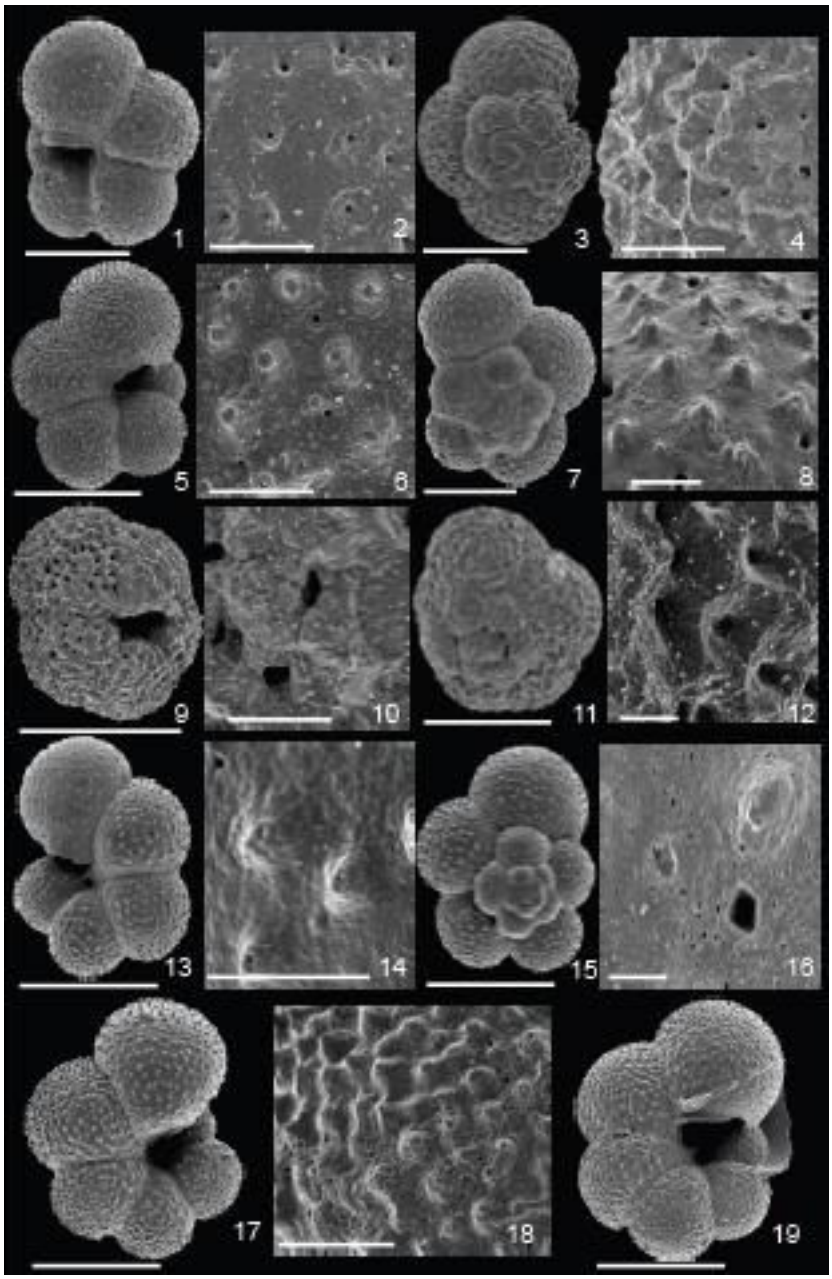
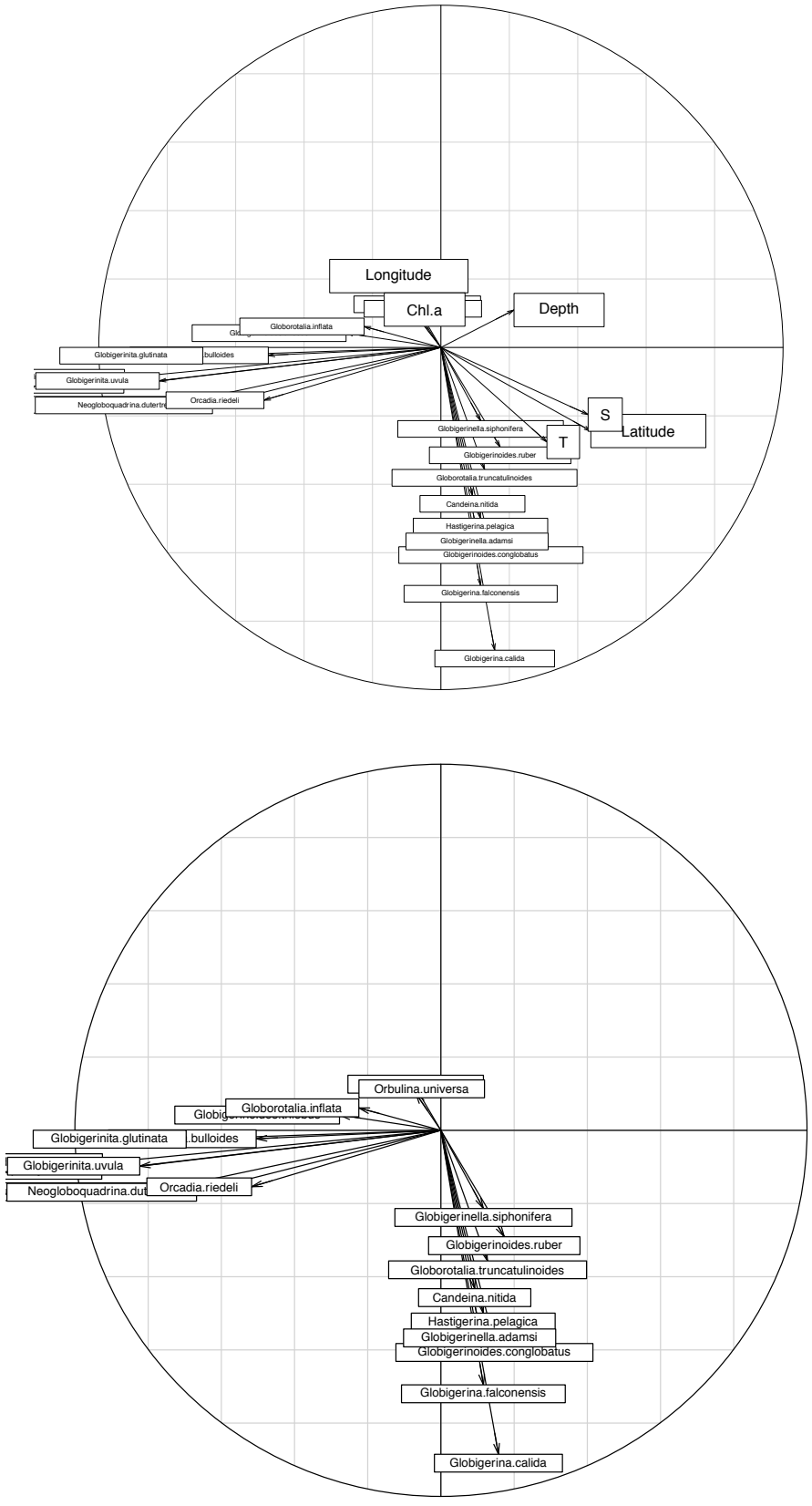


Planche 2. 1-4) Adultes *Neogloboquadrina incompta* ; 1) vue ombilicale générale, 2) pores face ombilicale avec érosion visible de la calcite 3) vue spirale, 4) pores et pustules sur 3ème loge, 5-8) Adultes *Turborotalita quinqueloba* ; 5) vue ombilicale générale, 6) pores face ombilicale et pustules, 7) vue spirale, 8) pores et pustules sur 3ème loge. 9-12) Adultes *Neogloboquadrina pachyderma sénestre* ; 9) vue ombilicale générale, 10) pores face ombilicale avec cristaux visibles de la calcite 11) vue spirale, 12) pores (presque refermés) et structure calcitique cristallisée. 13-19) Adultes *Turborotalita quinqueloba* ; 13) vue ombilicale générale, 14) pore et pustule, 15) vue spirale, 16) pores face ombilicale avec érosion visible de la calcite ; 17) vue ombilicale générale, 18) pores et pustules, 19) vue ombilicale générale avec dernière loge cassée.

Annexe 5a : Résultats graphiques d'une analyse en composante principale, effectuée à partir des données d'assemblages disponibles en Annexe 1a et b.



Annexe 5a : Résultats de l'ACP avec rotation VARIMAX effectuée à partir des données de biomasse (contenu protéique), de la masse des coquilles ($CaCO_3$) de foraminifères, et des paramètres environnementaux et physico-chimiques.

	1	2	3	4	5
CruiseID	0,254	0,884	0,206	0,113	-0,101
Station	-0,149	0,923	0,071	0,088	0,159
Latitude	0,92	-0,144	0,2	0,115	-0,01
Longitude	-0,153	0,854	-0,057	-0,139	0,316
Diameter	0,254	0,18	0,801	0,057	0,059
Weight	0,159	0,083	0,908	0,068	0,125
SNW	0,145	0,057	0,778	0,084	0,038
SNP	0,128	-0,227	0,251	-0,154	-0,766
Mean protein content	0,229	-0,124	0,731	-0,139	-0,416
Species	-0,015	0,012	0,281	-0,091	0,659
Depth	0,092	0,017	0,078	0,94	0,065
Temperature	0,968	-0,044	0,174	-0,109	-0,056
Salinity	0,95	0,021	0,205	0,115	-0,081
Alcalinity	0,923	0,078	0,208	0,143	-0,092
DIC	-0,856	0,147	-0,102	0,398	0,035
pH	0,217	-0,631	-0,085	-0,591	0,11
Explanatory percentage of the axis	28,849	18,262	18,616	9,731	8,657

Annexe 6 : Analyses morphométriques de *Neogloboquadrina pachyderma* dans la carotte MD04-2718. Par souci d'espace, ne sont représentées ici que les moyennes de taille par échantillon.

Time (ka)	Taille Moyenne	Taille minimale	Taille Maximale	Nombre d'individus
0,00	155,65	80,26	256,87	262
1,97	156,67	100,98	262,82	204
2,65	150,89	97,22	270,81	211
3,40	148,30	62,11	350,70	274
4,16	155,00	100,44	285,37	184
4,92	147,72	93,39	261,30	198
5,67	159,75	109,01	237,79	92
6,43	153,54	87,30	262,34	210
7,18	154,07	108,85	288,40	143
7,94	161,77	86,26	235,30	157
8,70	153,08	78,02	254,31	148
11,06	146,78	91,94	257,28	125
11,94	142,07	67,74	251,12	135
12,83	154,06	98,92	242,26	234
13,71	152,18	103,53	267,13	245
14,59	157,41	96,89	274,17	250
15,48	162,42	110,59	279,90	239
16,36	164,13	108,45	319,67	381
17,25	152,80	86,92	299,92	319
18,00	144,54	105,23	272,29	256
18,42	144,54	103,00	267,20	284
19,27	152,68	104,78	280,87	390
20,00	159,76	99,21	277,42	475
20,99	158,26	86,76	258,39	414
21,84	161,46	77,08	261,08	547

Thèse de Doctorat

Julie MEILLAND

Rôle des foraminifères planctoniques dans le cycle du carbone marin des hautes latitudes (Océan Indien Austral)

The role of planktonic foraminifera in the marine carbon cycle at high latitudes (Southern Indian Ocean).

Résumé

Les foraminifères planctoniques vivants (LPF) contribuent à la pompe biologique du carbone océanique en générant des flux de C_{org} (cytoplasme) et de C_{inorg} (test calcaire). Dans cette étude, la morphométrie des tests, les abondances et les compositions spécifiques des assemblages de LPF dans l'océan Indien Sud (30°S-60°S, 50°E-80°E), ont été caractérisées à partir de la collecte par filet à plancton stratifié (Multinet) sur 19 stations échantillonnées pendant trois étés consécutifs (2012-2014). En démontrant l'efficacité d'échantillonnage du Continuous Plankton Recorder pour spatialiser les données observées en 19 stations, l'étude de la dynamique de population des LPF montre l'effet de la position des fronts sur la production des LPF. Pour mieux contraindre l'impact des LPF dans la pompe biologique du carbone des hautes latitudes, la biomasse protéique et la masse calcique de plus de 2000 foraminifères ont été mesurées. Les différences de biomasse protéique et de poids normalisé par la taille entre années, espèces et masses d'eau suggèrent que les paramètres environnementaux affectent la production de C_{org} et de C_{inorg} des LPF. Le rôle des LPF sur la pompe biologique de carbone marin dépend des conditions hydrologiques et trophiques du milieu. Le rapport C_{org}/C_{inorg} est très différent selon les espèces considérées. L'applicabilité des tests de foraminifères planctoniques comme proxy de paléo-pompe du carbone dans les hautes latitudes dépendrait donc de l'effet exercé par les variations des conditions écologiques, et de la composition de l'assemblage. Cette étude propose une première estimation des budgets C_{org} et C_{inorg} produits par les LPF dans l'Océan Indien Austral.

Mots clés
Foraminifères planctoniques, Océan Indien, Océan Austral, pompe biologique du carbone

Abstract

Planktonic foraminifera contribute to the marine biological carbon pump by generating organic (cytoplasm) and inorganic (shell) carbon fluxes. In this study, we characterized LPF total abundances, assemblages and test morphometry (minimum diameter) along 19 stations sampled by stratified plankton net (Multinet), during three consecutive austral summers (2012-2014) in the Southern Indian Ocean (30°S-60°S, 50°E-80°E). By demonstrating the efficiency of CPR for LPF sampling, we analysed population dynamic between 19 multinet sampling stations, showing the effect of frontal position on LPF production. To better constrain the impact of those organisms in the biological carbon pump at high latitudes, we have quantified the individual protein-biomass and test calcite mass of more than 2000 LPF. Differences in size-normalized protein-biomass and in size-normalized weight between years, species, and water bodies suggest that environmental parameters affect the production of planktonic foraminifera organic and inorganic carbon to varying degrees. Consequently, planktonic foraminifera are assumed to affect the biological carbon pump, depending on ecological conditions and biological prerequisites. The applicability of planktonic foraminifera tests as proxy of the past biological carbon pump in high latitudes would hence critically depend on the effect exerted by changing in ecological conditions, and the presence of different species. This study proposes a first estimation of planktonic foraminifera C_{org} and C_{inorg} standing stock and fluxes in the Southern Indian Ocean.

Key Words
Planktonic foraminifera, Indian Ocean, Southern Ocean, biological carbon pump