



HAL
open science

La saisonnalité du phytoplancton en Mer Méditerranée

Nicolas Mayot

► **To cite this version:**

Nicolas Mayot. La saisonnalité du phytoplancton en Mer Méditerranée. Sciences de la Terre. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2016. Français. NNT : 2016PA066440 . tel-01498480

HAL Id: tel-01498480

<https://theses.hal.science/tel-01498480v1>

Submitted on 30 Mar 2017

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

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

Université Pierre et Marie Curie

Thèse de doctorat en Sciences de la Terre et de l'Univers

Ecole doctorale « Sciences de l'Environnement d'Ile-de-France »

Réalisée au

Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer

Equipe Optique Marine et Télédétection : Applications à la Biogéochimie

La saisonnalité du phytoplancton en Mer Méditerranée

Par Nicolas MAYOT

Dirigée par Fabrizio D'ORTENZIO

Présentée et soutenue publiquement le 16 décembre 2016

Devant un jury composé de :

Mme. Marilaure GREGOIRE	Directrice de recherche	Rapporteur
M. Hubert LOISEL	Professeur	Rapporteur
M. Paul NIVAL	Professeur émérite	Examineur
Mme. Caroline ULSES	Chargée de recherche	Examineur
M. Jean-Michel ANDRE	Chargé de recherche	Examineur
M. Guillaume MAZE	Chargé de recherche	Examineur

Remerciements

Je remercie Antoine Sciandra, directeur du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, et les directeurs successifs de l'Observatoire Océanologique de Villefranche : Gaby Gorsky, Rodolphe Lemée et Anne Corval, de m'avoir offert la possibilité d'effectuer ma thèse dans un environnement scientifique unique.

Merci aux membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail : Marilaure Grégoire, Hubert Loisel, Paul Nival, Caroline Ulses, Jean-Michel André et Guillaume Maze.

Après ces trois années de thèse, je tiens à remercier tout particulièrement mes directeurs de thèse Fabrizio D'Ortenzio et Hervé Claustre. Merci de votre confiance, et de m'avoir apporté votre soutien.

Table des matières

Chapitre 1 : Introduction générale 15

1. La saisonnalité du phytoplancton dans l’océan ouvert	16
1.1. Pourquoi étudier la saisonnalité du phytoplancton ?	16
1.2. Les facteurs environnementaux influençant la saisonnalité du phytoplancton	18
1.3. Variabilité spatiale et temporelle des facteurs environnementaux impactant la saisonnalité du phytoplancton	21
1.4. Structuration des communautés phytoplanctoniques	22
1.5. Impacts probables du changement climatique.....	24
2. La Mer Méditerranée : un bassin expérimental	26
2.1. Présentation générale.....	26
2.2. La saisonnalité du phytoplancton dans les eaux de surface en Méditerranée	32
2.3. Rôle des facteurs environnementaux impactant la dynamique saisonnière du phytoplancton	33
3. Enjeux et objectifs de la thèse	36

Chapitre 2 : Une analyse satellitaire 39

1. Introduction	40
1.1. La vision climatologique en Méditerranée : un point de départ.....	40
1.2. Les apports d’une étude portant sur la variabilité interannuelle.....	42
2. Etude de la variabilité interannuelle des régimes trophiques en Méditerranée	43
2.1. Résumé de l’étude	43
2.2. Article publié dans <i>Biogeosciences</i> : Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites.....	44
3. Conclusion	64

Chapitre 3 : Méthodes et Outils 67

1. Introduction	68
2. Les régimes trophiques comme cadre de travail	69
2.1. Organisation des moyens d’observation.....	69
2.2. L’analyse de données in situ.....	70
3. L’approche multi-outils dans le NWM	71
3.1. Présentation de l’approche multi-outils.....	71
3.2. Plates-formes d’observations in situ utilisées.....	72
3.3. Calibration des fluorimètres et rétrodiffusiomètres des plateformes autonomes	76
4. Conclusion	76

Chapitre 4 : La saisonnalité du phytoplancton en NWM 79

1. Introduction.....	80
1.1. La Méditerranée Nord-Ouest comme lieu d'étude.....	80
1.2. La convection profonde en Méditerranée Nord-Ouest.....	81
1.3. Le cycle saisonnier du phytoplancton	82
2. Variabilité spatiale de la saisonnalité du phytoplancton dans le bassin Nord-Ouest de la Méditerranée : rôle de la MLD.....	83
2.1. Résumé de l'étude	83
2.2. Article soumis à <i>Journal of Geophysical Research – Oceans</i> : Impacts of the deep convection on the phytoplankton blooms in temperate seas: a multiplatform approach over a complete annual cycle (2012-2013 DEWEX experiment)	84
2.3. Conclusion et perspectives de l'étude	105
3. La production primaire associée au Nord-Ouest : influence de la communauté phytoplanctonique.....	106
3.1. Résumé de l'étude	106
3.2. Article en préparation pour <i>Journal of Geophysical Research – Oceans</i> : Influence of the phytoplankton community structure on the spring and annual primary production in the North-Western Mediterranean Sea	108
3.3. Conclusion et perspectives de l'étude	126
4. Conclusion générale.....	126

Chapitre 5 : Conclusions Générales 131

1. Rappel des enjeux et des objectifs de thèse.....	132
2. Les résultats principaux	132
2.1. Les régimes trophiques en Méditerranée.....	133
2.2. Facteurs environnementaux influençant les phases du cycle annuel du phytoplancton en NWM	133
2.3. Des facteurs environnementaux à la production primaire dans le NWM : rôle de la structuration saisonnière du phytoplancton	135
3. Les limites des résultats obtenus.....	136
4. Perspectives	137

Bibliographie 141

Annexe 1 157

Annexe 2 161

Annexe 3 165

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1.1 Carte globale de la [Chl-a] moyenne mesurée par le capteur satellitaire MODIS Aqua (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer).....	16
Figure 1.2 Représentation schématique du modèle de Sverdrup.....	19
Figure 1.3 Schéma des processus biotiques et physiques pouvant influencer le cycle annuel de la production phytoplanctonique.	21
Figure 1.4 Modifications attendues des conditions environnementales suite au changement climatique.	24
Figure 1.5 Bathymétrie de la Mer Méditerranée sur laquelle les principaux bassins, mers et détroits sont repérés.....	26
Figure 1.6 Climatologie de la profondeur de la couche de mélange (MLD) en Méditerranée calculée à partir d’une base de données hydrographiques sur la période 1969-2012.	28
Figure 1.7 (a) Climatologie sur 10 ans des [Chl-a] moyenne mesurée en Méditerranée par le capteur satellitaire SeaWiFS [D’Ortenzio and Ribera d’Alcalà, 2009]. (b) Climatologie mensuelle de profils de [Chl-a] mesurée en Méditerranée au niveau des points A et B indiqués sur la carte [Lavigne et al., 2015].	31
Figure 1.8 (a) Carte des régimes trophiques identifiés en Mer Méditerranée par DR09. (b) Les cycles annuels de [Chl-a] normalisées associés aux régimes « Bloom » et « No Bloom 1 ».....	32
Figure 1.9 Relation entre les maximums annuels de MLD et de [Chl-a] à l’échelle du bassin Méditerranéen (évaluée par régimes trophiques) entre 1998 et 2010.	33

Chapitre 2

Figure 2.1 Climatologie de $[Chl-a]_{sat}$ en Méditerranée mesurée par le capteur SeaWiFS entre 1997 et 2007.....	40
Figure 2.2 Carte de la distribution spatiale des régimes trophiques présents en Méditerranée (a) et des cycles moyens de $[Chl-a]_{sat}$ normalisée associés (b) calculés par DR09.	41
Figure 2.3 Schematic representation of the different steps of the method used in this study (see Sect. Interrannual clustering, for details).....	48
Figure 2.4 Mean time series of the seven DR09 trophic regimes and of the four “Anomalous” trophic regimes obtained from our method.....	49
Figure 2.5 Maps of the spatial distribution of the trophic regimes (i.e. bioregions).....	50
Figure 2.6 (a) Time series of the area cover by the different bioregions each year (in % of the Mediterranean classified). (b) As the Fig. 4a but only for the three “No Bloom” bioregions.	54
Figure 2.7 (a) Map of the most recurrent bioregions for the 16-year period (i.e. the dominant regimes), obtained with our method. (b) Map of the percentage of presence of the dominant regimes. (c) Map of the most recurrent bioregions as in the Fig. 5a, but displaying only pixels with a percentage of presence $\geq 50\%$	56

Figure 2.8 (a) Map of the most recurrent bioregions, calculated only for the “Anomalous” bioregions. (b) As in the Fig. 6a, but only the pixels that had at least their most recurrent bioregion for two years are represented.	57
Figure 2.9 Mean time series of the DR09 trophic regimes (in color) and their standard deviations (vertical bars) obtained from our analysis.	58
Figure 2.10 Spatial distribution of the climatological trophic regimes obtained from the DR09 methodology (i.e. a K-means) applied on a weekly climatology calculated from the 16-year database.	58
Chapitre 3	
<hr/>	
Figure 3.1 Distribution temporelle des cinq campagnes en mer et des déploiements de plates-formes autonomes réalisés entre juillet 2012 et juillet 2013, en comparaison avec la série temporelle moyenne de la [Chl-a] normalisée associée au régime trophique « Bloom » dans le NWM.	69
Figure 3.2 (a) Distribution spatiale des stations réalisées durant les cinq campagnes en mer des projets DEWEX, DOWEX et MOOSE entre juillet 2012 et juillet 2013, (b) et trajectoires des plates-formes autonomes déployées.	70
Figure 3.3 Diagramme illustrant les échelles spatio-temporelles de processus physiques et biologiques, ainsi que les échelles spatio-temporelles échantillonnées par différentes plates-formes d’observations.	71
Figure 3.4 (a) Schéma illustrant le fonctionnement d’un flotteur profileur (modifiée à partir de www.argo.ucsd.edu/pictures) et (b) présentation d’un flotteur BGC-Argo.	75
Chapitre 4	
<hr/>	
Figure 4.1 (a) Positions of the profiles performed by the different sampling platforms from July 2012 to July 2013. (b) Temporal distribution (five days bin intervals) of the number of available profiles for each sampling platform.	88
Figure 4.2 (a) Spatial distribution of the two bioregions determined by satellite in the NWM from July 2012 to July 2013. The “Bloom” bioregion is in blue, and the “High Bloom” bioregion is in red. (b) The respective mean time-series of [Chl-a] _{sat} of the two bioregions, (c) with the dates of the phytoplankton blooms derived from different phenological metrics.	92
Figure 4.3 (a-b) Time series of [Chl-a] _{Z_{pd}} and (c-d) of the MLD, for the “Bloom” (dots and lines in blue, a-c) and “High Bloom” bioregions (dots and lines in red, b-d). (e-f) Time series of Z _{0.415} , for the “Bloom” (blue line, e) and “High Bloom” bioregions (red line, f). (g-h) Time series of the Z _{0.415} /MLD ratio, for the “Bloom” (blue line, g) and “High Bloom” bioregions (red line, h).	95
Figure 4.4 Time series of [Chl-a], (a) for the “Bloom” and (b) “High Bloom” bioregions.	96
Figure 4.5 Time series of depth integrated [Chl-a], (a) for the “Bloom” and (b) “High Bloom” bioregions.	97
Figure 4.6 Times series of the [NO ₃] _{MLD} for the “Bloom” (blue) and “High Bloom” (red) bioregions.	98
Figure 4.7 Map of the NWM showing the location of cruise stations and of the DYFAMED/BOUSSOLE site.	112

Figure 4.8 Annual maps of the spatial location in the NWM of the “Bloom” and “High Bloom” trophic regimes (from [Mayot et al., 2016]).	115
Figure 4.9 Annual cycle of total and class-specific $[\text{Chl-a}]_{1.5*Z_{eu}}$ for the two trophic regimes under consideration: “Bloom” (a and c) and “High Bloom” (b and c) at the DYFAMED/BOUSSOLE site.	117
Figure 4.10 Seasonal variations between 0 m and $1.5xZ_{eu}$ of the the fraction of $[\text{Chl-a}]$ associated with the three phytoplankton size classes: micro- (f_{micro}), nano- (f_{nano}) and pico-phytoplankton (f_{pico}), for the two trophic regimes under consideration and between July 2012 and July 2013.	117
Figure 4.11 Climatological annual cycle of total and class-specific $[\text{Chl-a}]_{1.5*Z_{eu}}$ for the two trophic regimes under consideration: “Bloom” (a and c) and “High Bloom” (b and c) at the DYFAMED/BOUSSOLE site.	118
Figure 4.12 Climatological seasonal variations between 0 m and $1.5xZ_{eu}$ of the fraction of the $[\text{Chl-a}]$ associated with the three phytoplankton size classes: micro- (f_{micro}), nano- (f_{nano}) and pico-phytoplankton (f_{pico}), at the DYFAMED/BOUSSOLE site.	118
Figure 4.13 Climatological annual cycle of total and class-specific $[\text{Chl-a}]_{1.5*Z_{eu}}$ for the two trophic regimes under consideration: “Bloom” (a and c) and “High Bloom” (b and c).	119
Figure 4.14 Climatological annual cycle of total and class-specific primary production for the two trophic regimes under consideration, obtained from the bio-optical model.	120
Figure 4.15 Climatological annual cycle of cumulative total and class-specific primary production for the two trophic regimes under consideration, obtained from the bio-optical model.	121
Figure 4.16 Basin-scale estimates of annual and spring primary production.	125

Chapitre 5

Figure 5.1 Séries temporelle de MLD mettant en évidence les variations à petites échelles potentiellement existantes.	136
Figure 5.2 Carte des trajectoires des flotteurs Bio-Argo déployés durant la campagne Bio-Argo-Med en mai 2015.	138

Liste des tableaux

Chapitre 2

Table 2.1 Index on the trophic regimes' mean time series (Figure 2.4). Summer is defined from June to August include, and the date of the maximal/minimal rate of change as the date of the highest/lowest first derivative of the mean time series of nChl. Whereas the amplitude corresponds to the difference between the mean summer values and the annual maximum values of nChl or $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$	52
---	----

Chapitre 4

Table 4.1 Result of the linear regressions for the calibration of the fluorometers. All the scaling factor values were significantly different from 0 (t-test, p-value < 0.001). See Sect. Chlorophyll-a concentration from fluorescence for more details.....	90
Table 4.2 Summary of the number of stations used for this study. Only non-coastal stations (bathymetry more than 1000 m) performed in the two trophic regimes under consideration are retained.	112
Table 4.3 Diagnostic pigments used with their taxonomic correspondence, from [Vidussi et al., 2001]	113

Introduction générale

1. La saisonnalité du phytoplancton dans l'océan ouvert.....	16
1.1. Pourquoi étudier la saisonnalité du phytoplancton ?.....	16
1.2. Les facteurs environnementaux influençant la saisonnalité du phytoplancton	18
1.3. Variabilité spatiale et temporelle des facteurs environnementaux impactant la saisonnalité du phytoplancton.....	21
1.4. Structuration des communautés phytoplanctoniques	22
1.5. Impacts probables du changement climatique	24
2. La Mer Méditerranée : un bassin expérimental.....	26
2.1. Présentation générale.....	26
2.2. La saisonnalité du phytoplancton dans les eaux de surface en Méditerranée	32
2.3. Rôle des facteurs environnementaux impactant la dynamique saisonnière du phytoplancton	33
3. Enjeux et objectifs de la thèse	36

1. La saisonnalité du phytoplancton dans l'océan ouvert

1.1. Pourquoi étudier la saisonnalité du phytoplancton ?

Dans le système climatique terrestre, l'océan joue un rôle crucial en absorbant une partie (~30 %) du dioxyde de carbone (CO_2) émis dans l'atmosphère par les activités anthropiques [IPCC, 2014]. Le CO_2 ainsi absorbé se retrouve sous la forme de carbone inorganique dissous dans l'eau de mer. Le phytoplancton, par le processus de photosynthèse, absorbe le carbone inorganique dissous dans les océans pour synthétiser sa propre matière organique carbonée, et dans le même temps, libère de l'oxygène. On estime qu'à l'échelle du globe, la production photosynthétique totale réalisée par le phytoplancton est équivalente à celle réalisée par les plantes terrestres [Field *et al.*, 1998].

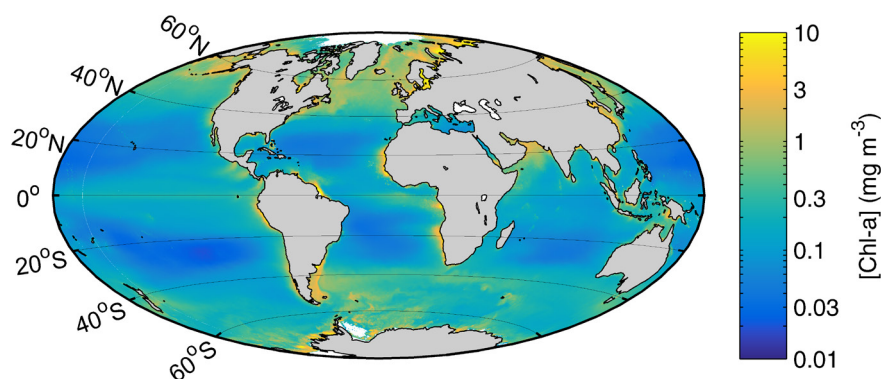


Figure 1.1 | Carte globale de la [Chl-a] moyenne mesurée par le capteur satellitaire MODIS Aqua (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer). Moyenne des mesures réalisées entre 2002 et 2016 à une résolution spatiale de 9 km (données disponibles sur le site oceancolor.gsfc.nasa.gov/cms/).

La production phytoplanctonique de carbone organique constitue aussi un apport essentiel de matières organiques pour le reste de l'écosystème marin [Legendre and Le Fèvre, 1991]. De plus, une partie du carbone organique d'origine phytoplanctonique pourra être exportée au fond des océans, et y être séquestrée pour des décennies ou des siècles. Ce processus est défini comme la « pompe biologique » [Volk and Hoffert, 1985]. Cependant, les estimations globales de production primaire océanique contiennent encore beaucoup d'incertitudes (e.g. [Carr *et al.*, 2006]). De même, les processus d'exports de la matière organique sont encore mal connus et quantifiés, et font l'objet d'une intense activité de recherche scientifique [Burd *et al.*, 2016].

L'une des raisons qui rendent les évaluations de la production primaire encore incertaines et compliquent l'étude du devenir de la matière organique, provient du fait que les processus contrôlant la production et l'export de cette matière sont hautement variables dans le temps et dans l'espace [Buesseler *et al.*, 2007]. Cela devient évident quand on analyse la distribution spatio-temporelle de la biomasse phytoplanctonique. Pour ce faire, la chlorophylle-*a*, pigment présent au sein de tous les organismes photosynthétiques, est généralement et historiquement utilisée comme un estimateur de cette biomasse. Grâce aux satellites, et désormais depuis plus

Encadré 1.1 | Télédétection de la « couleur de l'océan »

Les capteurs satellitaires mesurant la couleur de l'océan utilisés pour mon travail de thèse sont les radiomètres : SeaWiFS (Sea-Viewing Wide Field-of-View Sensor, opérationnel entre 1997 et 2010) et MODIS Aqua (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer opérationnel depuis 2002). Tous les deux peuvent mesurer la luminance marine dans la gamme spectrale de la lumière visible. Le capteur SeaWiFS possédait huit bandes spectrales, de 412 nm à 865 nm. Le capteur MODIS Aqua possède 36 bandes spectrales, dont neuf sont utilisées pour des applications couleurs de l'océan, de 405 nm à 877 nm. Ces mesures sont traitées par des algorithmes dont les versions évoluent au fil des années (dernier retraitement effectué en 2015, R2014.0, oceancolor.gsfc.nasa.gov/cms/reprocessing).

A partir des mesures dans la partie supérieure de l'atmosphère, transformées ensuite en réflectances marines (après correction des effets de l'atmosphère par des algorithmes), la concentration en chlorophylle-*a* ([Chl-*a*]) peut être estimée. Pour cela, un algorithme basé sur une relation empirique entre la [Chl-*a*] in situ et le rapport des réflectances aux longueurs d'ondes situées dans le bleu et le vert est utilisé (rapport entre les mesures obtenues à ~440 nm et ~550 nm, couramment nommé le « rapport bleu/vert ») [Werdell and Bailey, 2005]. Il est aussi possible d'estimer la quantité de lumière disponible pour la photosynthèse à la surface des océans (*Photosynthetically Available Radiation*, quantité de lumière entre 400-700 nm, exprimée en mol de photon m⁻² j⁻¹). Pour cela, l'algorithme utilisé [Frouin et al., 2012] nécessite l'ensemble des mesures réalisées dans la gamme du visible.

Les produits satellitaires sont disponibles à des niveaux de traitement différents. Ceux utilisés dans le cadre de ma thèse sont ceux dits de niveau 3 : données interpolées sur une grille régulière et de la meilleure qualité possible (comme estimé par le contrôle de qualité automatique effectué par les agences spatiales).

de 20 ans, la concentration en chlorophylle-*a* ([Chl-*a*]) dans les couches de surfaces de l'océan peut être évaluée à partir de l'espace (Figure 1.1 et Encadré 1.1). Les observations montrent qu'en moyenne sur une année, les régions tropicales et subtropicales (entre 40°N et 40°S) présentent des biomasses phytoplanctoniques moins importantes que les régions situées aux plus hautes latitudes [McClain, 2009]. De plus, les régions tropicales et subtropicales se caractérisent par une faible variabilité saisonnière de la biomasse phytoplanctonique. Alors que les régions tempérées et subpolaires présentent des accumulations de biomasses phytoplanctoniques importantes lors de certaines saisons (événements appelés *blooms* ou efflorescences phytoplanctoniques) [Longhurst, 2010].

Les variations dans la distribution spatiale et saisonnière de la biomasse phytoplanctonique, en impactant la production primaire océanique [Field et al., 1998] et, par conséquent, l'efficacité de la pompe biologique, influencent profondément le bilan en carbone planétaire [Takahashi et al., 2002; Bennington and McKinley, 2009]. Ces variabilités spatiales et saisonnières existent car les processus affectant la croissance du phytoplancton (e.g. le rayonnement solaire, la quantité de nutriments ou encore le broutage par le zooplancton) varient eux aussi en fonction des régions et des saisons [Yentsch and Garside, 1986]. Par exemple, le réchauffement estival ou le refroidissement hivernal de la colonne d'eau modifient les propriétés physiques et biogéochimiques des couches océaniques dans lesquelles évolue le phytoplancton (décrit plus précisément dans la section 1.2 de ce chapitre). Par ailleurs, certains phénomènes climatiques à l'échelle planétaire (e.g. l'Oscillation

Encadré 1.2 | La couche de mélange

La couche de mélange est la couche de surface de l'océan où des processus de turbulence ont récemment mélangé et homogénéisé les propriétés chimiques et biologiques de l'océan (e.g. [Brainerd and Gregg, 1995]). La profondeur de la couche de mélange (MLD, *Mixed Layer Depth*) est principalement contrôlée par les processus atmosphériques à l'interface océan-atmosphère : le vent, les échanges (ou flux) de chaleur, l'évaporation et la pluie. Le vent exerce sur la surface de l'océan une force de frottement (contrainte tangentielle) appelée tension de vent, provoquant un mélange turbulent [Gill, 1982]. La pénétration de ce mélange dépendra de la stabilité de la colonne d'eau, définie ici comme le gradient de densité entre les eaux de surface et celles sous-jacentes, ainsi que de l'énergie apportée par le vent. La stabilité des eaux de surface peut être modifiée principalement à cause du flux de flottabilité à l'interface air-mer, regroupant : les flux de chaleur, l'évaporation et les précipitations [Gill, 1982]. Un flux de flottabilité négatif conduit à une augmentation de la densité de la couche de surface de l'océan et à une diminution du gradient de densité avec les eaux sous-jacentes. Une fois l'eau de surface devenue aussi dense que les eaux sous-jacentes, des mouvements verticaux pourront se produire et induire un mélange vertical. En absence de vent, et lorsque le flux de flottabilité est positif, la stabilité de la colonne d'eau augmente (elle se stratifie) [Gill, 1982].

D'un point de vue pratique, il est possible de déterminer la MLD à partir d'un profil de densité en cherchant la profondeur à partir de laquelle la densité n'est plus homogène. L'une des méthodes consiste à calculer la différence entre la densité mesurée à une profondeur de référence en surface et le reste du profil de densité. La MLD correspond alors à la première profondeur où la différence est supérieure à une valeur de seuil (e.g. 0.03 kg m^{-3}) [Kara et al., 2000]. Cette valeur de seuil doit être adaptée en fonction des études et des caractéristiques de la colonne d'eau considérée. D'autres méthodes d'estimations de la MLD existent (e.g. critère sur le gradient maximum, [Thomson et Fine, 2003]). Dans ce manuscrit, toutefois, la méthode utilisant une valeur de seuil sera utilisée (comme détaillé dans le chapitre 4).

Nord-Atlantique, El Niño) peuvent s'ajouter aux variations saisonnières, et venir perturber les conditions environnementales liées aux saisons.

Caractériser et comprendre la réponse du phytoplancton aux modifications saisonnières de son environnement apparaît donc comme primordial pour mieux évaluer comment fonctionne cet élément clef pour le réseau trophique et les cycles biogéochimiques (e.g. cycle du carbone). De nombreuses questions restent effectivement ouvertes autour des facteurs impactant la saisonnalité du phytoplancton, ainsi que sur son influence dans la production primaire annuelle et la séquestration océanique du carbone via la pompe biologique [Boyd et al., 2014; Burd et al., 2016]. Des réponses pertinentes et robustes à ces questions permettront ensuite de déterminer la réponse potentielle du phytoplancton aux changements de l'océan sur le long terme, tel qu'induits par le réchauffement climatique [IPCC, 2014].

1.2. Les facteurs environnementaux influençant la saisonnalité du phytoplancton

Historiquement, c'est à partir d'observations en Atlantique Nord (i.e. Georges Bank), que Riley [1946] mis en évidence l'importance de certains facteurs environnementaux pour expliquer la variabilité saisonnière de la biomasse phytoplanctonique. Il les incorpora ensuite dans un modèle capable de reproduire le cycle saisonnier observé de la biomasse phytoplanctonique. Dans

son modèle, le taux de variation de la biomasse phytoplanctonique dépend de l'équilibre entre les processus de gains et de pertes de biomasses phytoplanctoniques (i.e. croissance du phytoplancton vs respiration du phytoplancton et broutage par le zooplancton). *Riley* [1946] avait déjà identifié six principales variables environnementales influençant cet équilibre : la quantité de lumière, la transparence de l'eau, la température, la concentration en nutriments, la quantité de zooplancton et la profondeur de la couche de mélange (MLD, *Mixed Layer Depth*, Encadré 2.1). Même si le formalisme théorique a beaucoup évolué depuis *Riley* [1946], force est de constater que son modèle avait déjà déterminé les facteurs environnementaux les plus critiques pour la variabilité saisonnière du phytoplancton.

Quelques années plus tard, *Sverdrup* [1953] proposa un cadre théorique légèrement modifié par rapport à celui de *Riley* [1946] pour expliquer spécifiquement l'influence de la MLD et de la disponibilité en lumière sur le développement phytoplanctonique au moment du bloom printanier dans l'Atlantique Nord (i.e. Mer de Norvège). Dans le modèle de *Sverdrup* [1953], la production primaire était supposée non limitée par la concentration en nutriments, et considérée proportionnelle à la quantité de lumière. Cette dernière décroît de manière exponentielle avec la profondeur, alors que les pertes de biomasses phytoplanctoniques (i.e. respiration phytoplanctonique, broutage par le zooplancton et sédimentation) sont supposées homogènes (Figure 1.2).

Sverdrup [1953] proposa alors l'existence d'une profondeur critique (Z_{cr}) à partir de laquelle l'intégrale de la production phytoplanctonique est équivalente à l'intégrale des pertes de biomasses (Figure 1.2). Ainsi, la MLD doit être inférieure à Z_{cr} pour permettre une accumulation de biomasse phytoplanctonique. En hiver, cette condition n'est pas respectée (i.e. $MLD \gg Z_{cr}$), car, d'une part, la durée du jour est réduite et provoque une disponibilité en énergie lumineuse amoindrie (Z_{cr} faible), et, d'autre part, les conditions météorologiques induisent un mélange vertical important (MLD profonde). Au printemps, la durée du jour augmente et l'océan gagne en chaleur, provoquant une augmentation de la quantité de lumière (Z_{cr} augmente) et une stabilisation de la colonne d'eau (MLD diminue). *Sverdrup* [1953] observa qu'à partir du moment où la MLD devient inférieure à Z_{cr} , le nombre d'organismes phytoplanctoniques augmente en surface. Son

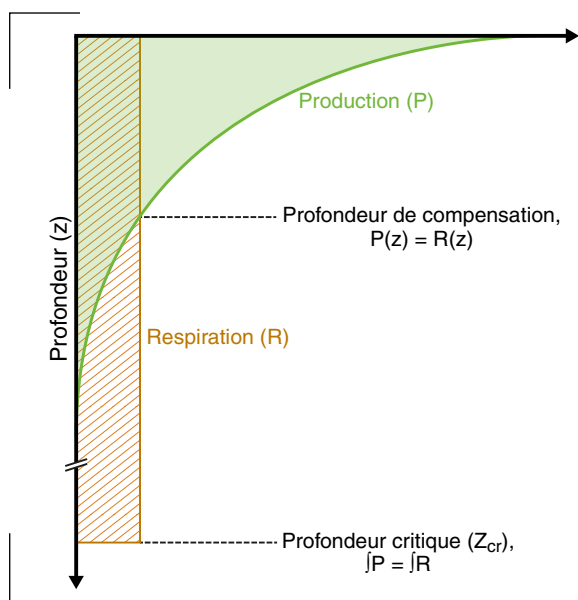


Figure 1.2 | Représentation schématique du modèle de *Sverdrup*. A la profondeur de compensation, l'intensité lumineuse est telle que la production photosynthétique est équivalente à la respiration. Au-dessus de cette profondeur il y a un gain net ($P > R$), et en-dessous une perte nette ($P < R$). A la profondeur critique, Z_{cr} , la production photosynthétique et la respiration intégrées entre la surface et Z_{cr} sont équivalentes.

modèle reproduisait donc ses observations et lui permit de valider ses hypothèses. Depuis que *Sverdrup* [1953] a énoncé son modèle, celui-ci n'a cessé d'être utilisé comme cadre de travail pour guider de nouvelles réflexions, conduisant à étendre notre connaissance sur les facteurs contrôlant le développement phytoplanctonique [*Fischer et al.*, 2014; *Sathyendranath et al.*, 2015].

Une première réflexion autour de la théorie de *Sverdrup* [1953] dérive du constat que le phytoplancton n'est pas forcément mélangé uniformément dans la couche de mélange. Un arrêt de la turbulence (du mélange actif) à l'intérieur de cette couche de mélange peut provoquer l'apparition de micro-couches à la stabilité augmentée qui vont permettre au phytoplancton de croître [*Huisman et al.*, 1999; *Taylor and Ferrari*, 2011; *Brody and Lozier*, 2014; *Franks*, 2014]. Des structures à sub-mésoéchelle peuvent aussi permettre au phytoplancton de se maintenir dans les couches éclairées [*Lévy et al.*, 1999; *Mahadevan et al.*, 2012].

Par ailleurs, des observations réalisées pendant l'hiver, au moment où la MLD atteint son maximum annuel, ont montré qu'une augmentation de la quantité de biomasse phytoplanctonique intégrée le long de la colonne d'eau était possible [*Backhaus et al.*, 2003; *Boss and Behrenfeld*, 2010]. Pour expliquer cela, *Backhaus et al.* [2003] supposent que les mouvements convectifs (mouvements verticaux) à l'intérieur de la couche de mélange permettent une revisite régulière des cellules phytoplanctoniques en surface dans la zone éclairée.

L'approfondissement de la MLD pendant l'hiver provoque aussi une dilution du plancton dans un plus grand volume, pouvant induire une diminution de la probabilité de rencontre entre les organismes phytoplanctoniques et zooplanctoniques. La pression de broutage par le zooplancton est alors réduite, induisant une diminution des pertes plus importante que la croissance, et générant une accumulation de la biomasse phytoplanctonique [*Behrenfeld*, 2010; *Behrenfeld and Boss*, 2014].

Finalement, il est aussi possible d'observer une colonne d'eau stable et éclairée (i.e. $MLD < Z_{cr}$) mais où la production primaire est limitée par la disponibilité en nutriments. Or, l'un des principaux mécanismes permettant un apport de nutriments en surface est l'approfondissement de la MLD en hiver, qui introduit dans les couches de surface éclairées les nutriments contenus au niveau des couches profondes [*Williams and Follows*, 2003; *Mann and Lazier*, 2006]. Ainsi, l'approfondissement de la MLD pendant l'hiver peut initier une accumulation de biomasse phytoplanctonique en surface, par entraînement de nutriments dans lesdites couches [*Cullen et al.*, 2002].

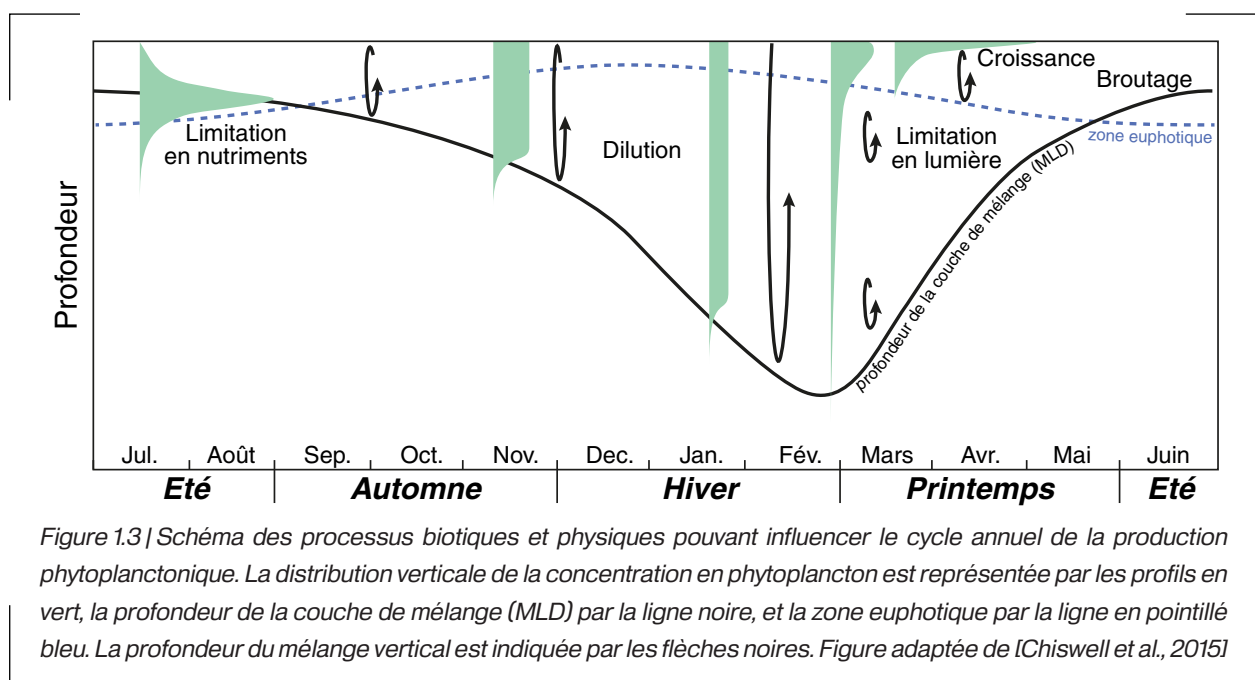
La disponibilité des nutriments, mais aussi la quantité de lumière, sont donc des facteurs abiotiques critiques pour le développement du phytoplancton et déterminent notamment la distribution verticale de sa biomasse dans l'océan. Dans la plupart des cas, les couches de surfaces sont appauvries en nutriments [*Williams and Follows*, 2003]. Si l'approfondissement de la MLD n'est pas suffisant pour augmenter la disponibilité des nutriments en surface (n'atteint pas les stocks profonds de nutriments), le phytoplancton va alors se développer en profondeur et former un maximum profond de chlorophylle-*a* (DCM, *Deep Chlorophyll Maximum*, e.g. [*Steele and*

Yentsch, 1960; Cullen, 1982; Falkowski and LaRoche, 1991; Klausmeier and Litchman, 2001; Fennel and Boss, 2003; Clegg et al., 2012; Mignot et al., 2014; Lavigne et al., 2015a]). Le DCM est une des caractéristiques les plus répandues de la distribution verticale du phytoplancton. Il est observé en permanence dans les gyres subtropicaux et de façon plus épisodique aux latitudes tempérées (DCM observé uniquement en été, e.g. [Cullen, 2015; Sauzède et al., 2015]).

La position verticale du DCM dans la colonne d'eau est déterminée par un équilibre entre la disponibilité en lumière et en nutriments [Steele and Yentsch, 1960; Cullen, 1982, 2015; Klausmeier and Litchman, 2001]. Pour cela, il se peut que le phytoplancton soit obligé d'augmenter sa quantité intracellulaire en chlorophylle-*a* pour pouvoir continuer à capter suffisamment de lumière en profondeur (photo-acclimatation) [Fennel and Boss, 2003; Cullen, 2015]. Par ailleurs, certains organismes phytoplanctoniques disposent, en plus de la chlorophylle-*a*, d'autres pigments photosynthétiques pour augmenter l'absorption de l'énergie lumineuse [Falkowski and LaRoche, 1991; Cullen, 2015].

1.3. Variabilité spatiale et temporelle des facteurs environnementaux impactant la saisonnalité du phytoplancton

L'ensemble des théories et facteurs environnementaux présentés précédemment peuvent être regroupés pour expliquer les variations saisonnières de la biomasse phytoplanctonique (e.g. [Lindemann and John, 2014; Chiswell et al., 2015], Figure 1.3). Cela traduit l'évidence qu'au cours des saisons, le développement phytoplanctonique dépend de plusieurs facteurs environnementaux, pouvant intervenir à des moments spécifiques de l'année. Les forçages environnementaux et leurs intensités n'étant pas équivalents en fonction des régions océaniques [Yentsch and Garside, 1986], la saisonnalité de la production phytoplanctonique présente une variabilité spatiale importante (décrite dans la section 1.1 de ce chapitre).



L'influence de cette variabilité spatio-temporelle importante des facteurs environnementaux sur le développement phytoplanctonique est encore aujourd'hui abondamment discutée. Comme le démontre le grand nombre d'études réalisées à l'échelle globale (e.g. [Obata *et al.*, 1996; Wilson and Coles, 2005]) ou de bassins : Atlantique Nord (e.g. [Follows and Dutkiewicz, 2001; Siegel *et al.*, 2002; Henson *et al.*, 2009]), Atlantique Subtropical (e.g. [Dave *et al.*, 2015]), Antarctique (e.g. [Sallée *et al.*, 2015]), Pacifique Nord-Ouest (e.g. [Shiozaki *et al.*, 2014]), Pacifique Sud-Ouest (e.g. [Chiswell, 2011]) ou encore en Méditerranée ([Lavigne *et al.*, 2013]).

Longhurst [2010] résuma cette variabilité spatiale en divisant l'océan ouvert en trois grandes unités géographiques et biogéochimiques appelées biomes. Un biome polaire aux hautes latitudes, dans lequel le pic de production phytoplanctonique a lieu l'été, quand la quantité de lumière augmente. Un biome de vent d'ouest aux latitudes tempérées, dont la production phytoplanctonique suit le modèle de Sverdrup [1953] (avec toutes les nuances présentées précédemment dans la section 1.2). Enfin, un biome de vent d'est, aux latitudes subtropicales et tropicales, où le développement phytoplanctonique est fortement limité par la disponibilité en nutriments. Dans la classification de Longhurst [2010], ce qui est implicite est que la saisonnalité du phytoplancton (et des forçages l'influençant) génère des différences géographiques. Je reviendrai sur cela dans la section 2.2 de ce chapitre.

1.4. Structuration des communautés phytoplanctoniques

Au-delà de la biomasse totale de phytoplancton contenue dans un volume d'eau, l'assemblage des espèces phytoplanctoniques associées à cette biomasse est tout aussi important. Toutes les espèces phytoplanctoniques n'ont pas les mêmes caractéristiques, ou la même « fonction » dans l'écosystème. Selon l'espèce considérée, la transformation et la production de matière dans le milieu peuvent être très différentes, et impacter diversement les cycles biogéochimiques [Falkowski *et al.*, 2003]. Cependant, d'un point de vue écologique mais aussi biogéochimique, plusieurs espèces phytoplanctoniques, pourtant différentes, peuvent partager des caractéristiques ou des fonctions communes, permettant de les rassembler au sein d'un groupe fonctionnel (PFT, *Phytoplankton Functional Types*) [Hood *et al.*, 2006]. Parmi les critères existants (e.g. possibilité de regrouper les espèces en fonction d'un processus chimique qu'elles réalisent : diazotrophie, calcification, etc.), la taille des cellules phytoplanctoniques est une caractéristique morphologique efficacement utilisée pour créer des groupes fonctionnels biogéochimiques [Sathyendranath *et al.*, 2014].

En effet, la taille des cellules peut affecter leurs capacités d'utilisation de l'énergie lumineuse, ou encore l'absorption des nutriments contenus dans le milieu. Par exemple, plus une cellule est petite, plus son rapport surface-volume sera important, et cela lui permettra d'avoir un meilleur rendement dans l'absorption des nutriments [Margalef, 1978; Cullen *et al.*, 2002]. D'autre part, les relations proie-prédateur sont aussi impactées par la taille. Les plus petites cellules phytoplanctoniques (< 2 μm) sont en grande partie consommées par des protozoaires (e.g. micro-flagellés hétérotrophes), et souvent associées à une forte activité de la boucle microbienne [Legendre and Le Fèvre, 1991]. Tandis que les organismes zooplanctoniques de plus grande taille,

notamment les copépodes, auront tendance à se nourrir de cellules phytoplanctoniques de taille généralement plus élevées [Legendre and Le Fèvre, 1991].

Enfin, la quantité totale de carbone exportée vers les couches profondes de l'océan est aussi dépendante de la structuration en taille de la communauté phytoplanctonique. D'une part, car des relations existent entre la capacité d'une communauté phytoplanctonique à fixer le carbone par photosynthèse et sa structuration en taille [Bouman et al., 2005; Uitz et al., 2008; Brewin and Lavender, 2010]. D'autre part, car le devenir du carbone fixé par les cellules phytoplanctoniques est aussi dépendant de la taille de celles-ci. Plus une cellule phytoplanctonique est grande, plus son taux de sédimentation est important [Boyd and Newton, 1999]. Or, plus une cellule sédimente lentement, plus la probabilité qu'elle soit reminéralisée proche de la surface augmente. Le carbone fixé lors de la photosynthèse sera alors libéré en surface, et non exporté en profondeur [Boyd and Newton, 1999].

Afin de créer des groupes fonctionnels à partir de la taille des cellules phytoplanctoniques, des classes de tailles sont ainsi utilisées. Sieburth and Smetacek [1978] proposèrent de créer trois classes de tailles : le pico-phytoplancton (0.2 – 2 μm), le nano-phytoplancton (2 – 20 μm) et le micro-phytoplancton (>20 – 200 μm). Cette classification est celle utilisée dans mon travail de thèse pour décrire et étudier la structuration en taille de la communauté phytoplanctonique. Chaque classe de tailles regroupant des taxa aux caractéristiques écologiques et à la distribution spatiale et temporelle souvent similaires [Ward et al., 2012; Barton et al., 2013b].

Le micro-phytoplancton, représenté majoritairement par les diatomées, se retrouve principalement aux périodes et endroits où la disponibilité en nutriments est importante [Ward et al., 2012; Barton et al., 2013b]. Le micro-phytoplancton est notamment le principal vecteur des blooms phytoplanctoniques observés au printemps et en été dans les zones tempérées et subpolaires (e.g. [Henson et al., 2012; Barton et al., 2013a]). Le nano- et pico-phytoplancton sont principalement observés dans les environnements où la disponibilité en nutriments est réduite, comme par exemple au niveau des gyres subtropicaux, ou encore dans les zones tempérées au moment de la période estivale [Cabré et al., 2016]. Les cyanobactéries *Prochlorococcus* et *Synechococcus* (i.e. pico-phytoplancton) représentent une grande partie de la biomasse phytoplanctoniques dans ces environnements appauvris en nutriments [Demarcq et al., 2012]. Grâce à leur taille réduite, les cyanobactéries ont une efficacité d'absorption des nutriments importante [Ward et al., 2012; Barton et al., 2013b]. De plus, les cyanobactéries possèdent des contenus pigmentaires très variés et polyvalents qui leur permettent de se développer dans les couches de surfaces fortement éclairées, ou, au contraire, en profondeur, là où les nutriments sont disponibles mais où la quantité de lumière est très faible (e.g. [Ras et al., 2008]).

Il est bien reconnu que mieux caractériser l'impact des facteurs environnementaux dans la saisonnalité des classes de tailles permettrait d'améliorer leur représentation dans les modèles biogéochimiques actuels [Le Quéré et al., 2005]. L'une des raisons pouvant expliquer ce manque de connaissances provient de la difficulté d'avoir des observations pertinentes, mais aussi dans la manière dont celles-ci sont analysées (j'aborderai plus précisément ce point dans la section 2.3 de

ce chapitre). L'essentiel à retenir ici est l'importance d'étudier la variabilité de la structuration de la communauté phytoplanctonique, compte tenu du rôle écologique et biogéochimique de chacun des groupes phytoplanctoniques.

1.5. Impacts probables du changement climatique

A cause du changement climatique, des modifications dans les propriétés de l'océan sont prédites et vont certainement impacter la production primaire [IPCC, 2014]. Les modèles globaux couplés climat-océan-atmosphère sont désormais consensuels dans la prévision d'un réchauffement de la surface des océans, qui induira une intensification de la stratification de la colonne d'eau (Figure 1.4). Aux faibles latitudes, la réduction du mélange vertical pourrait diminuer la production primaire, en affaiblissant l'apport dans les couches de surfaces des nutriments situés en profondeur et nécessaires pour la croissance du phytoplancton. Au contraire, aux hautes latitudes, une intensification de la stratification augmenterait la température et la quantité de lumière perçues par le phytoplancton, et accentuerait sa croissance [Boyd *et al.*, 2014].

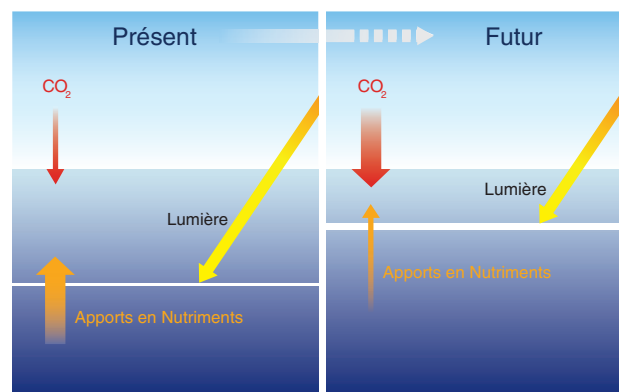


Figure 1.4 | Modifications attendues des conditions environnementales suite au changement climatique. A la surface de l'océan, la profondeur de la couche de mélange (MLD, ligne blanche continue) va diminuer, provoquant une augmentation de la quantité moyenne de lumière dans la couche de mélange. L'augmentation de la stabilité des océans (i.e. augmentation du gradient de densité, représentée par la ligne blanche épaissie) va provoquer une réduction des apports en nutriments pour les organismes photosynthétiques résident dans la couche de mélange. Figure tirée de IPCC, 2014.

En plus des effets directs sur la production primaire, l'ensemble de ces changements environnementaux pourrait provoquer des modifications dans la distribution et la saisonnalité des organismes planctoniques. Ceci est souvent regroupé sous le terme de « *shift* », qui peut être spatial, temporel mais aussi communautaire (e.g. changements dans la succession saisonnière des espèces). Pour identifier ces *shifts*, le nombre de séries temporelles sur le long terme est limité. Cependant, à partir de celles disponibles, certaines évidences incitent à la réflexion. Des observations en Atlantique Nord ont mis en évidence des changements dans l'abondance saisonnière du phytoplancton, et aussi un déplacement vers le nord des espèces tempérées et subtropicales de zooplancton et de phytoplancton [Edwards *et al.*, 2001; Beaugrand *et al.*, 2002]. Sur les deux

dernières décennies, la superficie des zones subtropicales peu productives augmente, en particulier vers les latitudes tempérées [Behrenfeld *et al.*, 2006]. La saisonnalité du plancton semble aussi avoir été modifiée, avec un développement plus précoce de certains événements biologiques (e.g. le bloom phytoplanctonique) [Drinkwater, 2006; Ji *et al.*, 2010]. Ainsi, le changement climatique semble pouvoir impacter le fonctionnement des écosystèmes océaniques et leur productivité. Une tendance à la diminution de la production phytoplanctonique au niveau tropical et subtropical a déjà été démontrée [Behrenfeld *et al.*, 2006].

Tout cela laisse penser que des changements dans la saisonnalité du phytoplancton pourront se produire dans une planète qui verra ainsi son environnement être bouleversé. Comme suggéré par Ji *et al.*, [2010], ce sont justement ces changements de saisonnalité qui pourront nous signaler l'apparition de modifications profondes des écosystèmes pélagiques. Mais, comme énoncé encore par Ji *et al.*, [2010], nos connaissances actuelles sur la distribution spatiale de la saisonnalité du phytoplancton, ainsi que sur sa variation interannuelle, sont encore insuffisantes. Il est donc critique et urgent de continuer les efforts scientifiques dans cette direction.

Notamment, la variabilité interannuelle reste un point compliqué à aborder. Or, l'étude de la variabilité interannuelle est une des démarches possibles pour appréhender le changement climatique. En effet, chaque année les conditions environnementales peuvent être différentes de la situation moyenne généralement observée (observations « climatologiques », définies ici comme étant les observations moyennées sur le long terme). En évaluant la réponse du phytoplancton (sa saisonnalité, sa distribution spatiale et/ou sa structuration communautaire) à cette variabilité interannuelle des conditions environnementales, les facteurs environnementaux les plus critiques pour son développement peuvent ainsi être déterminés. Une connaissance accrue de ces facteurs et de la réponse du phytoplancton pourrait permettre de mieux prédire l'impact du changement climatique sur la production algale océanique et, par conséquence, sur les cycles biogéochimiques [IPCC, 2014]. C'est donc sur cette variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton que s'est concentré mon travail de thèse. Il a fallu pour cela appréhender les facteurs environnementaux pilotant celle-ci, étudier l'impact jusqu'à l'échelle de la communauté phytoplanctonique, et prédire l'influence sur la production primaire. Je reviendrai sur cela plus spécifiquement à la fin de ce chapitre (section 3).

Toutefois, réaliser ce travail à l'échelle globale reste compliqué à mettre en œuvre, et l'ampleur de la démarche risquerait de rendre tout résultat trop imprécis. Le choix a donc été fait d'améliorer nos connaissances à partir d'études réalisées à des échelles spatio-temporelles réduites, mais comparables et applicables à plus grande échelle. Dans le cadre de ma thèse, j'ai abordé ces thématiques en analysant la dynamique phytoplanctonique du bassin méditerranéen. Plusieurs raisons sont à la base de ce choix, et sont détaillées ci-dessous.

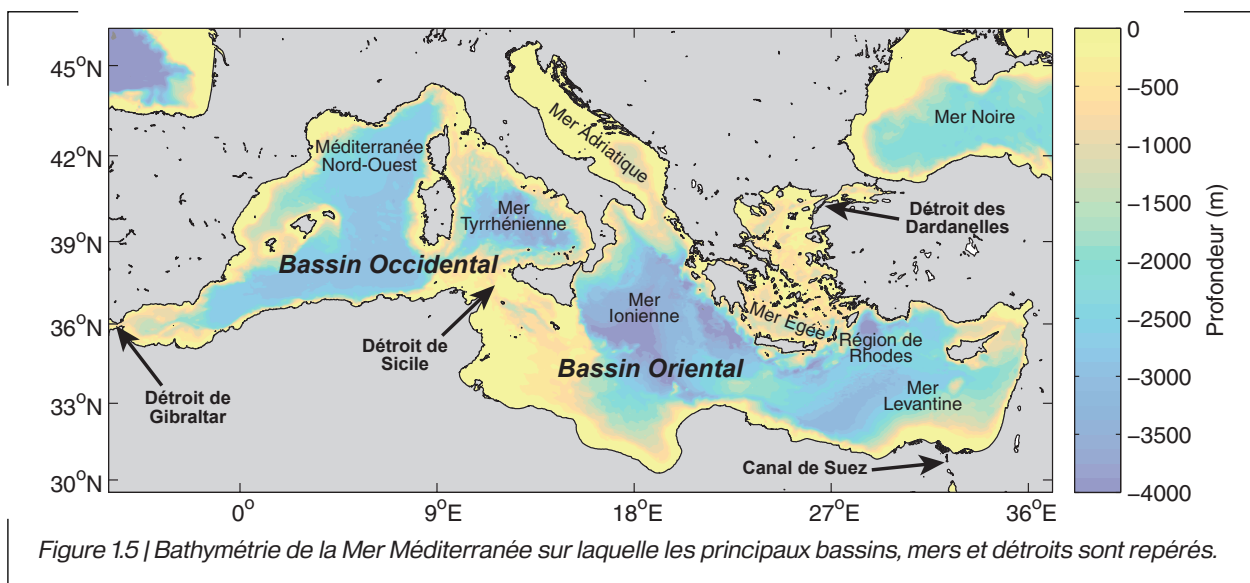
2. La Mer Méditerranée : un bassin expérimental

La Mer Méditerranée, de par sa situation géographique et sa morphologie, est un bassin océanique unique. D'une part, le bassin méditerranéen possède sa propre circulation thermohaline, forcée par des zones de formation d'eau dense dont certaines sont le siège de convections profondes, similaires à celles observées en Mer du Labrador, en Mer du Groenland ou dans la mer de Weddell [Marshall and Schott, 1999]. D'autre part, l'ensemble des conditions atmosphériques et hydrodynamiques qui lui sont associées (détaillées par la suite dans la section 2.1) génèrent des caractéristiques physiques et biogéochimiques hautement variables, et ceci à des échelles spatiales et temporelles variées. Ainsi, même si la taille de la Mer Méditerranée reste modeste, sa dynamique environnementale peut être assimilée à celle d'un océan plus vaste. Pour l'ensemble de ces raisons, le bassin méditerranéen a souvent été comparé à un modèle réduit de l'océan global [Béthoux et al., 1999], permettant d'analyser à une échelle spatio-temporelle réduite de nombreux processus se déroulant à l'échelle du système océanique global. Dans cette optique, il fait actuellement l'objet de nombreux projets de recherches basés sur l'observation in-situ (e.g. MERMEX, [The Mermex Group, 2011] ; NAOS, [Le Traon et al., 2012] ; MOOSE, www.moose-network.fr ; BOUSSOLE, [Antoine et al., 2006]). Ainsi, dans le but d'améliorer les connaissances sur l'influence des facteurs environnementaux sur la saisonnalité du phytoplancton, par le biais d'études portant sur la variabilité interannuelle, le bassin méditerranéen apparaît comme un environnement tout à fait propice. Dans la partie suivante, les principales caractéristiques de la Méditerranée sont décrites. Ensuite les questions scientifiques sur lesquelles mon travail de thèse s'est porté sont spécifiquement abordées.

2.1. Présentation générale

Situation géographique

La Mer Méditerranée, d'une superficie de 2,5 million de km² (environ 1 % de la surface de l'océan mondial) et d'une profondeur moyenne de 1500 m, est une mer semi-fermée. Elle est reliée à l'Océan Atlantique par le détroit de Gibraltar, à la Mer Noire par le détroit des Dardanelles



et à la Mer Rouge par le canal de Suez. Le bassin est lui-même divisé en deux sous-bassins, occidental et oriental, séparés par les détroits de Sicile (profondeur moyenne de 400 m) et de Messine (profondeur moyenne de 80 m) (Figure 1.5).

Située entre 30°N et 45°N, la Méditerranée est bordée au nord par l'Europe et au sud par l'Afrique. Compte tenu de cette position géographique, le bassin méditerranéen est sous l'influence de processus reliés à la fois au climat tempéré et pluvieux de l'Europe, et au climat désertique et aride du nord de l'Afrique [Giorgi and Lionello, 2008]. Cette situation géographique intermédiaire fait de la Méditerranée une région particulièrement vulnérable au changement climatique, et lui a valu d'être désignée comme un « *hot-spot* » du changement climatique [Giorgi, 2006]. De plus, la pression démographique et les effets anthropiques associés (e.g. pollution et exploitation des ressources) augmentent sur le pourtour méditerranéen [Lionello et al., 2006], risquant d'accélérer (plus qu'ailleurs) les effets des perturbations climatiques.

Circulation générale

Les zones de formation d'eau dense méditerranéennes se trouvent au nord-ouest de la Méditerranée (NWM, *North-Western Mediterranean*), au sud de la Mer Adriatique, en Mer Egée et dans la région de Rhodes [Robinson et al., 2001; Millot and Taupier-Letage, 2005]. Cependant, compte tenu de sa taille réduite, la ventilation des masses d'eaux est rapide (~70 ans) comparée à l'océan global (200-1000 ans) [The Mermex Group, 2011].

Du point de vue hydrographique, la Mer Méditerranée est considérée comme un bassin d'évaporation, car les précipitations et les apports fluviaux ne compensent pas les pertes d'eaux dues à l'évaporation [Béthoux, 1979]. Au détroit de Gibraltar, l'entrée d'eau d'origine atlantique en surface permet de compenser en partie les pertes d'eau par évaporation [Béthoux, 1979]. Cette eau provenant de l'Atlantique circule dans le bassin méditerranéen en surface (0-200 m), d'ouest en est, et globalement de manière cyclonique le long des pentes continentales des deux sous-bassins [Millot and Taupier-Letage, 2005]. Sous l'effet des conditions d'évaporation, la salinité de l'eau atlantique va augmenter le long de son parcours vers l'est (~36.2 à Gibraltar à ~38.6 en Mer Levantine), et sera alors renommée Eau Atlantique Modifiée (MAW, *Modified Atlantic Water*) [Millot and Taupier-Letage, 2005].

Au niveau des zones de formation d'eaux denses, une circulation générale à caractère cyclonique est présente. Sous l'effet de cette circulation, les eaux de surface vont être isolées des eaux adjacentes, et les eaux plus profondes, généralement plus froides et plus salées, vont remonter vers la surface. En hiver, des vents particulièrement secs et froids vont souffler au niveau des zones de formation d'eau dense et provoquer une augmentation de la densité des eaux de surface, en diminuant leur température et en augmentant leur salinité par évaporation [Marshall and Schott, 1999; Millot and Taupier-Letage, 2005].

Dans la région de Rhodes, les eaux de surface, devenues plus denses, vont plonger à un niveau intermédiaire (300-400 m) formant l'Eau Levantine Intermédiaire (LIW, *Levantine Intermediate Water*). Celle-ci va ensuite circuler vers l'ouest, passer le détroit de Sicile et se

propager dans le bassin Occidental [Millot and Taupier-Letage, 2005]. Dans les trois autres zones de formation d'eau dense (i.e. le NWM, le sud de la Mer Adriatique, en Mer Egée), et durant les hivers les plus intenses, les eaux de surface vont se mélanger aux eaux intermédiaires pour former les eaux méditerranéennes les plus denses. Elles occupent les fonds des deux sous-bassins, et sont appelées : Eau Profonde du Bassin Ouest (WMDW, *West Mediterranean Deep Water*) et Eau Profonde du Bassin Est (EMDW, *Eastern Mediterranean Deep Water*) [Millot and Taupier-Letage, 2005]. Dans le bassin Est, il a été montré que les zones de formation d'eau profonde ont permuté certaines années. Le sud de la Mer Adriatique étant la zone principale de formation d'eau profonde, celle-ci a été remplacée durant plusieurs années à la fin du XX^{ème} siècle par la Mer Egée (EMT, *Eastern Mediterranean Transient*, [Roether et al., 1996]). De plus, une variabilité interannuelle dans la circulation de surface des masses d'eau au niveau de la Mer Ionienne a été mise en évidence, et semble avoir impacté les processus de formation d'eau dense dans le bassin Est (BiOs, *Bimodal Oscillating System*, [Gačić et al., 2010]).

La MLD en Méditerranée:

Une des particularités de la Méditerranée est la variabilité spatiale existante dans les valeurs de MLD observées. D'un côté, les processus de formation d'eau dense génèrent des couches de mélange très profondes dans les régions intéressées. D'un autre côté, dans le reste du bassin, les couches de mélange restent peu profondes, caractérisées par des cycles saisonniers relativement peu variables, typiques des régions subtropicales. Cela a été montré par une climatologie mensuelle de MLD, réalisée à partir de profils hydrologiques in situ (initialement par [D'Ortenzio et al., 2005], mise à jour récemment par [Houpert et al., 2014]). Le cycle saisonnier de la MLD en Méditerranée suit les variations saisonnières des flux de chaleur, de l'évaporation et des précipitations, et des apports extérieurs d'eau douce (Figure 1.6, [D'Ortenzio and Prieur, 2012; Houpert et al., 2014]). Ce cycle est en grande partie homogène sur l'ensemble du bassin. La MLD présente des valeurs faibles pendant la période estivale (globalement inférieures à 30 m, de mai à août), et des valeurs maximales pendant l'hiver (supérieure à 50 m, de décembre à février). Entre ces deux extrêmes, il y a une période d'approfondissement à l'automne (de septembre à novembre) et de stratification au printemps (entre mars et avril).

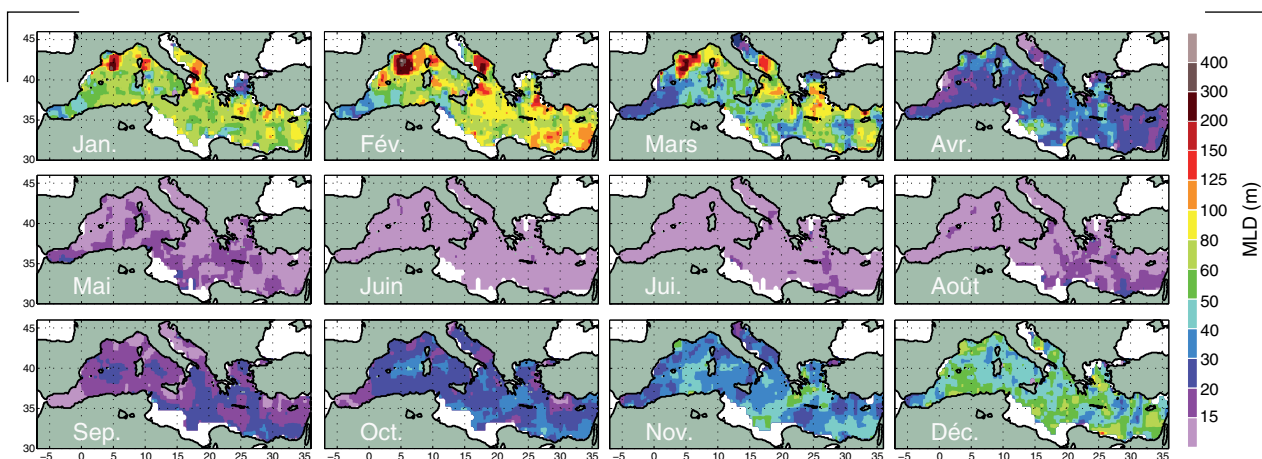


Figure 1.6 | Climatologie de la profondeur de la couche de mélange (MLD) en Méditerranée calculée à partir d'une base de données hydrographiques sur la période 1969-2012. Figure tirée de [Houpert et al., 2014].

Comme dit plus haut, cette vision générale de la saisonnalité de la MLD est à nuancer au niveau des zones de formation d'eau dense. Dans ces zones, l'approfondissement de la MLD pendant l'hiver est plus important que dans le reste du bassin méditerranéen (Figure 1.6), la colonne d'eau pouvant être entièrement homogénéisée et mélangée de la surface jusqu'au fond [MEDOC Group, 1970; Marshall and Schott, 1999]. De plus, il existe une variabilité interannuelle importante dans cet approfondissement hivernal de la MLD. Par exemple, au niveau du Golfe du Lion, il a été montré que les forçages atmosphériques et hydrologiques sont variables d'une année à l'autre et conditionnent la période, l'étendue et la quantité d'eau profonde formée [Mertens and Schott, 1998; L'Hévéder et al., 2013; Houpert et al., 2016; Somot et al., 2016].

Les macronutriments

Comme dans l'océan global, il est généralement reconnu qu'en Méditerranée la circulation générale du bassin détermine la distribution à large échelle des macronutriments nécessaires pour la croissance algale. La Mer Méditerranée présente de faibles concentrations en surface pour les principaux éléments nutritifs nécessaires au phytoplancton : nitrate (NO_3^-), phosphate (PO_4^{3-}) et silicate ($\text{Si}(\text{OH})_4$). Les concentrations en surface (< 200 m) de nitrate, phosphate et silicate excèdent rarement 0,5, 0,05 et 1,5 μM [Ribera d'Alcalà et al., 2003]. Un gradient longitudinal existe, avec une diminution des concentrations entre les bassins Ouest et Est, surtout pour le nitrate et le phosphate [Crise et al., 1999]. Les concentrations moyennes dans les couches profondes du bassin Ouest sont de l'ordre de 8 à 10 μM pour le nitrate, et de 0,35 à 0,45 μM pour le phosphate ; alors que, dans le bassin Est elles sont de l'ordre 4 à 6 μM pour le nitrate, et de 0,14 à 0,2 μM pour le phosphate [Manca et al., 2004; Pujo-Pay et al., 2011].

Comme dit plus haut, la différence est-ouest serait due à la circulation générale du bassin, où l'eau atlantique en surface, déjà peu chargée en nutriments à son entrée à Gibraltar, s'appauvrit en nutriments lors de son trajet vers l'est à cause de la consommation biologique en surface. Ainsi, cette eau, une fois arrivée dans le bassin Est, a perdu une grande partie de son contenu en matières inorganiques [Crise et al., 1999; Béthoux et al., 2002]. L'épaisseur de la couche de surface appauvrie en nutriments n'est pas la même entre les deux sous-bassins. Les profondeurs de la nitracline et de la phosphacline (profondeurs à partir desquelles les concentrations en nitrate et phosphate augmentent fortement) sont moins importantes dans le bassin Ouest (nitracline et phosphacline à 40 et 60 m respectivement) que dans le bassin Est (nitracline et phosphacline à 80 m et > 100 m respectivement) [Pujo-Pay et al., 2011]. L'écart entre ces deux interfaces augmente aussi avec la longitude (< 30 m dans le bassin Ouest et pouvant être > 50 m dans le bassin Est, [Pujo-Pay et al., 2011]).

Une autre caractéristique spécifique de la chimie méditerranéenne est le rapport molaire entre nitrate et phosphate (N/P). Dans les couches profondes, le rapport N/P se situe généralement entre 22 et 30 [Béthoux et al., 2002; Pujo-Pay et al., 2011]. Ces valeurs sont supérieures à celles de l'océan global, qui sont assez constantes et égales à 16 (rapport de Redfield N/P = 16, [Redfield, 1934]). Un déficit de phosphate à l'échelle du bassin méditerranéen est généralement évoqué pour expliquer cette anomalie, et serait dû à la contribution importante d'apports externes (i.e.

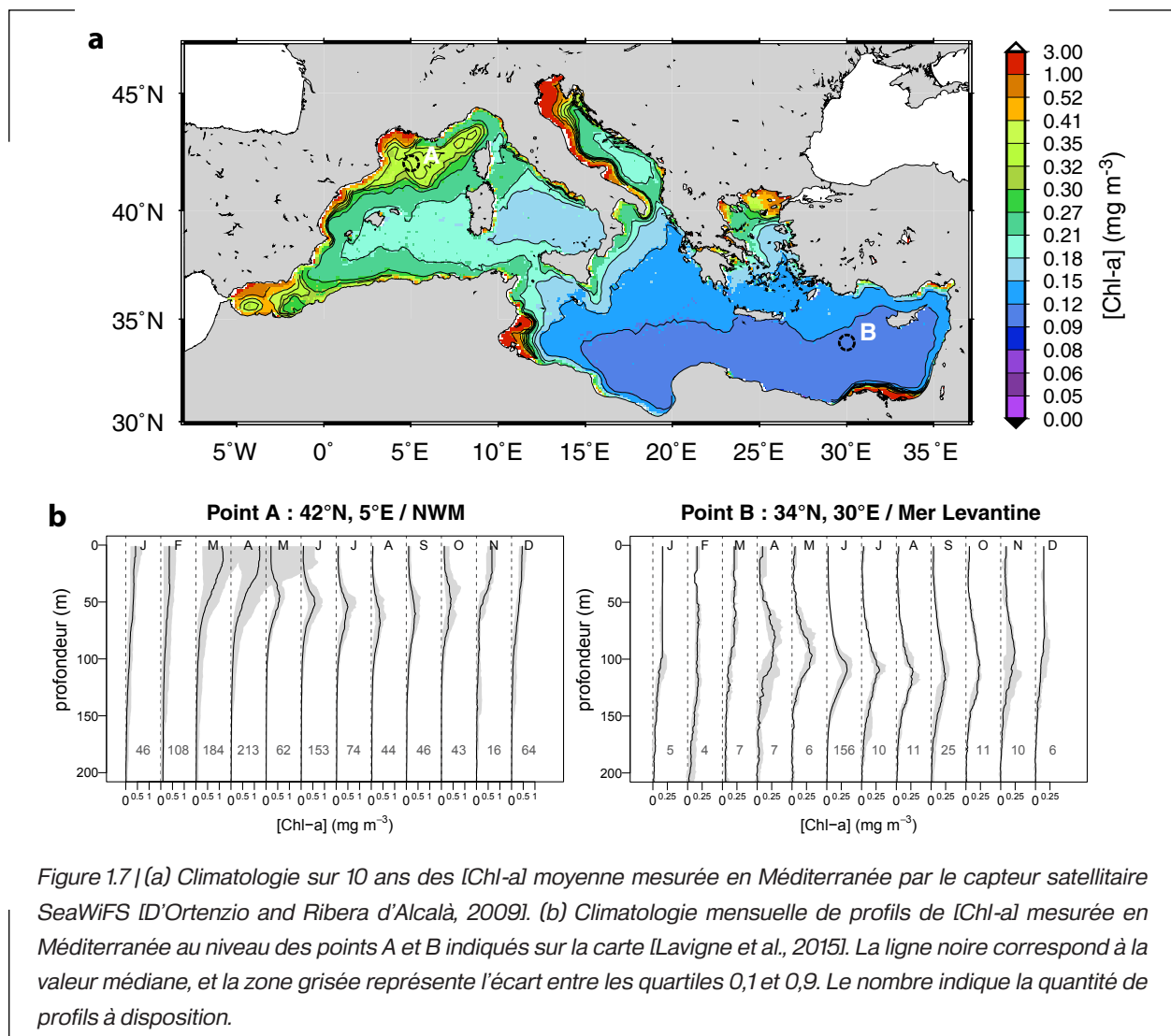
atmosphériques et fluviaux) qui présentent des concentrations très faibles en phosphate [*The Mermex Group*, 2011].

En effet, le bilan en matières inorganiques du bassin n'est pas entièrement contrôlé par la circulation générale. Des masses d'air d'origines européenne et anthropique, contenant des aérosols, influencent les cycles biogéochimiques des nutriments en Méditerranée [*Mihalopoulos et al.*, 1997]. Des événements naturels d'apports atmosphériques de nutriments ont aussi lieu, provenant essentiellement du désert du Sahara [*Guieu et al.*, 2005]. Ces flux atmosphériques annuels moyens de nutriments sont estimés de 18,1 à 47,7 mmol m⁻² an⁻¹ pour le nitrate et de 243 à 608 μmol m⁻² an⁻¹ pour le phosphate [*Markaki et al.*, 2010]. Les apports fluviaux sont, par ailleurs, une autre source importante de nutriments, essentiellement pour les zones côtières. Pour donner un ordre de grandeur, les apports fluviaux en nitrate et phosphate pendant l'année 2000 étaient estimés de l'ordre de 7,7 10¹⁰ et 0,07 10¹⁰ mol an⁻¹, respectivement [*Ludwig et al.*, 2009].

Le phytoplancton :

L'utilisation des images satellites et d'une base de donnée climatologique de profils de [Chl-a] ont permis de mettre en évidence que le gradient ouest-est en nutriments correspond aussi à un gradient ouest-est dans la distribution des biomasses phytoplanctoniques [*Morel and André*, 1991; *Antoine et al.*, 1995; *Bosc et al.*, 2004; *D'Ortenzio and Ribera d'Alcalà*, 2009; *Lavigne et al.*, 2013, 2015b]. L'explication d'un tel gradient provient logiquement de la distribution contrastée en nutriments entre les deux bassins, qui génère une disponibilité en ressources nutritives hétérogène pour le phytoplancton. Comme dit plus haut, les profondeurs de la nitracline et de la phosphacline, ainsi que les quantités en nutriments en profondeur, sont différents entre les deux bassins. A profondeur équivalente de MLD, l'apport de nutriments en hiver dans les couches de surface sera donc plus important dans le bassin Ouest que dans le bassin Est [*Crise et al.*, 1999].

Une autre caractéristique de la distribution spatio-temporelle du phytoplancton en Méditerranée est la présence ubiquitaire d'un DCM. Durant l'été, quand la colonne d'eau est stratifiée (voir la climatologie mensuelle de MLD, Figure 1.6), la distribution verticale de la [Chl-a] est marquée par l'existence d'un DCM (Figure 1.7). La profondeur moyenne du DCM augmente entre le bassin Ouest (40-80 m) et le bassin Est (de 80 m à >100 m) [*Moutin and Raimbault*, 2002; *Pujo-Pay et al.*, 2011; *Lavigne et al.*, 2015b]. De plus, la quantité de [Chl-a] au niveau du maximum profond est plus faible dans le bassin Est que dans le bassin Ouest (Figure 1.7, [*Lavigne et al.*, 2015]). Des observations récentes démontrent que la profondeur du DCM en Méditerranée serait reliée à une quantité de lumière relativement constante, par exemple : 1,03 ± 0,86 mol photon m⁻² j⁻¹ pour le bassin Nord-Ouest, et 0,16 ± 0,16 photon m⁻² j⁻¹ pour le bassin Levantin [*Mignot et al.*, 2014; *Lavigne et al.*, 2015b]. La différence dans la quantité de lumière au niveau du DCM entre les deux bassins, couplée à une diminution de la quantité de nutriments en allant vers l'est, a été évoquée pour expliquer la différence dans les concentrations [Chl-a] au niveau du DCM [*Lavigne et al.*, 2015].



Cependant, une différence dans les organismes phytoplanctoniques associés à ce DCM peut aussi être avancée comme une explication potentielle [Siokou-Frangou et al., 2010]. La distribution des groupes phytoplanctoniques en Méditerranée reflète des régimes trophiques proches des conditions subtropicales. La proportion du pico-phytoplancton par rapport à la biomasse phytoplanctonique totale excède souvent 50 %. Le pico-phytoplancton est dominant dans les deux bassins à la fois dans les couches de surface et au niveau du DCM [Magazzù and Decembrini, 1995; Ignatiades et al., 2002; Marty et al., 2002; Siokou-Frangou et al., 2010]. Plus précisément, ce sont les cyanobactéries, *Synechococcus* et *Prochlorococcus*, qui composent en majorité cette communauté pico-phytoplanctonique [Marty and Chiavérini, 2002; Siokou-Frangou et al., 2010]. Le reste de la communauté pico-phytoplanctonique est composé d'organismes pico-eucaryotes [Siokou-Frangou et al., 2010]. Les classes de tailles plus importantes (le micro- et le nano-phytoplancton) sont beaucoup moins fréquentes en Méditerranée, et elles vont être dominantes seulement dans les zones ayant une activité hydrodynamique importante et à certains moments spécifiques de l'année. Les diatomées (appartenant au micro-phytoplancton) sont notamment observées durant les blooms printaniers qui suivent les formations d'eau dense ou dans les zones côtières [Marty et al., 2002; Siokou-Frangou et al., 2010]. En période de bloom, le pic de diatomées est souvent suivi par un pic de coccolithophoridés (appartenant au nano-phytoplancton), puis de

dinoflagellés (appartenant au micro-phytoplancton), notamment quand la quantité de nutriments s'amointrit grandement en surface [Marty *et al.*, 2002].

2.2. La saisonnalité du phytoplancton dans les eaux de surface en Méditerranée

La vision générale de la variabilité spatio-temporelle du phytoplancton en Méditerranée (décrite succinctement dans le paragraphe précédent) a été récemment évaluée à partir d'images satellitaires de la couleur de l'eau. D'Ortenzio and Ribera d'Alcalà [2009] (DR09 dans la suite du manuscrit) ont notamment décrit la variabilité spatiale de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée grâce à une climatologie hebdomadaire de [Chl-a] en Méditerranée (i.e. cartes de [Chl-a] moyenne pour chaque semaine de l'année) obtenue à partir de 10 années de mesures réalisées par le capteur satellitaire SeaWiFS (voir encadré 1.1). Une grande partie du bassin méditerranéen se caractérise par une augmentation de la [Chl-a] dans les couches de surface pendant la période hivernale (de décembre à février). DR09 ont comparé cette dynamique à celle des régimes trophiques subtropicaux (régime trophique « *No Bloom* », Figure 1.8). Un régime tempéré, caractérisé par un bloom printanier du phytoplancton (entre février et avril) dans les couches de surface, est aussi observé dans le NWM (régime trophique « *Bloom* », Figure 1.8).

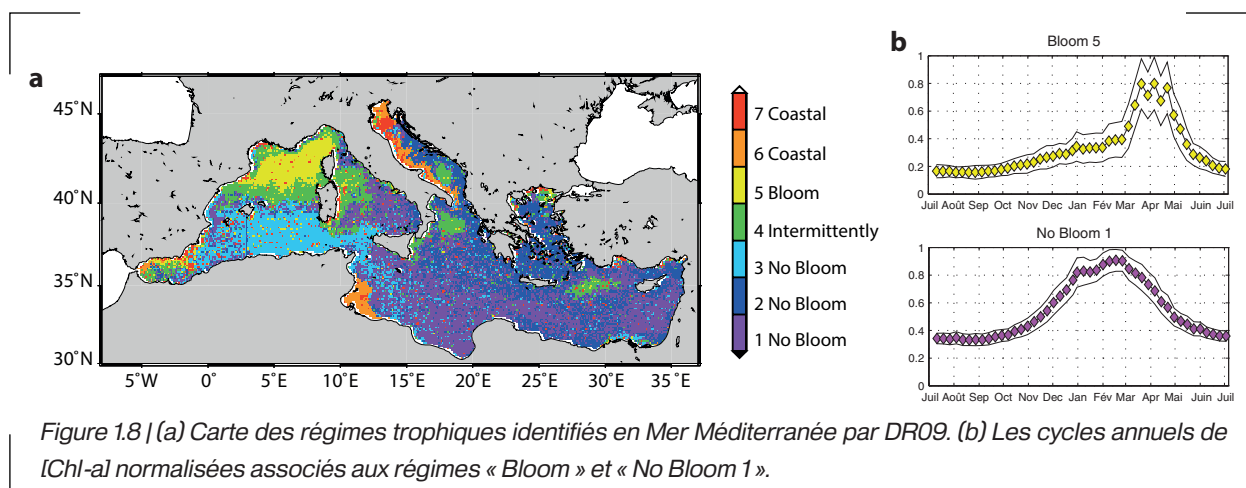


Figure 1.8 | (a) Carte des régimes trophiques identifiés en Mer Méditerranée par DR09. (b) Les cycles annuels de [Chl-a] normalisés associés aux régimes « *Bloom* » et « *No Bloom 1* ».

Ainsi, la position transitoire du bassin méditerranéen entre les latitudes tropicales et tempérées semble créer une variabilité spatiale dans la saisonnalité du phytoplancton observée par satellite. Dans une gamme de latitudes très faibles (15 degrés, environ 1600 km), le bassin méditerranéen présente en effet une diversité des cycles saisonniers du phytoplancton typiquement observés dans des régions subtropicales et tempérées de l'océan global [Longhurst, 2010; D'Ortenzio *et al.*, 2012].

D'autant que, comme décrit dans la section 2.1 de ce chapitre, les forçages environnementaux démontrent une variabilité spatiale et interannuelle importante dans certaines régions de la Méditerranée. L'influence de cette variabilité sur le développement phytoplanctonique a souvent été démontrée à l'échelle de certaines régions méditerranéennes. Par exemple, la relation entre

l'accumulation de la biomasse phytoplanctonique et les forçages hydrodynamiques a été démontrée dans le NWM et en Mer Adriatique [Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Estrada and Vaqué, 2014]. D'autre part, l'influence de l'EMT et du BiOs sur le développement phytoplanctonique a aussi été prouvée [Civitaresse *et al.*, 2010]. A une autre échelle spatio-temporelle, l'influence des structures hydrologiques à mésoéchelle en Mer d'Alboran a aussi été démontrée (e.g. [Videau *et al.*, 1994; Oguz *et al.*, 2014]).

En tenant compte des conclusions de toutes ces études (comme résumé par [Siokou-Frangou *et al.*, 2010] ou [Estrada and Vaqué, 2014]), cela suggère que la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée serait impactée par une variabilité interannuelle (variabilité dans la distribution spatiale des cycles saisonniers, et dans la forme de ces derniers). De plus, les forçages hydrodynamiques et atmosphériques en seraient les principaux responsables. Cependant, jusqu'à présent, aucune étude à partir d'observations et à l'échelle du bassin méditerranéen n'a encore été réalisée. La variabilité interannuelle en Méditerranée des cycles saisonniers du phytoplancton, a été la principale motivation à la réalisation de l'étude présentée dans le chapitre 2.

2.3. Rôle des facteurs environnementaux impactant la dynamique saisonnière du phytoplancton

Comme décrit plus haut et, plus généralement, comme dans l'océan global, les cycles saisonniers du phytoplancton sont fortement influencés par la variation saisonnière de la MLD (e.g. [Longhurst, 2010]). A l'échelle du bassin méditerranéen, Lavigne *et al.*, [2013] ont confirmé que les régions présentant les plus fortes MLD correspondent aux zones où les [Chl-a] de surface sont les plus élevées. En grande partie, cela traduit l'opposition entre les régimes subtropicaux à l'est, et le régime tempéré du NWM. Cependant, il n'existe pas un réel continuum est-ouest entre les valeurs maximales de MLD et de [Chl-a], comme le montre la distribution non linéaire des points dans la Figure 1.9 [Lavigne *et al.*, 2013].

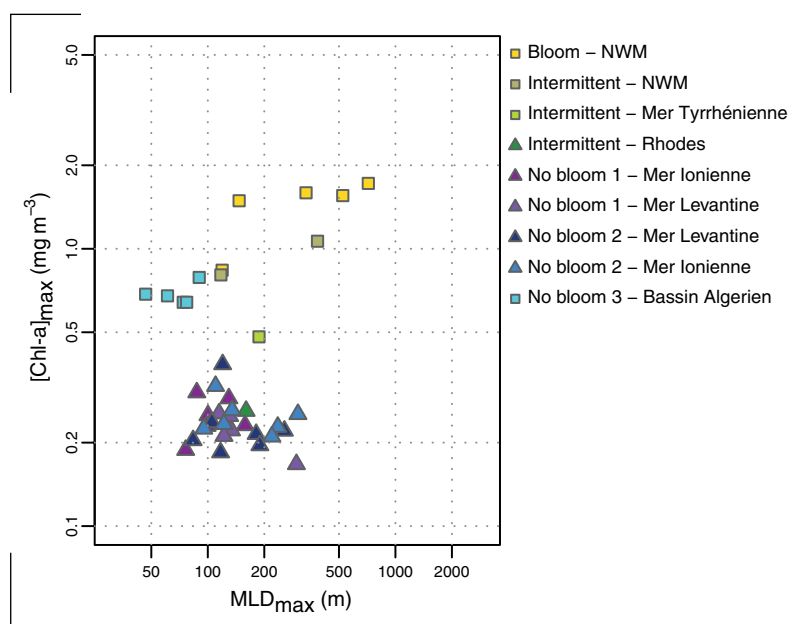


Figure 1.9 | Relation entre les maximums annuels de MLD et de [Chl-a] à l'échelle du bassin Méditerranéen (évaluée par régimes trophiques) entre 1998 et 2010. La [Chl-a] est mesurée par satellites (i.e. SeaWiFS et MODIS Aqua) et est couplée à une base de donnée de MLD calculée à partir de profils in situ de température et de salinité. Les couleurs correspondent à celles des régimes trophiques identifiés en Méditerranée par DR09 (voir Figure 1.8). Figure tirée de [Lavigne *et al.*, 2013].

Dans le bassin Est, là où les cycles subtropicaux ont été observés par DR09, l'augmentation de la [Chl-*a*] de surface en hiver a lieu peu de temps après l'approfondissement de la MLD (5 jours en moyenne [Lavigne *et al.*, 2013]). Cela traduit une dynamique de croissance phytoplanctonique par entraînement de nutriments dans la couche de mélange [Cullen *et al.*, 2002]. Cependant, l'apport de nutriments en surface est faible, car la MLD n'atteint que très rarement le stock profond en hiver [Pasqueron de Fommervault *et al.*, 2015a], comme confirmé aussi par Lavigne *et al.*, [2013], qui rapportent une limitation de la croissance du phytoplancton par les nutriments quasi permanente durant l'année dans ces régions. Il est donc considéré que la production primaire est en grande partie basée sur des nutriments régénérés, avec une boucle microbienne très active [Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Estrada and Vaqué, 2014].

Par ailleurs, durant la période hivernale, le raccourcissement de la durée du jour engendre une diminution de la quantité de lumière arrivant à la surface. Associée à un approfondissement de la MLD, cela induit une diminution importante de la quantité moyenne de lumière perçue par les cellules phytoplanctoniques à cette saison dans la couche de mélange (e.g. mesures *in situ* en Mer Levantine durant l'hiver 2008-2009 [Mignot *et al.*, 2014]). En réponse à cette baisse de la quantité de lumière, les cellules phytoplanctoniques augmentent leur concentration intracellulaire en chlorophylle-*a* (i.e. photoacclimatation, e.g. [Behrenfeld *et al.*, 2005]) et, par conséquent, le rapport entre le contenu intracellulaire en chlorophylle-*a* et en carbone (le rapport Chl:C) augmente (de $\sim 0,014$ l'été à $\sim 0,030$ l'hiver, [Bellacicco *et al.*, 2016]). Ainsi, une partie de l'augmentation de [Chl-*a*] observée à cette période de l'année dans le bassin Est pourrait être due à la photoacclimatation des cellules phytoplanctoniques [Bellacicco *et al.*, 2016], comme observé dans les gyres subtropicaux [Behrenfeld *et al.*, 2005].

Par opposition, dans le bassin Ouest, là où le régime tempéré est observé (régime trophique « Bloom », DR09), l'approfondissement de la MLD en hiver détermine un apport en nutriments dans les couches de surface [Pasqueron de Fommervault *et al.*, 2015a, 2015b]. Ainsi, la probabilité de limitation en nutriments de la croissance du phytoplancton diminue dès le mois de novembre [Lavigne *et al.*, 2013]. Les cellules phytoplanctoniques présentes à cette période de l'année peuvent profiter de l'apport nouveau en nutriments pour croître (démonstré avec des mesures *in situ* à haute fréquence de nitrate couplées à des mesures satellitaires de [Chl-*a*] durant l'hiver 2011-2012, [D'Ortenzio *et al.*, 2014]). Par contre, l'approfondissement de la MLD pendant l'hiver engendre cette fois-ci une limitation en lumière de la croissance des cellules phytoplanctoniques présentes dans la couche de mélange [Lavigne *et al.*, 2013]. Comme dans les régions tempérées de l'Atlantique Nord, un bloom phytoplanctonique aura lieu au moment où la colonne d'eau sera stabilisée, permettant aux cellules phytoplanctoniques de profiter de la forte disponibilité en nutriments apportés pendant l'hiver dans les couches de surface [Lavigne *et al.*, 2013].

Les variations dans la structure de la communauté phytoplanctonique, comme présenté dans la section 2.1 de ce chapitre, reflètent cette variabilité spatiale et temporelle dans la disponibilité en nutriments. Le pico-phytoplancton va généralement représenter plus de 50 % de la biomasse phytoplanctonique dans les régions présentant un régime subtropical, mais aussi durant la période

estivale au niveau des régions tempérées (e.g. NWM, [Siokou-Frangou *et al.*, 2010]). Durant les périodes présentant des disponibilités en nutriments plus importantes, comme au printemps dans le NWM, la proportion de micro-phytoplancton (diatomées) dans la communauté phytoplanctonique augmente significativement ($> 40-50\%$, [Marty *et al.*, 2002]). A partir d'un modèle bio-optique de production primaire basé sur des données satellites, Uitz *et al.*, [2012] ont, en plus, démontré que la production primaire semble être moins importante dans les régimes subtropicaux du bassin Est que dans le régime tempéré du NWM (une différence de l'ordre de 20%). Ces résultats sont en accord avec des estimations de production primaire dérivées de mesures in situ dans les deux bassins [Siokou-Frangou *et al.*, 2010].

Enfin, l'un des facteurs biotiques dont l'influence sur la saisonnalité du phytoplancton ne doit pas être sous-estimée correspond au zooplancton. Comme exprimé dans la section 1.2, son impact pourrait être déterminant dans l'initiation du bloom printanier [Behrenfeld, 2010]. Dans le NWM, l'influence du zooplancton sur l'initiation du bloom a récemment été observé [Romagnan *et al.*, 2015]. De plus, la concentration en zooplancton dans cette région de la Méditerranée démontre une certaine variabilité interannuelle (e.g. [Licandro *et al.*, 2006; Garcia-Comas *et al.*, 2011; Vandromme *et al.*, 2011]). Pour finir, la Mer Méditerranée se caractériserait par un réseau trophique particulièrement dynamique, pouvant évoluer rapidement, en fonction des saisons et des régions, entre une boucle microbienne et un réseau trophique plus classique, ou herbivore [Siokou-Frangou *et al.*, 2010]. Cependant, mon travail de thèse s'est focalisé principalement sur les forçages abiotiques, mais je reviendrai sur l'influence potentiel du zooplancton sur la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée notamment dans le dernier chapitre de cette thèse (chapitre 5, section 3).

A l'échelle climatologique, les principaux processus responsables de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée sont bien évalués. Ces derniers sont similaires à ceux observés dans les gyres subtropicaux et dans les régions tempérées de l'océan global. Par contre, plusieurs points critiques sont identifiés :

1. Les études en Méditerranée portant sur les variations interannuelles dans la saisonnalité du phytoplancton restent encore trop peu nombreuses, et ont une représentation spatiale souvent restreinte (bien que, comprendre la variabilité interannuelle représente un point critique pour une évaluation correcte de l'influence des facteurs environnementaux sur la production primaire et les cycles biogéochimiques, voir section 1.4 de ce chapitre). Par exemple, dans le NWM, un grand nombre d'études ont été réalisées, mais celles-ci ont souvent été restreintes spatialement (e.g. à un site d'échantillonnage fixe, comme DYFAMED en Mer Ligure, [Marty *et al.*, 2002]), ou à des données satellites ne représentant que la dynamique de surface des océans (e.g. [Olita *et al.*, 2011; Volpe *et al.*, 2012; Lavigne *et al.*, 2013]). Une des possibilités pour étudier la variabilité interannuelle et spatiale (horizontale et verticale) de la saisonnalité du phytoplancton, serait de coupler les données satellites (i.e. les régimes trophiques présentés dans la section 2.2 de ce chapitre, mais analysés de façon interannuelle) à des données in situ. Cette vision d'intégrer à la

fois les observations satellites et in situ, dans le but d'analyser la saisonnalité du phytoplancton, est un des points principaux de mon travail de thèse et il sera détaillé dans le chapitre 3.

2. Ce couplage amélioré entre données in situ et satellitaires permettra aussi de vérifier, à partir de données in situ, la pertinence des régimes trophiques identifiés par satellite. Le but premier étant d'améliorer la compréhension des forçages environnementaux responsables de la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton, et, en particulier, au niveau des zones de formation d'eau dense, qui semblent particulièrement variables. Par exemple, dans le NWM, des exercices de modélisation (e.g. [Bernardello et al., 2012; Herrmann et al., 2013; Auger et al., 2014; Ulses et al., 2016]), et d'analyse de données satellites (e.g. données de [Chl-a] et de températures de surfaces [Volpe et al., 2012]) ou in situ (e.g. données de MLD in situ [Lavigne et al., 2013]) ont clairement identifié une relation entre la variabilité interannuelle du mélange hivernal et celle de la [Chl-a] mesurée au printemps. Cependant, ces études ne prenaient pas en compte l'étendue spatiale du mélange vertical, et de l'augmentation de la [Chl-a], car, en effet, elles ont été réalisées en rassemblant les données au sein d'un domaine spatial fixe. La variabilité interannuelle des facteurs environnementaux impactant la saisonnalité du phytoplancton a pu être lissée. De plus, les données de [Chl-a] utilisées proviennent soit des sorties de modèles, soit des images satellites (informations limitées à la surface). Tout cela demande donc de réaliser des études à partir de mesures in situ pour confirmer (ou infirmer) l'observation satellitaire et/ou les sorties de modèles. Ce fut réalisé au cours de ma thèse pour la région NWM, dont les résultats sont présentés dans le chapitre 4.

3. La succession des groupes phytoplanctoniques en Méditerranée est bien connue, surtout dans le NWM, grâce au site d'échantillonnage à DYFAMED en Mer Ligure. Cependant, les études sur la variabilité interannuelle dans la structuration de la communauté phytoplanctonique et les conditions environnementales responsables de celle-ci sont rares. De plus, celles-ci sont limitées par la représentativité spatio-temporelle de l'échantillonnage, qui correspond souvent à celui de campagnes en mer (e.g. [Marty et al., 2002; Arin et al., 2013]). Compte tenu de la série temporelle sur le long terme des pigments phytoplanctoniques disponibles à DYFAMED (puis BOUSSOLE, site d'échantillonnage proche [Antoine et al., 2006]), une description climatologique de la saisonnalité de la communauté phytoplanctonique est réalisable. Cette climatologie permettra d'analyser les anomalies par rapport à ce cycle moyen. Dans le chapitre 4, je propose, entre autres, une analyse différente des données disponibles à DYFAMED, ceci dans le but d'élucider les anomalies dans le cycle saisonnier des communautés phytoplanctoniques. Les conséquences sur production primaire seront abordées par l'utilisation d'un modèle de production primaire bio-optique.

3. Enjeux et objectifs de la thèse

En résumé, le rôle de la production phytoplanctonique est crucial pour le fonctionnement de l'écosystème marin et celui des cycles biogéochimiques. Au cours de la saison, et en fonction des régions océaniques, la production phytoplanctonique est différente. Cette hétérogénéité spatio-temporelle dans la production primaire est due aux conditions environnementales impactant la

production phytoplanctonique. Or, à cause du réchauffement climatique, des changements sur le long terme de l'océan sont prédits. La réponse du phytoplancton est encore abondamment discutée aujourd'hui, notamment concernant les modifications de sa saisonnalité, de sa répartition spatiale et de la structuration de sa communauté (comme décrits dans la section 1 de ce chapitre).

Un moyen pour étudier l'influence de la modification des conditions environnementales sur le phytoplancton est de s'intéresser à sa saisonnalité, en tenant compte des variations interannuelles. De plus, il est plus aisé de réaliser ce genre d'études à une échelle régionale, où la variabilité spatio-temporelle est importante, et, aussi, où la quantité d'informations nécessaire est disponible. La Méditerranée, souvent considérée comme un océan miniature, représente un bassin expérimental adéquat pour mener ce genre d'investigations. En effet, la variabilité spatio-temporelle des conditions environnementales y est forte, avec des différences entre les régions, et la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton semble y être importante (plus de détails dans la section 2 de ce chapitre).

Pour l'ensemble des raisons évoquées succinctement ci-dessus, et plus en détail dans les sections 1 et 2 de ce chapitre, mon travail de thèse s'est porté sur l'étude de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée. De plus, ce travail s'est basé sur des observations, du fait de l'existence d'importants programmes de recherches portant sur le bassin méditerranéen (i.e. MERMEX, NAOS, MOOSE, BOUSSOLE) grâce auxquels j'ai pu accéder à de nombreuses observations in situ. L'un des points centraux de mon travail de thèse a été l'étude de la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton, en tenant compte des variations spatiales et temporelles à l'échelle du bassin méditerranéen. Les objectifs plus spécifiques sont les suivants :

1. Déterminer une « biogéographie » de la Méditerranée : un découpage géographique et écologique du bassin, basé sur les cycles saisonniers de biomasse phytoplanctonique mesurés par satellite, en tenant compte de la variabilité interannuelle (Chapitre 2).
2. Mettre en place une approche multi-outils à l'échelle du bassin NWM pour l'étude des variations spatiale et temporelle de la saisonnalité du phytoplancton (Chapitre 3), pour :
 - 1/- Etudier la saisonnalité du phytoplancton dans le NWM, dans le but d'évaluer les facteurs environnementaux influençant sa variabilité spatiale et interannuelle (Chapitre 4, section 2)
 - 2/- Etudier la variabilité interannuelle dans la communauté phytoplanctonique du NWM, et évaluer les conséquences sur la production primaire (Chapitre 4, section 3)

La saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée : une analyse satellitaire

1. Introduction	40
1.1. La vision climatologique en Méditerranée : un point de départ.....	40
1.2. Les apports d'une étude portant sur la variabilité interannuelle	42
2. Etude de la variabilité interannuelle des régimes trophiques en Méditerranée	43
2.1. Résumé de l'étude	43
2.2. Article publié dans <i>Biogeosciences</i> : Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites	44
3. Conclusion	64

1. Introduction

1.1. La vision climatologique en Méditerranée : un point de départ

Dans la biogéographie de l'océan global réalisée par *Longhurst* [2010], la Mer Méditerranée est classée comme un environnement subtropical. En d'autres termes, la saisonnalité de la biomasse phytoplanctonique y est décrite comme faible, la production phytoplanctonique étant limitée par la disponibilité en nutriments. Cependant, *Longhurst* [2010] reconnaît que la complexité de la Méditerranée doit amener à la traiter de manière pragmatique. En effet, comme présenté dans le chapitre 1, les facteurs environnementaux sont fortement contrastés entre les différentes régions méditerranéennes, et conduisent à une variabilité spatiale importante de la saisonnalité du phytoplancton.

L'utilisation des images satellites de couleur de l'eau (Encadré 1.1) a permis de décrire les cycles saisonniers de biomasse phytoplanctonique (estimée à partir de la $[Chl-a]_{sat}$) observés en moyenne en Méditerranée. DR09 ont notamment réalisé une biogéographie de la Mer Méditerranée (i.e. découpage du bassin méditerranéen en unités géographiques partageant des caractéristiques écologiques communes) exclusivement basée sur une climatologie des cycles saisonniers de biomasses phytoplanctoniques observées par satellite (deux exemples de cycles saisonniers sont représentés sur la Figure 2.1). A l'échelle de chaque point de mesure (pixel de l'image satellite), les cycles saisonniers climatologiques de $[Chl-a]_{sat}$ étaient utilisés comme des descripteurs de la variation saisonnière moyenne de la biomasse phytoplanctonique de surface.

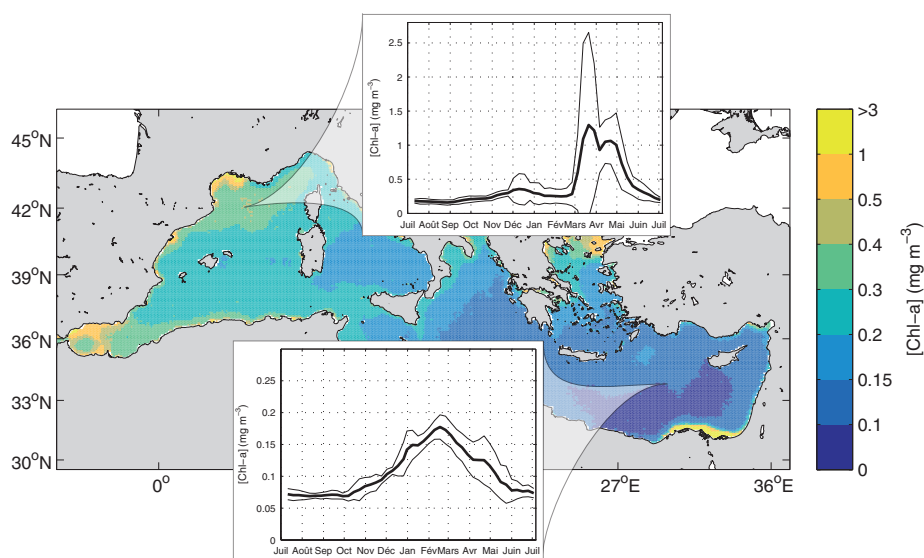
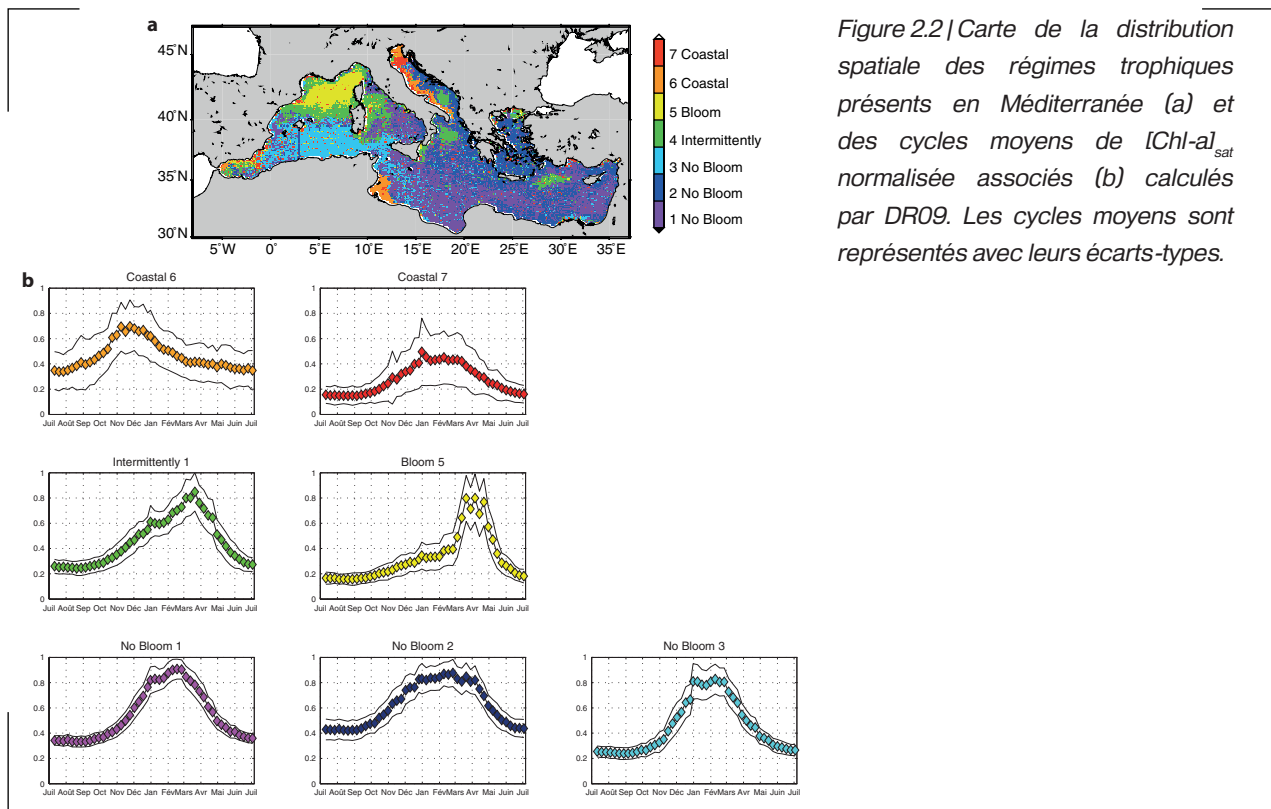


Figure 2.1| Climatologie de $[Chl-a]_{sat}$ en Méditerranée mesurée par le capteur SeaWiFS entre 1997 et 2007. Les cycles saisonniers climatologiques en Méditerranée Nord-Ouest (42°N, 5°E) et en Mer Levantine (34°N, 30°E) sont représentés.

Toutefois, DR09 se sont intéressés à la distribution spatiale dans le bassin méditerranéen des formes de cycles annuels de $[Chl-a]_{sat}$ (la variabilité temporelle de la saisonnalité du phytoplancton) et non aux différences dans les valeurs absolues de $[Chl-a]_{sat}$. Pour cela, l'ensemble



des cycles climatologiques de $[Chl-a]_{sat}$ ont été normalisés par leurs valeurs maximales annuelles. Ainsi, l'ensemble des cycles disponibles en Méditerranée évoluaient tous dans la même gamme de valeurs : entre 0 et 1 (e.g. 0,5 correspond à 50 % de la valeur maximale annuelle). DR09 ont ensuite classifié l'ensemble des cycles saisonniers de $[Chl-a]_{sat}$ normalisés au sein de sept groupes, appelés « régimes trophiques », en utilisant une méthode statistique de classification non-supervisée (i.e. K-means). La distribution spatiale de ces groupes est donc considérée comme une biogéographie de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée (Figure 2.2).

Comme présenté dans le chapitre 1 (section 2.2), cela a permis de confirmer qu'une grande partie de la Méditerranée non-côtière se caractérise par un cycle saisonnier typiquement observé au niveau des latitudes subtropicales (i.e. régimes trophiques « *No Bloom* »). En revanche, au niveau de la zone de formation d'eau dense du bassin Ouest (i.e. le NWM), un cycle saisonnier similaire aux régions tempérées de l'océan global est observé (i.e. régime trophique « *Bloom* »). Un troisième cas est le régime trophique « *Intermittently* » présent au niveau du front Nord-Baléares et de certaines zones de formation d'eau dense (i.e. au sud de la Mer Adriatique et dans la région de Rhodes). Ce dernier régime trophique représente une des limitations de l'approche climatologique utilisée par DR09.

Le cycle saisonnier moyen de $[Chl-a]_{sat}$ normalisée associé au régime trophique « *Intermittently* » fut interprété par DR09 comme étant un cycle intermédiaire entre les cycles saisonniers associés aux régimes trophiques « *Bloom* » et « *No Bloom* ». D'après DR09, les régimes trophique « *Bloom* » et « *No Bloom* » alterneraient d'une année sur l'autre au niveau des régions méditerranéennes pour lesquelles ces auteurs observaient le régime trophique « *Intermittently* ». Toutefois, compte tenu de l'analyse effectuée, cela ne reste qu'une supposition. En effet, la carte de

la distribution spatiale des régimes trophiques obtenue par DR09 (Figure 2.2) est une représentation statique. Elle représente la vision climatologique moyenne de la distribution spatiale des régimes trophiques dans le bassin méditerranéen. En d'autres termes, cette carte décrit la distribution spatiale attendue chaque année des cycles saisonniers de biomasses phytoplanctoniques en Méditerranée.

Or, l'une des raisons de créer des climatologies est que, une fois établies, elles peuvent être utilisées pour étudier les anomalies par rapport à cette situation moyenne (« normale »). Dans ce chapitre, je propose donc d'étudier les anomalies annuelles, par rapport à la vision climatologique de DR09, des cycles saisonniers de biomasses phytoplanctoniques.

1.2. Les apports d'une étude portant sur la variabilité interannuelle

Les sept régimes trophiques décrits par DR09 (Figure 2.2) sont définis par une série temporelle de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ normalisée et par une distribution géographique. Ainsi, l'étude de la variabilité interannuelle de ces régimes trophiques va comprendre une dimension à la fois temporelle (les cycles) et spatiale (la distribution spatiale des cycles). Concernant la dimension temporelle, l'analyse de la variabilité interannuelle doit permettre de vérifier si les sept cycles saisonniers de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ climatologiques (les sept régimes trophiques de DR09) sont ceux observés en majorité à l'échelle du bassin, ou bien si une diversité importante de cycles saisonniers existe. Quant à la variabilité spatiale, pour chaque année étudiée, la distribution spatiale des régimes trophiques doit être établie.

Pour ce faire, une méthode de classification des cycles saisonniers de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ annuels sera développé. Celle-ci devra être capable d'identifier si les cycles annuels sont similaires, ou non, à la description climatologique de DR09. Tenir compte de l'information climatologique permettra de pouvoir garder le lien avec la description et l'analyse climatologique des régimes trophiques faites par DR09, et donc d'identifier les anomalies annuelles (i.e. à la fois temporelles et spatiales, voir paragraphe précédent).

Les résultats obtenus seront utilisés comme des descripteurs synthétiques de la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée, et pourront être reliés à des forçages environnementaux (e.g. forçages atmosphériques et hydrologiques). De plus, l'établissement des cartes annuelles pourra permettre de contextualiser des données in situ disponibles en Méditerranée, afin de mieux comprendre les facteurs environnementaux forçant l'existence de ces régimes trophiques. Ce dernier point sera clairement détaillé dans le chapitre 3 de ma thèse, car il a été au cœur du travail d'analyse des données in situ à ma disposition dans la région du NWM, et dont les résultats seront présentés dans le chapitre 4.

2. Etude de la variabilité interannuelle des régimes trophiques en Méditerranée

2.1. Résumé de l'étude

La disponibilité hebdomadaire des données satellites doit permettre d'étudier la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée. Pour ce faire, une nouvelle méthode est proposée afin d'étudier à l'échelle annuelle la pertinence des régimes trophiques tel que définis par DR09. Une base de données d'images satellites comprenant 16 années de mesures (soit sept années de plus comparé à DR09) a été utilisée. Les données de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ proviennent des capteurs satellitaires SeaWiFs (1998-2007) et MODIS Aqua (2007-2014), avec une résolution spatiale et temporelle de respectivement 9 km et 8 jours (voir Encadré 1.1).

Dans un premier temps, l'ensemble des séries temporelles de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ disponibles chaque année en Méditerranée (en moyenne plus de 30000 séries) sont extraites et normalisées par leurs valeurs annuelles maximales. La méthode utilisée consiste ensuite à identifier pour chacune de ces séries temporelles annuelles le plus semblable des sept régimes trophiques climatologiques définis par DR09.

Passé cette première étape, un certain nombre de séries temporelles annuelles restent non-associées à un régime trophique climatologique, car elles montrent des cycles saisonniers statistiquement trop différents des cycles climatologiques. Ces séries temporelles annuelles seront alors classifiées entre elles par l'utilisation de la même méthode de classification utilisée par DR09, à savoir un K-means. A la fin de cette seconde étape, la méthode a abouti à la création de quatre nouveaux régimes trophiques, qui seront nommés « *Anomalous* », ils représentent des anomalies par rapport à la description climatologique de DR09.

En moyenne, chaque année, seulement 12,8% des cycles saisonniers sont assignés à un régime trophique dit « *Anomalous* » (et donc 87,2 % sont assignés à un des sept régimes climatologiques). De plus, la distribution spatiale moyenne des sept régimes trophiques climatologiques est similaire à celle décrite par DR09. Cela permet d'affirmer que l'analyse climatologique réalisée par DR09 représente bien la situation moyenne du bassin méditerranéen, et clarifie la situation du régime trophique « *Intermittently* ». Ce dernier est observé de manière récurrente chaque année, particulièrement au niveau du front Nord-Baléares. Il représente un régime trophique intermédiaire entre « *Bloom* » et « *No Bloom* », et est donc renommé « *Intermediate* ». Concernant la variabilité interannuelle à l'échelle de sous-régions méditerranéennes, plusieurs points sont aussi à retenir :

1. Un seul régime trophique « *Anomalous* » possède une distribution spatiale non-côtière, et est observé dans le NWM. Son cycle saisonnier, similaire à celui du régime trophique « *Bloom* », est caractérisé par un bloom printanier retardé dans la saison et d'une intensité plus importante. Il est spécifiquement détecté durant les années où la formation d'eau dense par convection profonde a eu lieu.
2. La répartition spatiale du régime trophique « *No Bloom 3* » dans le bassin algérien, semble être reliée à l'entrée en surface à Gibraltar d'eaux d'origine atlantique.

3. Les apports de nutriments par les rivières et la Mer Noire pourraient influencer le cycle saisonnier associé au régime trophique « *No Bloom 2* » présent en Mer Adriatique et en Mer Egée.
4. L'apparition du régime trophique « *Bloom* » dans le sud de la Mer Adriatique serait reliée aux années durant lesquelles la formation d'eau dense se produit.
5. La présence récurrente du régime trophique « *Bloom* » dans le bassin NWM suggère que chaque année un apport suffisant de nutriments se produit dans les couches de surface, même en l'absence de convection profonde.
6. Une alternance importante entre les régimes trophiques « *Bloom* », « *Intermediate* » et « *No Bloom* » est détectée dans la région de Rhodes.

2.2. Article publié dans *Biogeosciences* : Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites

Authors: Nicolas Mayot¹, Fabrizio D'Ortenzio¹, Maurizio Ribera d'Alcalà², Héloïse Lavigne³ and Hervé Claustre¹

¹Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, INSU-CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), 181 Chemin du Lazaret, 06230 Villefranche-sur-mer, France

²Laboratorio di Oceanografia Biologica, Stazione Zoologica "A. Dohrn", Villa Comunale, 80121 Napoli, Italy}

³Istituto Nazionale di Oceanografia e di Geofisica Sperimentale (OGS), Borgo Grotta Gigante 42/c, 34010 Sgonico (Trieste), Italy

Correspondence to: Nicolas Mayot (nicolas.mayot@obs-vlfr.fr)

Abstract. D'Ortenzio and Ribera d'Alcalà (2009, DR09 hereafter) divided the Mediterranean Sea into "bioregions" based on the climatological seasonality (phenology) of phytoplankton. Here we investigate the interannual variability of this bioregionalization. Using 16 years of available ocean color observations (i.e. SeaWiFS and MODIS), we analyzed the spatial distribution of the DR09 trophic regimes on an annual basis. Additionally, we identified new trophic regimes, exhibiting seasonal cycles of phytoplankton biomass different from the DR09 climatological description and named "Anomalous". Overall, the classification of the Mediterranean phytoplankton phenology proposed by DR09 (i.e. "No Bloom", "Intermittently", "Bloom" and "Coastal"), is confirmed to be representative of most of the Mediterranean phytoplankton phenologies. The mean spatial distribution of these trophic regimes (i.e. bioregions) over the 16 years studied is also similar to the one proposed by DR09, although some annual variations were observed at regional scale. Discrepancies with the DR09 study were related to interannual variability in the sub-basin forcing: winter deep convection events, frontal instabilities, inflow of Atlantic or Black Sea Waters and river run-off. The large assortment of phytoplankton phenologies identified in the Mediterranean Sea is thus verified at the interannual scale, further supporting the "sentinel" role of this basin for detecting the impact of climate changes on the pelagic environment.

Introduction

The Mediterranean Sea is one of the oceanic regions the most impacted by climate change [Giorgi, 2006; Giorgi and Lionello, 2008]. These important environmental modifications are supposed to strongly modify the dynamics of the Mediterranean marine ecosystems [The Mermex Group, 2011], by modifying the food web structure [Coll *et al.*, 2008], triggering regime shifts [Conversi *et al.*, 2010] or unexpected events (e.g. jellyfish blooms, [Purcell, 2005]), which should have strong consequences on human activities. In the climate change context, phytoplankton plays a key role, because any perturbations on its dynamics would affect the rest of the marine food web [Edwards and Richardson, 2004]. In a relatively small semi-enclosed sea, such as the Mediterranean, those kind of processes should be particularly accelerated. A modification of the phytoplankton communities could impact the whole ecosystems much more rapidly than in other oceanic regions [Siokou-Frangou *et al.*, 2010].

In the Mediterranean, as in many of the oceanic regions, the phytoplankton dynamics is characterized by a strong spatio-temporal variability [Estrada, 1996; Mann and Lazier, 2006], determined by the concomitant influence of several biotic and abiotic factors [Williams and Follows, 2003; Mann and Lazier, 2006]. The link between abiotic factors and phytoplankton variability, in the Mediterranean Sea, has been mainly inferred by using satellite ocean color data [Antoine *et al.*, 1995; Bosc *et al.*, 2004; Mélin *et al.*, 2011; Volpe *et al.*, 2012]. Based on band-ratio algorithms that infer surface chlorophyll-*a* concentration (considered as a proxy of phytoplankton biomass), a general picture of the Mediterranean was revealed, confirming and reinforcing what had been derived by the relatively scarce existing in situ estimations, e.g., the presence of a widespread oligotrophy, of strong east-west and north-south gradients, the coastal influences, and the occurrence of blooming episodes in well-defined regions.

However, despite the ecological relevance of phytoplankton seasonality (or phenology), which provides a powerful tool to identify the factors affecting ecosystem functioning [Edwards and Richardson, 2004], phenology has received less consideration in the Mediterranean. Phytoplankton phenology was generally hard to evaluate, as observations were either not available at the required temporal and/or spatial resolution (see review of [Ji *et al.*, 2010]), or were restricted to coastal areas. Satellite observations provide high-frequency temporal and spatial observations and represent the only available dataset to estimate the seasonal dynamics of phytoplankton at basin-scale with a proper spatio-temporal resolution [Ji *et al.*, 2010]. Using satellite observations, a first attempt to characterize the Mediterranean phytoplankton phenology was recently proposed ([D'Ortenzio and Ribera d'Alcalà, 2009], DR09 thereafter). Although limited to the sea surface, DR09 identified in the available SeaWiFS ocean color dataset, seven recurrent patterns in seasonal cycles of phytoplankton in the Mediterranean. The observed seasonal patterns (referred by DR09 as “trophic regimes”) were then regrouped in four main classes on the basis of their shape characteristics: a “temperate seas-like” dynamic (referred by DR09 as “Bloom”, characterized by a spring peak), a “tropical seas-like” dynamic (referred by DR09 as “No bloom”, to indicate the absence of a marked peak), an “intermittently” dynamic (considered as an intermediate regime between

“Bloom” and “No Bloom” trophic regimes, and interpreted as an artifactual regime produced by averaging) and a “Coastal” dynamic (frequently observed in coastal regions, see later). Moreover, the geographical distribution of the DR09 trophic regimes followed well-defined spatial patterns, and was thus interpreted as a bioregionalization of the basin based on the phenological traits of the surface chlorophyll-*a* concentration. Compared to other existing Mediterranean bioregionalization (e.g. [Nieblas *et al.*, 2014]), the DR09 approach is specifically focused on the seasonal cycles of phytoplankton and is consequently adapted to address issues related to phytoplankton phenology.

The DR09 results has already been used to investigate the role of the mixed layer depth (MLD) and the nitrate distribution on the Mediterranean phytoplankton phenology [Lavigne *et al.*, 2013], while modeling studies have used the DR09 bioregionalization based on the seasonal dynamics of phytoplankton to ameliorate the primary production estimates from space [Uitz *et al.*, 2012]. Combining temporal (i.e. the trophic regimes) and spatial (i.e. the bioregions) analysis, the DR09 results thus provided a robust framework to identify the role of abiotic and biotic factors on the Mediterranean phytoplankton phenology.

Two main issues are, however, still unresolved. Firstly, the DR09 results were obtained under a strict climatological approach, providing the most relevant spatio-temporal patterns, though smoothing any interannual variability. Secondly, and as a consequence of the climatological scale, the DR09 trophic regimes and bioregions could be an artifactual result of the climatological average, which, by flattening the seasonal cycle of surface chlorophyll-*a*, could have generated unrealistic seasonal cycles of phytoplankton. This point, already evoked by the authors, is particularly relevant for the “Intermittently” trophic regime of DR09 (see also the discussion on the “Intermittently” DR09 trophic regime in [Lavigne *et al.*, 2013]).

In this paper, we reappraised the DR09 approach with the specific aim to account for the interannual variability of the Mediterranean surface chlorophyll-*a* concentration. A new method is proposed to identify the relevance of the DR09 trophic regimes on an annual basis. The method also identifies the discrepancy from the DR09 climatological trophic regimes, by allowing the emergence of totally new (compared to DR09) patterns of seasonality (i.e. new trophic regimes) that could have been masked by the climatological approach of DR09. The satellite database is also expanded, by including seven additional years of ocean color data compared to the DR09 paper. The discussion is focused on the interannual variability of the DR09 trophic regimes and on the occurrence of the new trophic regimes. A step forward in the interpretation of the trophic regimes is proposed (the DR09 ones and the new ones) by considering their occurrence frequency at basin and regional scales, simultaneously with forcing processes.

Data and methods

Data

Surface chlorophyll-*a* concentration ($[\text{Chl}]_{\text{surf}}$) from Level 3 images of SeaWiFS and MODIS Aqua, at spatial and temporal resolution of 9 km and 8 days respectively, were downloaded from the NASA’s OceanColor website (<http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/>), for the period 1998-2014.

SeaWiFS data were used for the period 1998-2007, while MODIS Aqua data were used after July 2007. MODIS and SeaWiFS datasets were already shown to be consistent [Franz *et al.*, 2005]. The resulting 16-years satellite database was initially divided on a yearly basis (from July of year T-1 to late June of year T) and a three-weeks (i.e. 24 days) moving average was applied. In the Mediterranean Sea, an overestimation of the $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ retrieved from space was identified by comparison with in situ data [Gitelson *et al.*, 1996; Claustre *et al.*, 2002], particularly at the low values (e.g. Figure 14 from [Antoine *et al.*, 2008]). However, to be consistent with the DR09 analysis, the NASA standard products for SeaWiFS and MODIS [O'Reilly *et al.*, 1998] were used here, instead of alternative products generated through regional algorithms. Consequently, as in DR09, to minimize the impact of the $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ algorithms artifacts and in order to focus on the seasonal variations of the $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ (regardless the existing difference between the Mediterranean Sea areas in the values of $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$), each annual time series was normalized by its maximal value. In what follows, the time series (from July to June) of a specific year are referred as “annual” time series of normalized surface chlorophyll-*a* concentration (nChl).

Interrannual clustering

The method proposed here initially uses the trophic regimes identified by DR09 to classify pixels on an annual basis. The method consists in identifying, for each “annual” time series of each pixel, the DR09 trophic regime with the most similar time series. After this first classification, a number of time-series remains unclassified (i.e. “non assigned”). These “non assigned” time series are then clustered to identify new trophic regimes, which were somehow hidden in the DR09 approach.

In practice (see Figure 2.3):

1. For each year and for each Mediterranean pixel, the “annual” time series of nChl and its corresponding geographical position are extracted (Figure 2.3, step 1).
2. The similarity between the “annual” time series and each of DR09 trophic regimes is evaluated using the Chebyshev distance (e.g. [Han and Kamber, 2006]), with only the 8-day averages of nChl as variables (i.e. 46 variables). Between two time series $X=(x_1, x_2, \dots, x_n)$ and $Y=(y_1, y_2, \dots, y_n)$ the Chebyshev distance (d_{XY}) is defined as,

$$d_{XY} = \lim_{p \rightarrow \infty} (\sum_{i=1}^n |x_i - y_i|^p)^{\frac{1}{p}} = \max_i |x_i - y_i| \quad (1)$$

with $n = 46$. The DR09 trophic regime having the lowest Chebyshev distance with the “annual” time series is initially selected (Figure 2.3, step 2).

3. To be definitively assigned to the selected DR09 trophic regime, the “annual” time series must be contained in the confidence interval of that DR09 trophic regime. The confidence interval is defined as the mean Chebyshev distance between the DR09 trophic regime and all the weekly climatological time series of nChl used by DR09 that belong to this trophic regime, plus 1.5 times the standard deviation (Figure 2.3, step 3). Note that the confidence interval is different for each DR09 trophic regimes.

4. If the “annual” time series falls within the confidence interval, then the “annual” time series and its pixel are assigned to the DR09 trophic regime initially selected (Figure 2.3, step 4). Otherwise, the “annual” time series (and its associated pixel) is temporarily added to a table with all “non-assigned” time series. At this stage, 16 annual maps (not shown) were obtained, indicating if the times series of each pixel was still “non assigned”, or otherwise the membership of the pixels as one of the DR09 trophic regimes.

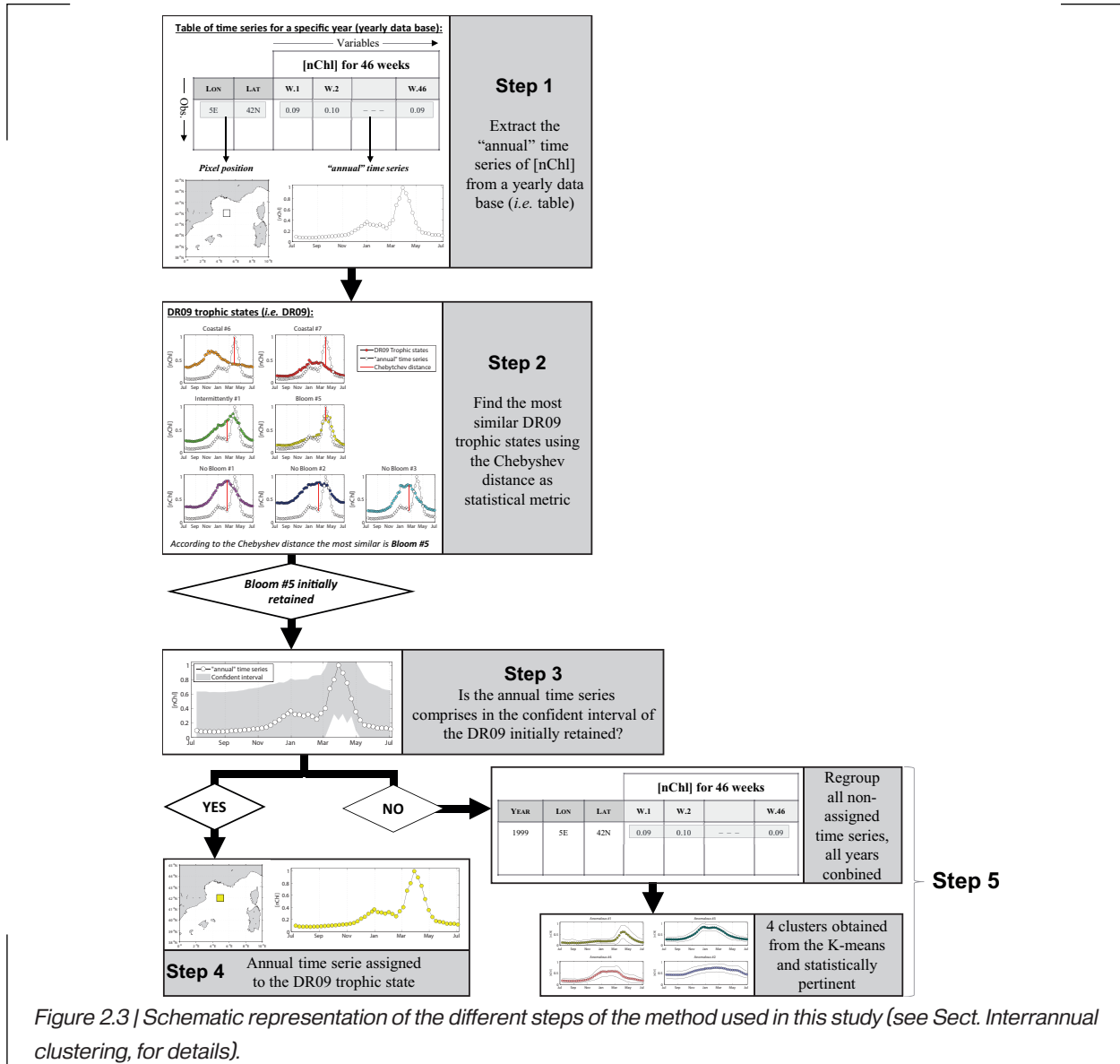


Figure 2.3 | Schematic representation of the different steps of the method used in this study (see Sect. Interrannual clustering, for details).

5. All of the “non-assigned” time series (from all the 16 years combined) were clustered by using a K-means clustering [Hartigan and Wong, 1979] (Figure 2.3, step 5). The number of clusters is decided using the Calinski and Harabasz index (this index compared the within and between cluster variance, [Caliński and Harabasz, 1974; Milligan and Cooper, 1985]). Then, the stability of the resulting clusters was assessed by comparing them (using the Jaccard coefficient) with clustering results obtained after a modification (i.e. adding an artificial noise), or a subset of the dataset (Hennig, 2007, see also DR09). Only clusters with

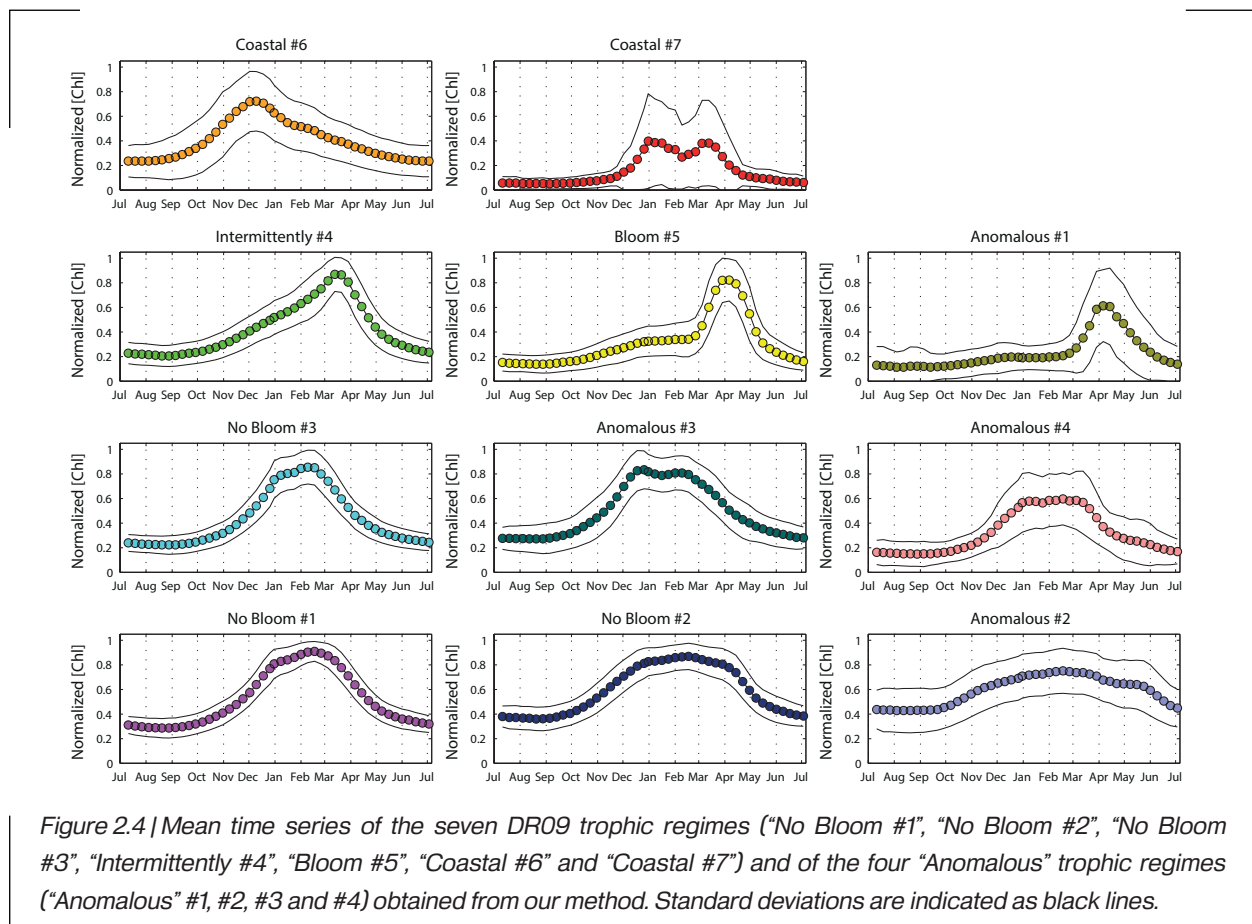
a Jaccard coefficient greater than 0.75 are considered stable. These new clusters include all the “annual” time series that are statistically different from the DR09 climatological time series. In some sense, they represent anomalies compared to the DR09 climatological analysis and, for this reason, they are referred in the following as “Anomalous” trophic regimes.

Four “Anomalous” trophic regimes are obtained, and all are stable (i.e. presenting Jaccard coefficients >89%). Overall, 77.2% of the “annual” time series are classified as one of the DR09 trophic regimes, and 12.8% as one of the “Anomalous” trophic regimes.

Results

The method described in Sect. *Interrannual clustering* provides 11 time series (i.e. the seven DR09 trophic regimes and the four “Anomalous”) obtained by averaging all the “annual” time series of nChl based on their membership in one of the 11 trophic regimes (Figure 2.4), as well as 16 annual maps of the spatial distribution of the 11 trophic regimes (Figure 2.5). Following the interpretation of DR09, we considered the spatial distribution of the trophic regimes as a bioregionalization, and we will refer the regions having the same trophic regime as a “bioregion”.

The main traits of the trophic regime time series is sketched in the next paragraphs (for the seven DR09 and the four “Anomalous”), whereas their associated geographical distributions is analyzed afterwards.



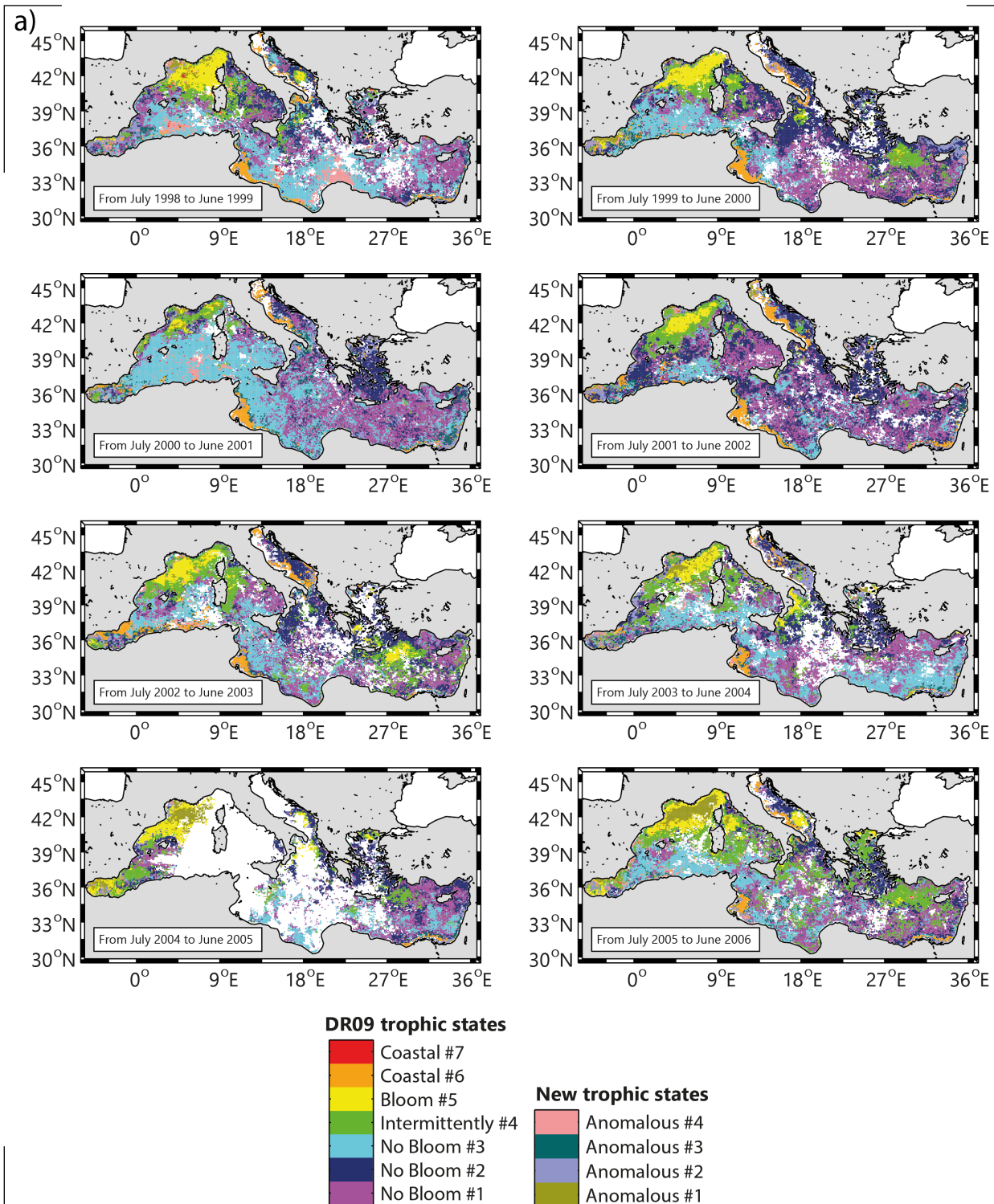
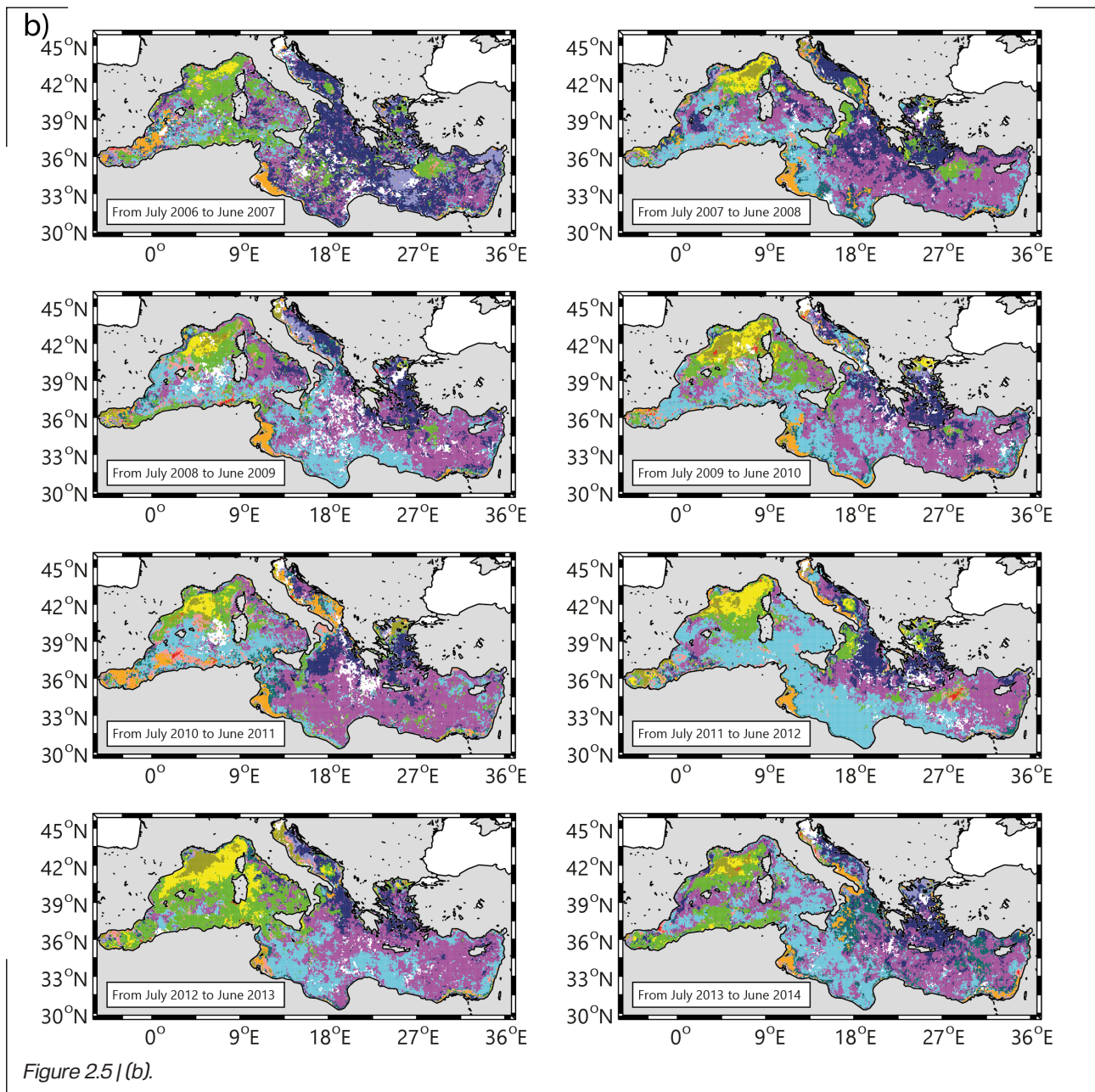


Figure 2.5 | Maps of the spatial distribution of the trophic regimes (i.e. bioregions), (a) for the years 1999 to 2006 and (b) for the years 2007 to 2014. Note that the year is defined from July to June, (example for the map 1999, it corresponds to the period from July 1998 to June 1999). The white pixels indicate “no data”.

General patterns of DR09 trophic regimes

The nChl time series of the non-coastal DR09 trophic regimes (Figure 2.4), in spite of their common characteristics (they all present minimal value in summer, Table 2.1), display different amplitudes of nChl and $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ (i.e. defined as the difference between the mean summer value and the annual maximum values of nChl and $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$, Table 2.1). The “Bloom #5” and “Intermittently #4” trophic regimes show the greatest amplitudes (0.66 nChl and 0.82 mg m^{-3} for “Bloom #5”, 0.63 nChl and



0.40 mg m⁻³ for the “Intermittently #4”), whereas the “No Bloom #2” trophic regime the lowest (0.48 nChl and 0.14 mg m⁻³). The timings of the main events are also different. The dates of the annual maximum values are observed in winter (February) for “No Bloom” trophic regimes (#1, #2 and #3) and in spring for the “Intermittently #4” (March) and the “Bloom #5” (April) trophic regimes. The dates of the maximal rate of change (i.e. the date of the highest first derivative of the nChl time series) are increasing from the “No Bloom”, the “Intermittently #4”, to the “Bloom #5”, whereas the dates of the minimum rate of change (i.e. the date of the lowest first derivative of the nChl time series, the most negative value) range between March (“No Bloom #3”) to April (“Bloom #5”).

Table 2.1| Index on the trophic regimes' mean time series (Figure 2.4). Summer is defined from June to August include, and the date of the maximal/minimal rate of change as the date of the highest/lowest first derivative of the mean time series of nChl. Whereas the amplitude corresponds to the difference between the mean summer values and the annual maximum values of nChl or $[Chl]_{surf}$

Trophic regimes	Mean Summer value in nChl	Date of the maximal rate of change	Maximum nChl		Date of the minimal rate of change	Amplitude	
			Value	Date		in nChl	in $[Chl]_{surf}$
No Bloom #1	0.31	Dec.	0.91	Feb.	Mar.	0.60	0.16
No Bloom #2	0.39	Nov.	0.87	Feb.	Apr.	0.48	0.14
No Bloom #3	0.24	Dec.	0.86	Feb.	Mar.	0.61	0.25
Intermittently #4	0.23	Feb.	0.87	Mar.	Mar.	0.63	0.40
Bloom #5	0.16	Mar.	0.82	Apr.	Apr.	0.66	0.82
Coastal #6	0.24	Oct.	0.72	Dec.	Dec	0.48	0.54
Coastal #7	0.06	Dec.	0.40	Dec.	Mar.	0.34	1.74
Anomalous #1	0.14	Mar.	0.61	Apr.	Apr.	0.47	1.09
Anomalous #2	0.47	Oct.	0.75	Feb.	Jun.	0.29	0.09
Anomalous #3	0.28	Nov.	0.83	Dec.	Mar.	0.55	0.26
Anomalous #4	0.17	Dec.	0.60	Feb.	Mar.	0.43	0.48

The “Coastal” DR09 trophic regimes show different seasonal characteristics from the rest of the DR09 trophic regimes (Table 2.1). The maximum value of the “Coastal #6” time series is lower (0.72 nChl) and arrives earlier (December) than for the other DR09 trophic regimes. The “Coastal #7”, which shows a double peak during winter months, exhibits also a great dispersion around the mean, indicating that the resulting mean seasonal cycle is probably an artifact.

General patterns of the “Anomalous” trophic regimes

All of the “Anomalous” trophic regimes (#1, #2, #3 and #4) show minimum values of nChl in summer (0.14 nChl for the “Anomalous #1”, 0.47 nChl for the “Anomalous #2”, 0.28 nChl for the “Anomalous #3 and 0.17 nChl for the “Anomalous #4”). The “Anomalous #1” trophic regime shows an evident spring peak (starting in March, maximal in early April and decreasing in mid-April), whereas “Anomalous #2”, “#3” and “#4” display a winter plateau, with their maximal rate of change and maximal values obtained in late fall and winter respectively (in October and February for “#2”, in November and December for “#3” and in December and February for “#4”).

All the above suggests that the “Anomalous” trophic regimes could be considered as modified versions of the DR09 trophic regimes. The “Bloom #5” and the “Anomalous #1” trophic regimes have similar shape, showing both a spring peak (for both the date of the maximal value in April). Although they differ slightly for the dates of the maximal and minimal rate of change (early March and late April for “Bloom #5”, and late March and mid-April for the “Anomalous #1”), the “Anomalous #1” trophic regime appears as a more peaked version of the “Bloom #5” trophic regime, with a higher amplitude in $[Chl]_{surf}$ (0.82 mg m⁻³ for the “Bloom #5” and 1.09 mg m⁻³ for the “Anomalous #1”).

Similarly, the “No Bloom #2” and the “Anomalous #2” trophic regimes could be associated. They both display weak amplitudes of nChl and of $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ (0.48 nChl and 0.14 mg m⁻³ for the “No Bloom #2”, 0.29 nChl and 0.09 mg m⁻³ for the “Anomalous #2”, which are among the lowest of the non-coastal trophic regimes). They mainly differ in the date of the minimal rate of change, which is delayed of two month for the “Anomalous #2” (in June) compared to the “No Bloom #2” (in April). The “Anomalous #2” trophic regime appears as a smoothed version of the “No Bloom #2” trophic regime, where the winter-to-summer difference is low.

Finally, the “No Bloom #3” and the “Anomalous #3” and “#4” trophic regimes have similar shapes and spatial repartition (see the next section). However, the “Anomalous #3” trophic regime displays differences in the timing of the maximal rate of change and of the maximal value (in November and December for the “Anomalous #3”, and in December and February for the “No Bloom #3”), and the “Anomalous #4” trophic regime presents a higher maximal value of $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ (0.68 mg m⁻³) than the “No Bloom #3” trophic regime (0.35 mg m⁻³), but a lower maximal value of nChl (0.60 nChl for the “Anomalous #4” and 0.86 nChl for the “No Bloom #3”), indicating a variability in the timing of the peak between individual time-series.

The association of the “Anomalous” trophic regimes with the DR09 trophic regimes confirms the general partitions proposed by DR09 into “Bloom” and “No Bloom” trophic regimes. The low occurrence of the “Anomalous” trophic regimes indicates also that their importance in the basin behavior is low. They possibly signify an accentuation or a diminishing of the factors influencing the phytoplankton phenology, although they should be likely considered as temporary perturbations of the general “Bloom”/“No Bloom” regimes. We will discuss this later.

Geographical distribution of trophic regimes: interannual variability

The 16 annual maps, showing the spatial distribution of the 11 trophic regimes (Figure 2.5), represent a first attempt to evaluate the interannual spatial variability of the bioregions (defined, in the sense of DR09, as regions having similar phytoplankton phenology or, more precisely, having the same trophic regime). In the next, the results are presented following the four main DR09 groups of trophic regimes (i.e. “No Bloom”, “Bloom”, “Intermittently” and “Coastal”). The “Anomalous” trophic regimes are discussed separately. The last paragraph will be dedicated to a wider analysis on the interannual spatio-temporal variability of the bioregions.

The “No Bloom” trophic regimes

Over the studied 16 years, “No Bloom” bioregions cover most of the Mediterranean Sea (67.2% on average, Figure 2.6). The “No Bloom #1” is the most occurring “No Bloom” bioregion (Figure 2.6). Exceptions are observed in 1999, 2001, 2004, 2012 (dominance of the “No Bloom #3”) and in the 2000, 2007 (dominance of the “No Bloom #2”). The “No Bloom #1” bioregion is permanently observed in the Levantine basin, and often in the Ionian Sea (Figure 2.5). Episodically, it is also observed in the Western basin, in particular over the Tyrrhenian Sea. During the 1999 to 2007 period, the “No Bloom #1” bioregion on average covered 25.6% of the Mediterranean Sea, while from 2008 to 2014, its mean percentage increases to 33.5%.

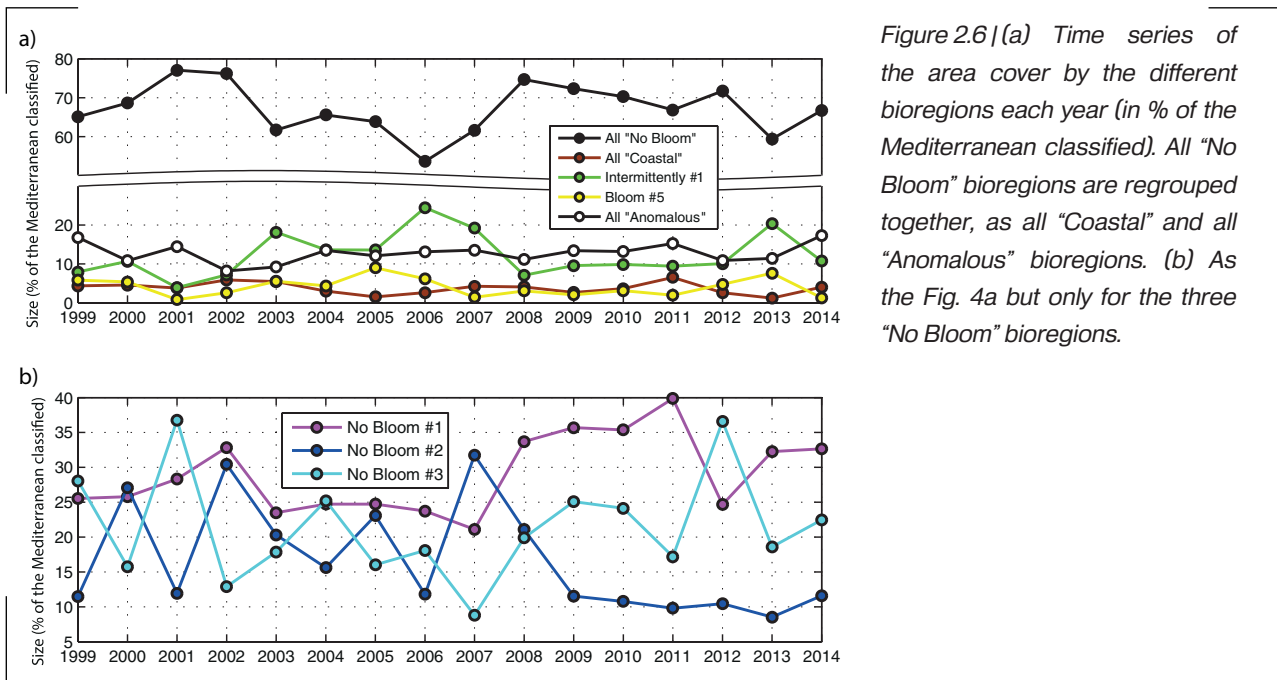


Figure 2.6 | (a) Time series of the area cover by the different bioregions each year (in % of the Mediterranean classified). All "No Bloom" bioregions are regrouped together, as all "Coastal" and all "Anomalous" bioregions. (b) As the Fig. 4a but only for the three "No Bloom" bioregions.

The second most occurring bioregion is the "No Bloom #3", with a mean value of 21.5% of covered surface over the 16 years (Figure 2.6). It is associated with the Algerian basin (except in 2013 and 2014), although its northern and eastern boundaries are more variable (Figure 2.5). It is also observed in the North-Western Mediterranean (NWM), in the Tyrrhenian, and sometimes in a large portion of the Eastern basin (i.e. 2004 and 2012). No clear trends are observed over its interannual evolution, except in 1999, 2001, 2004 and 2012, when it was the most widespread bioregion.

Finally, the "No Bloom #2" bioregion covers 16.7% of the Mediterranean Sea on average (Figure 2.6), and it is permanently observed in the Aegean and Adriatic Seas (Figure 2.5). Peaks of occurrence are observed in 2000 and 2007, when its distribution extended over the North Ionian (in 2000) and most of the Eastern Basin (in 2007). Similarly to the "No Bloom #1" bioregion, two periods could be identified in its interannual trend. Before 2008, the occurrence of the "No Bloom #2" bioregion is erratic, ranging from 11.5% to 31.7%. After 2008, the surface covered is low (i.e. 10.4% on average) and constant.

The "Bloom" trophic regime

The "Bloom #5" bioregion covers 4% of the Mediterranean Sea on average (Figure 2.6), and it is observed quite exclusively in the NWM (Figure 2.5). Notable exceptions are the years 1999 and 2006, when it is observed in the Southern Adriatic, and in 2003, in the Rhodes gyre area. The interannual variability of its extent (Figure 2.6) ranges from very low values (i.e. in 2001, 2007 and 2014) up to 9% of the total Mediterranean surface (i.e. in 2005, which is, however, a special year due to high number of missing values). When the "Bloom #5" bioregion is weakly observed, it is generally replaced either by "Intermittently #4" (i.e. as in 2001 or in the 2007) or by the "Anomalous #1" bioregion (Figure 2.5). In the first case, the "Intermittently #4" bioregion extends all over the NWM with an almost total disappearance of the "Bloom #5" bioregion. In the

second case, the “Bloom #5” bioregion is still present, but located in the border area of the NWM. Instead, the central area is occupied by the “Anomalous #1” bioregion (especially in 2005, 2006, 2008, 2010, 2013 and 2014).

The “Intermittently” trophic regime

On average, the “Intermittently #4” bioregion occupies 12.2% of the Mediterranean Sea (Figure 2.6). However, this percentage shows strong interannual variations, ranging from 7.2% to almost 24.5% of the total surface. It is permanently observed in the NWM, in the frontal area south of the large cyclonic gyre of the Ligurian Sea (Figure 2.5). Its interannual variability is expressed by the high values of occurrence in 2003, 2006, 2007 and 2013, for the most in the Western basin. In the Eastern basin, it is recurrently observed in the Rhodes Gyres (2000, 2003, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009 and 2012), in the North Ionian (1999, 2000, 2006, 2008 and 2012) and in the South Adriatic (1999, 2002, 2007, 2008, 2012 and 2014).

The “Coastal” trophic regimes

The “Coastal” bioregions cover 3.5% of the Mediterranean Sea on average (Figure 2.6), with a weak interannual variability ($\pm 1.5\%$). The variability of the “Coastal” bioregions is mainly driven by the variation of the occurrence of the “Coastal #6” bioregion, which represents 95% of the “Coastal” bioregions occurrence. It is permanently observed in the Gulf of Gabes and, more sporadically, in the west Adriatic coast (in 2002, 2003 and 2011, Figure 2.5). The “Coastal #7” bioregion being rarely present (less than 0.25% of the Mediterranean Sea), it will be neglected in the rest of the present study.

The “Anomalous” trophic regimes

The “Anomalous” bioregions occupy 12.8% of the surface basin on average (Figure 2.6), although they are primarily concentrated in coastal zones: the “Anomalous #2” bioregion along the Adriatic and Aegean coasts, the “Anomalous #3” bioregion along the South Eastern basin coasts and the “Anomalous #4” bioregion along the Algerian coast (Figure 2.5). Apart from coastal zones, the “Anomalous #1” bioregion is episodically observed in the NWM, where it occupies a region usually classified as “Bloom #5” (see Sect. 3.3.2).

Dominance maps

Although interannual variability in the geographical distribution of the bioregions is high, some general patterns emerge. To demonstrate this, a dominance map was calculated by evaluating, for each pixel, the most recurrent bioregion (i.e. the dominant regime), over the 16 years period (Figure 2.7a). Most of the Mediterranean basin is assigned to one of the DR09 bioregions (96% of the map) and only 4% to an “Anomalous” bioregion. A second map showing the degree of membership (defined as the percent of years in which each pixel belongs to its most recurrent bioregion, Figure 2.7b) was generated. The mean degree of membership over the whole Mediterranean area is 46%

(Figure 2.7b), quantifying the large interannual variability of the basin. Spatial differences are, however, visible: coastal zones are generally characterized by low degree of memberships, while open ocean regions display higher values, showing less interannual variability.

To better highlight these geographical patterns, only areas with a degree of membership greater than 50% were plotted (Figure 2.7c). The colored areas in Figure 2.7c indicate where the bioregions are the most temporally recurrent, reflecting then the regions characterized by a weak interannual variability in the phenological traits. All the coastal areas (except in the Gulf of Gabes), as well as the regions at the frontier between bioregions, disappear. Most of the “Intermittently #4” bioregion also disappear (maintained only in a limited region of the NWM), as well as, all the “Anomalous” bioregions (except the “Anomalous #1” bioregion in the NWM) and most of the region of the Alboran Sea.

Similarly, a dominance map generated by considering the four “Anomalous” bioregions only (Figure 2.8a), shows their patchy distribution and irregular occurrences. However, some spatial patterns exist, and are highlighted when only the pixels having at least two occurrences of the same “Anomalous” bioregion over the 16 years period were shown (Figure 2.8b). The Anomalous #2, #3 and #4 bioregions are recurrently observed, but only along coasts. As always highlighted, the only open-ocean region exhibiting a coherent and recurrent “Anomalous” pattern is the NWM (classified as “Anomalous #1”).

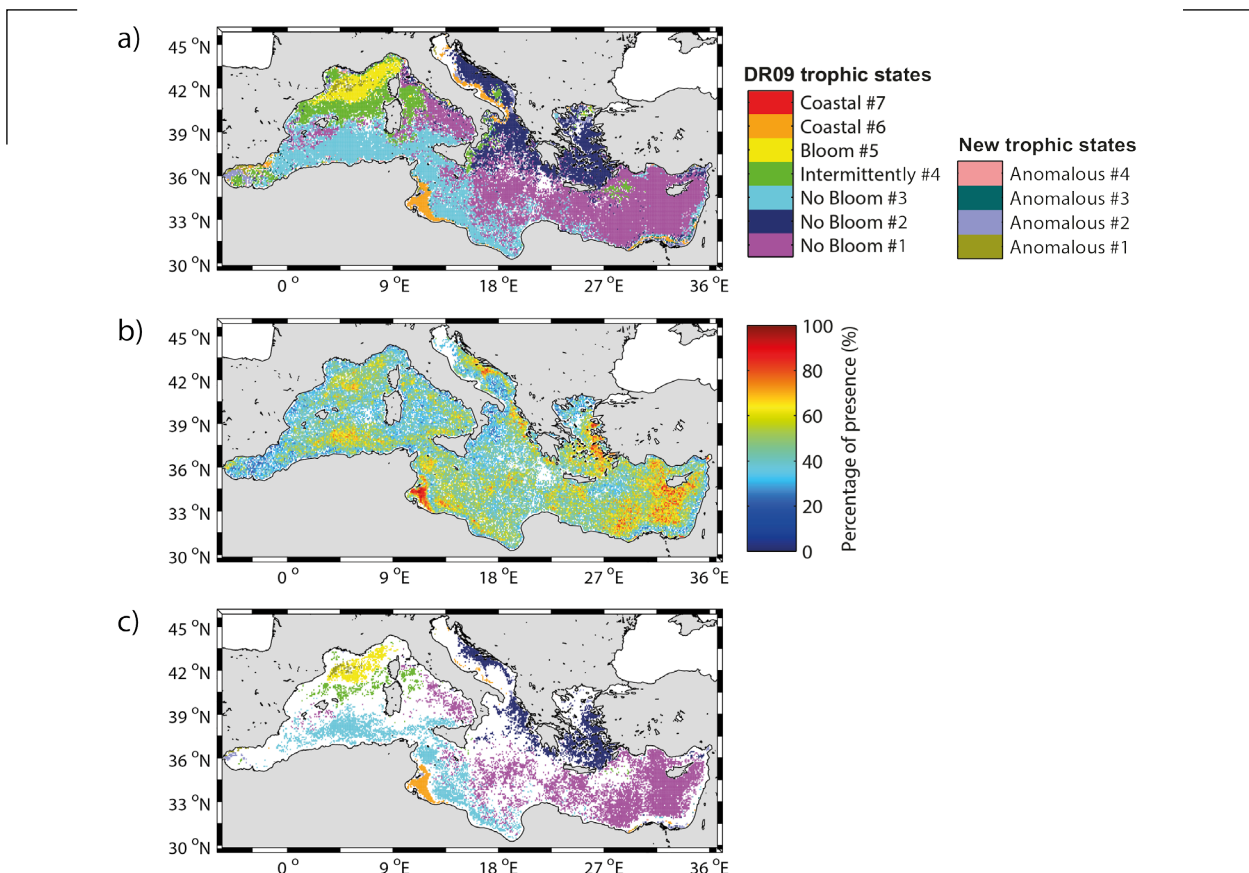
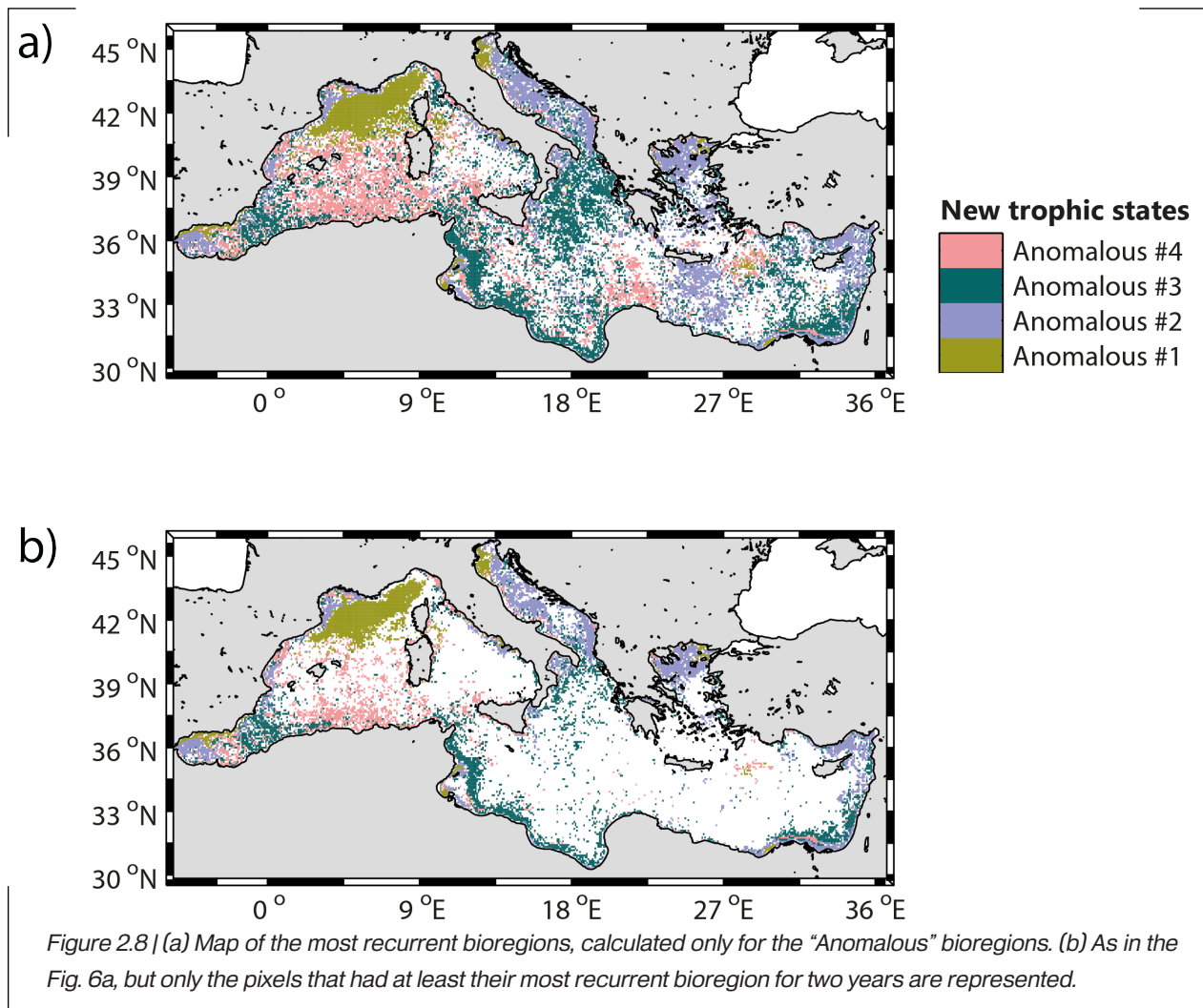


Figure 2.7 | (a) Map of the most recurrent bioregions for the 16-year period (i.e. the dominant regimes), obtained with our method. The white pixels indicate where data are mostly not available. (b) Map of the percentage of presence of the dominant regimes. (c) Map of the most recurrent bioregions as in the Fig. 5a, but displaying only pixels with a percentage of presence $\geq 50\%$. The white pixels indicate where, mostly, data are not available.



Discussion

Comparison with DR09 classification

The new method proposed here is intrinsically different from the one of DR09, although it similarly provides trophic regimes and their spatial distributions (interpreted here as bioregions). A comparison between the two approaches is therefore required before discussing the results.

To do so, we verified that the algorithms used in the new method provide the same results as the DR09 methodology (i.e. generation of a weekly climatological database and then application of a K-means clustering) when the results are presented in a climatological point of view (i.e. in average over the 16 years). Then, all the “annual” time series of nChl were averaged according to the DR09 trophic regimes to which they belong (i.e. the DR09 trophic regimes time series in the Figure 2.4), and compared to the DR09 evaluations (Figure 2.9). The time series obtained with the new method are equivalent to the estimations of DR09: they are contained in the confidence interval and they show similar standard deviations. The only notable discrepancy is observed for the “Coastal #7” trophic regime. Our interpretation is that the seasonal signal of this trophic regime (as obtained by DR09) is too ambiguous (i.e. high standard deviation, signal relatively flat) to be retrieved with the new method used here.

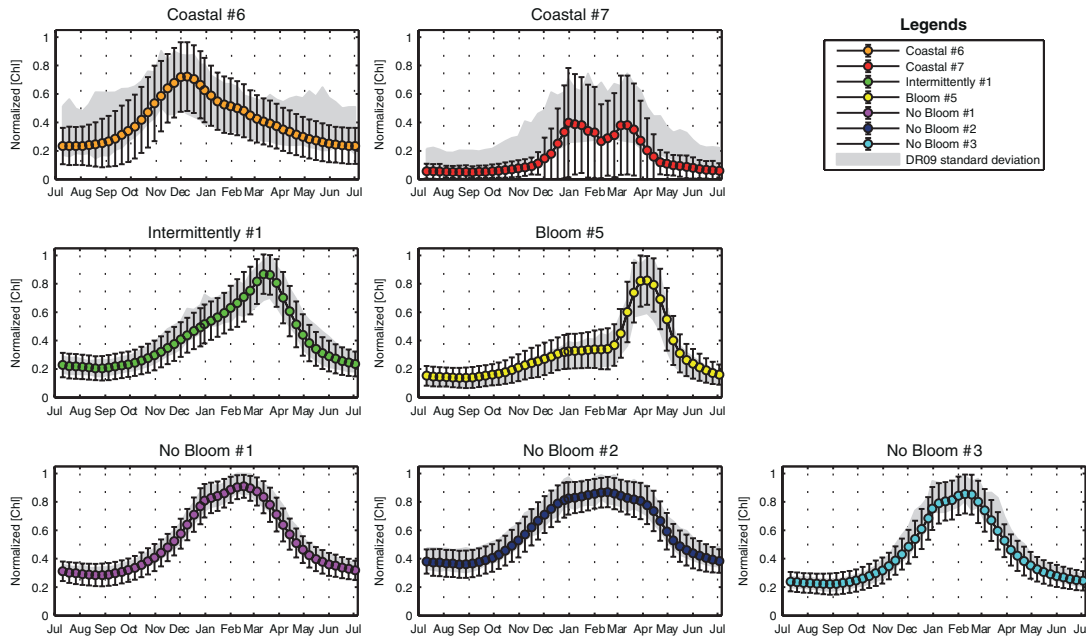


Figure 2.9 | Mean time series of the DR09 trophic regimes (in color) and their standard deviations (vertical bars) obtained from our analysis. The standard deviations from the DR09 methodology (in shade area) are obtained by applying the DR09 methodology (i.e. a K-means) on a weekly climatology done with the 16-years database.

Furthermore, the spatial distribution of trophic regimes obtained with the DR09 methodology (Figure 2.10) applied on the new 16-years database, is close to the dominance map of the Figure 2.7a (74% of similarity, defined as the percentage of pixels in the Figure 2.7a belonging to the same DR09 trophic regime in the Figure 2.10). However, some differences with the DR09 10-years map (see Figure 4 of DR09) exist, mainly the disappearance of the “Intermittently #4” bioregion in the North Ionian. The differences observed when using the new method could be ascribed more to the natural interannual variability, rather than to biases introduced through the novel methodology. Note also that the observed differences with the DR09 10-year map could additionally be ascribed to the seven year extension of the database. In conclusion, the new method proposed here broadly supports the results of DR09 obtained at the climatological timescale, but there are some key differences generated by the larger extension of the database, or by the intrinsic natural interannual variability of the Mediterranean. We will address this last point in the next section.

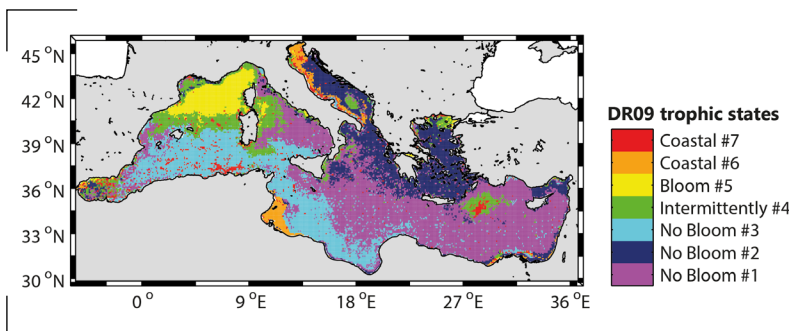


Figure 2.10 | Spatial distribution of the climatological trophic regimes obtained from the DR09 methodology (i.e. a K-means) applied on a weekly climatology calculated from the 16-year database.

Interannual spatial variability of trophic regimes: significance and forcing factors

The Figure 2.7c clearly indicates that the interannual variability is mostly part concentrated at the boundaries between bioregions. In addition, the four “Anomalous” trophic regimes, although statistically significant (i.e. Jaccard coefficient >89%), have recurrent patterns in open-ocean only in the NWM (Figure 2.8b). In the rest of the basin, they appear more as episodic fluctuations or noise than as real patterns. Although not surprising given the approach used (i.e. first finding occurrence of the DR09 trophic regimes and only second searching for anomalies), this point is not trivial. From the methodological point of view, the capability of the method to detect four anomalies demonstrates its potential application in long-term studies. However, at a more in depth analysis and in view of an oceanographic interpretation, these anomalies are not particularly relevant, as occurring only episodically and rarely indicating coherent, recurring patterns. Thus, the main climatological bioregions identified by DR09 (i.e. “No Bloom”, “Bloom”, “Intermittently” and “Coastal”) are sufficiently comprehensive to summarize the surface phytoplankton phenology in the Mediterranean Sea, even at interannual level. A notable exception in this global picture is the NWM area, with the recurrent occurrence of the “Anomalous #1” trophic regime.

Finally, it is important to note that, as suggested by DR09, each bioregion (even the “Anomalous” bioregions) is directly related to a specific range of $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ (see Table 2.1). This point suggests that the shape of the nChl time series could be related to the annual stock of phytoplankton biomass that the system could support. Based on the analysis of satellite surface data, this observation is certainly partial, although indicating a real pattern that merits further investigations.

The “No Bloom” trophic regimes

The unimodal pattern of “No Bloom” regimes, with a higher biomass in fall-winter and lower biomass in spring-summer, were explained in DR09 by a combined mechanism involving both the vertical redistribution of biomass in fall-winter (i.e. at the deepening of MLD) and the seasonality in the ratio consumers vs. primary producers. More recently, *Lavigne et al.* [2013] demonstrated the absence of light limitation in the “No Bloom” areas, confirming that the winter increase of $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ is likely related to relatively small nutrient inputs, as a consequence of MLD deepening. However, in winter the daily Photosynthetically Available Radiation (PAR) at sea surface is also reduced. In response, the intracellular chlorophyll content in the phytoplankton cells increase (i.e. photoacclimation process), which increase the ratio of chlorophyll to carbon biomass (e.g. *Behrenfeld et al.*, 2005]), and could in part contributes to the temporal variations of the nChl observed in these “No Bloom” bioregions.

Among the three “No Bloom” trophic regimes, however, and considering their geographical distribution, the “No Bloom #3” bioregion was interpreted by DR09 as driven by the Atlantic Water inflow from Gibraltar. The interannual variability of the Gibraltar water inflow was recently assessed [*Fenoglio-Marc et al.*, 2013; *Boutov et al.*, 2014], by combining in situ observations, modelling experiments and atmospheric estimations. Inflow at Gibraltar over the 1999-2008 period was maximum in 2001 and minimum in 2002, 2005 and 2007, whereas it was constant around its mean value during the other years [*Boutov et al.*, 2014]. The occurrence of the “No Bloom #3”

bioregion, calculated exclusively over the Western Mediterranean (as in Figure 2.6, not shown), follows a similar behavior, with an absolute maximum in 2001 and two relative minima in 2002 and 2007 (the lack of data prevents an evaluation of the “No Bloom #3” bioregion occurrence in 2005). The interannual occurrence of the “No Bloom #3” bioregion appears related to the Gibraltar water inflow. Although speculative, this correlation seems to confirm the predominant role of the Atlantic Water in shaping interannual variability of phytoplankton phenology in this region. Interestingly, the “Anomalous #4” trophic regime, already identified as a slightly modified version of the “No Bloom #3” trophic regime, is observed mainly in the Algerian Basin (see Figure 2.8). It could indicate the presence/absence of episodic anticyclonic eddies (see [Olita *et al.*, 2011]), generated by instabilities of the Algerian current [Millot *et al.*, 1990], which could induce slight variations of the annual phenology by locally modifying the surface layers.

The geographical distribution of the other two “No Bloom” trophic regimes (#1 and #2) is rather stable, with a predominance of the #2 in the Adriatic, Aegean and North Ionian and of the #1 in the Tyrrhenian, Levantine and Southern Ionian (Figure 2.7a). However, in the Western Adriatic and in the Northern Aegean Seas, which are linked to the “No Bloom #2” bioregion, an important interannual variability is observed (Figure 2.7c). In the Adriatic, the organic and inorganic matter run-off generated by rivers in the Italian and Balkan peninsulas is characterized by important interannual variability, which is generally related to the timing and the intensity of the run-off. This interannual variability, which controls the injection of river nutrients into oceanic surface waters [Revelante and Gilmartin, 1976; Aubry *et al.*, 2012], could induce the phenological changes observed in the North Adriatic. In the North Aegean Sea, the influence of the rivers and of the Black Sea Water on the phytoplankton productivity has been recently confirmed [Tsiaras *et al.*, 2012, 2014]. The load of nutrients in these areas by the river and/or the Black Sea Water in late spring (in May, [Balkis, 2009]) could also explain the occurrence of the “Anomalous #2” trophic regime, which presents a “plateau” in May, instead of the “No Bloom #2” trophic regime. At interannual level, however, no trends or correlations have been identified.

The rest of the spatial modifications concerning both the “No Bloom #1” and the “No Bloom #2” bioregions are for the most part induced by the eastward extension of the “No Bloom #3” or by the appearance of the “Bloom #5” and/or “Intermittently #4” bioregions. The first case is likely related to the spreading of Atlantic Water, as already mentioned. The second case, discussed in the next section, could be ascribed to local sub-basin forcing, which enables favorable blooming conditions in specific years.

The “Bloom” trophic regime

In the DR09 climatological classification, only one trophic regime exhibited a clear spring peak, and was therefore named “Bloom #5”. Located exclusively in the NWM, the most productive area in the Mediterranean Sea [Morel and André, 1991; Bosc *et al.*, 2004], it was associated with the winter deep convection [MEDOC Group, 1970; Marshall and Schott, 1999; D’Ortenzio *et al.*, 2005], which induces a large phytoplankton bloom through intense nutrients uptake [Marty *et al.*, 2002]. An important interannual variability on the intensity of the winter deep convection has been

observed, for the most part related to the variability of atmospheric and hydrodynamic forcing [Mertens and Schott, 1998; L'Hévéder *et al.*, 2013]. In response to this oceanic and atmospheric variability, significant interannual differences in the biological response were also reported [Marty *et al.*, 2002; Herrmann *et al.*, 2013; Severin *et al.*, 2014].

Our 16-year analysis confirms the recurrent presence of the “Bloom #5” bioregion in the NWM area, although it also highlights also the sporadic occurrence of the “Anomalous #1” trophic regime, considered as a modified version of the “Bloom #5” bioregion (more peaked than the “Bloom #5” regime, see Sect. 3.2). The occurrence of the “Anomalous #1” regime in the NWM temporally coincides with recorded events of exceptionally deep winter convection in the area (years 2005, 2006, 2008, 2010 and 2013; [Smith *et al.*, 2008; Herrmann *et al.*, 2010; Bernardello *et al.*, 2012; Houpert *et al.*, 2014]). Such temporal coincidence suggests that deep convection events could impact the phytoplankton phenology of the region, by inducing a stronger phytoplankton bloom (i.e. a higher amplitude, 0.82 mg m^{-3} for the “Bloom #5” trophic regime and 1.09 mg m^{-3} for the “Anomalous #1” trophic regime) and a delay of the spring peak of few weeks. This stronger NWM spring bloom induced by the intense deep convection events could be the result of either an increased nutrient concentration, or a modified nutrient stoichiometry, and/or of an enhanced zooplankton dilution, all these mechanisms being triggered by the deep convection [Herrmann *et al.*, 2013; Severin *et al.*, 2014]. In summary, the presence of the “Anomalous #1” bioregion appears as a clear indicator of the phenological and ecological changes induced by deep convection events.

On the other hand, the recurrent occurrence of the “Bloom #5” regime in the NWM area suggests that important phytoplankton growth occurs also when deep convection is relatively weak (as in 2001 and 2007, [Houpert *et al.*, 2014]). However recent results from profiling floats measuring the [Chl] and the particle mass concentration, suggest also that in this region the photoacclimation process could contribute to the change in the $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ observed (up to 70%, [Mignot *et al.*, 2014]). Other recent results from profiling floats measuring nitrate concentration [D'Ortenzio *et al.*, 2014] suggest that, more than the deep convection events, the permanent cyclonic circulation in this region was the primary factor inducing favorable conditions for phytoplankton bloom, by bringing the nitracline depths close to surface. This uplift of the nitracline by the cyclonic circulation should allow an efficient replenishment of nitrate in surface, and the appearance of the “Bloom #5” bioregion even during mild winters. As a matter of fact, the area is never classified as a “No Bloom” bioregion.

Unlike DR09, the “Bloom #5” regime is also observed in the South Adriatic, in the Rhodes Gyres area and in the central Tyrrhenian. In the DR09 climatological analysis, these regions were all classified as “Intermittently #4”, and they are discussed in the next section.

“Intermittently #4” trophic regime

The “Intermittently” trophic regime was explained by DR09 as an effect of the interannual alternation of the “Bloom” and “No Bloom” conditions. Therefore, the resulting regime should be an artifact of the climatological approach of DR09. More recently, the interannual switch between the “Bloom” and “No Bloom” regimes over the “Intermittently #4” area was partially

confirmed using in situ estimations of the MLD, although the number of observations was too scarce to draw any conclusions at the basin scale [Lavigne *et al.*, 2013]. Here, the interannual analysis over the 16-year period indicates that, among the regions classed as “Intermittently #4” by DR09, the Balearic front is permanently classified as “Intermittently #4” (Figure 2.7c), while the Rhodes Gyre and the Adriatic and North Ionian Seas switch between “Bloom”, “No Bloom” and “Intermittently” bioregions. In other words, the DR09 “Intermittently #4” regime is confirmed to be strongly impacted by the interannual variability. However, its permanent occurrence in the Balearic Sea and its sporadic presence in the rest of the basin suggest that it could be considered a “true” regime more than an artifact of the average. The “Intermittently #4” trophic regime should be considered truly an intermediate regime between “No Bloom” and “Bloom” trophic regimes. Thus the name “Intermittently #4” will be replaced by “Intermediate #4”.

Its occurrence in the Balearic area could be then ascribed to frontal instabilities that are generated all along the Balearic front [Lévy, 2008; Taylor and Ferrari, 2011] during the blooming period [Olita *et al.*, 2014]. These instabilities (i.e. eddies, gyres or filaments) could also modify the local distribution of surface phytoplankton, by exporting phytoplankton rich waters in the oligotrophic waters south of the Balearic front and vice versa. The chaotic nature of these instabilities could explain the lack of clear trends in the “Intermediate #4” (before considered as “Intermittently #4”) spatial variability.

For the Southern Adriatic, similarly to the NWM, the cyclonic circulation and the atmospheric conditions are generally evoked to explain the bloom onset, as the deep mixing recurrently observed in the area is supposed to inject enough nutrients to sustain phytoplankton growth [Gačić *et al.*, 2002; Civitarese *et al.*, 2010; Shabrang *et al.*, 2015]. The interannual variability of the deep mixing could then influence the variability observed in the annual bioregions maps (Figure 2.5). Intense deep convection events were reported in 2005, 2006, and 2012 winters [Civitarese *et al.*, 2010; Bensi *et al.*, 2013] when the area is classed as “Bloom #5”. Less intense convection, reported for the winters 2000, 2008, 2009 and 2010 [Gačić *et al.*, 2002; Bensi *et al.*, 2013], seems to be associated with “Intermediate #4” or “No Bloom #5” regimes.

The alternating occurrence of “Bloom #5”, “Intermediate #4” and “No Bloom” regimes in the Rhodes Gyre region cannot be explained on the basis of existing data over the study period. The Rhodes Gyre is known to be the region of formation of the Levantine Intermediate Water (LIW), which is generated under specific atmospheric forcing conditions and in a permanent cyclonic structure [Wüst, 1961]. Phytoplankton blooms are sporadically observed from space [D’Ortenzio *et al.*, 2003; Volpe *et al.*, 2012], although the link between LIW formation events and phytoplankton enhancement was only hypothesized [Lavigne *et al.*, 2013]. The link between bioregions and dense water formation events is not clear in the Rhodes gyre region. The episodic occurrence of “Bloom”/“Intermediate” bioregions demonstrates the specificity of this area in the Levantine basin, and it demands further investigation.

Conclusions

The interannual variability of the Mediterranean Sea trophic regimes, retrieved from satellite ocean color data was presented here. Compared to DR09, a method was developed to account for the interannual variability in the spatial distribution of the DR09 trophic regimes (i.e. bioregions), and for the emergence of new trophic regimes (i.e. the “Anomalous”), which could have been hidden by the climatological approach of DR09. The satellite database was also enlarged to encompass here 16 complete years (from 1998 to 2014).

Firstly, the results from the new approach confirmed that over the studied 16 years, the DR09 bioregions (except the “Coastal #7”) were the most recurrent (77.2 %), and that their mean spatial distribution was similar to the one proposed by DR09 (i.e. dominance map, Figure 2.7a). In fact, the new interannual approach demonstrates that every year the patterns in the phytoplankton phenology described by DR09 (except the “Coastal #7” trophic regimes) were always recovered. Even the “Intermittently #4” trophic regime, which was interpreted by DR09 as an artifactual regime produced by their climatological averaging, was recovered, and thus confirmed to be a real “Intermediate” trophic regime between the “No Bloom” and “Bloom” trophic regimes. Therefore, the DR09 trophic regimes are argued to be representative of most of the observed seasonality in the $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ even on the annual basis.

Secondly, important regional interannual variabilities in bioregions’ spatial distribution, and in the emergence of “Anomalous” trophic regimes, were also highlighted and related to environmental factors. Actually, the interannual extension of the “No Bloom #3” bioregion over the Algerian Basin was related to the inflow of Atlantic Water at Gibraltar. Though less clear, a relation was also proposed between the load of nutrients, from river run-off and the Black Sea Water, and the spatial distribution of the “No Bloom #2” and an “Anomalous” bioregion with a weaker seasonal variability (i.e. the “Anomalous #2”). In contrast, a clear link between the dense water formation events in the South Adriatic and the occurrence of the “Bloom #5” bioregion was detected. In the NWM, a clear parallel between the dense water formations, from open-ocean deep convection events, and the occurrence of an “Anomalous” bioregion with a stronger phytoplankton spring bloom (i.e. the “Anomalous #1”) has been identified. However, in the NWM, the permanent occurrence of the “Bloom #5” trophic regimes suggests that a sufficient replenishment of nutrients for allowing a phytoplankton spring bloom exists every year, even without a deep convection event. On the other hand, the permanent occurrence in the Balearic front of the “Intermediate #4” trophic regime (originally considered to be an artifactual regime) reveals that it is a real trophic regime, supposedly related to frontal instabilities. Finally, in the Eastern Mediterranean basin (i.e. in the Rhodes gyre), the alternating occurrence between the “Intermediate #4”, the “Bloom #5”, and the “No Bloom” regimes was detected but cannot be explained. This highlights the need for further information over the Mediterranean basin, in order to understand the underlying mechanisms of phytoplankton phenology, and to evaluate whether future climatic changes will promote the oligotrophic status (i.e. more occurrences of “No Bloom” bioregions).

All these results demonstrate that a bioregionalization based on the analysis of phenological patterns, as the one proposed here, provides a robust framework to identify the evolution of an oceanic area and to summarize the huge quantity of information that the satellite data offer. The limits of the approach are mainly related to the inherent errors of the ocean color data: algorithmic errors, cloud coverage and their restriction to surface layers of the ocean. These limitations are however partially attenuated by the normalization applied to the time series of the $[\text{Chl}]_{\text{surf}}$ and by the favorable atmospheric conditions of the Mediterranean (low cloud cover).

The Mediterranean Sea is thus confirmed to be a basin showing a large variety of phenological conditions in a very narrow latitudinal range. It could be then considered as a “sentinel” for rapidly detecting the climate change impacts on the marine biomes (as suggested by [*Siokou-Frangou et al.*, 2010]), as it provides a place where intense and long term monitoring, associated with the development of informative tools, are possible. The utilization of the invaluable dataset of ocean color observations, combined with the proposed methodology, is a first step towards this direction. The future utilization of networks of biogeochemical dedicated autonomous platforms (as gliders and Bio-Argo floats), in strong combination with remote sensing data and in the framework of bioregions (as suggested by [*Claustre et al.*, 2010; *The Mermex Group*, 2011]), are likely to confirm the “sentinel” role of the Mediterranean Sea.

Acknowledgements

The authors would like to thank the NASA Ocean Biology Processing Group (OBPG) for the access to SeaWiFS and MODIS data (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). This work is a contribution to the MerMEx project (Marine Ecosystem Response in the Mediterranean Experiment, WP1) from the MISTRALS international program. This work was supported by the remOcean (REMotely sensed biogeochemical cycles in the OCEAN) project, funded by the European Research Council (GA 246777), by the French “Equipement d’avenir” NAOS project (ANR J11R107-F), and by the PACA region. We also thank the CNES (French Agency for Space) which contributed to publication costs. Finally, the authors also acknowledge the valuable comments and suggestions made by Gianluca Volpe and Kostas Tsiaras.

3. Conclusion

L’analyse climatologique réalisée par DR09 avait permis de résumer en moyenne la dynamique spatio-temporelle de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée. Cependant, des questions restaient ouvertes sur la pertinence des régimes trophiques à l’échelle annuelle. L’analyse interannuelle, présentée dans ce chapitre, confirme l’existence de ces régimes trophiques climatologiques, et le caractère à la fois subtropical et tempéré de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée.

De plus, certaines zones de la Méditerranée sont associées à une forte variabilité interannuelle, c’est le cas de la plupart des zones de formation d’eau profonde. En effet, ces zones présentent des fluctuations interannuelles entre différents régimes trophiques. Par exemple, la région de Rhodes

alterne entre des régimes trophiques à caractère subtropical (i.e. régimes trophiques « *No Bloom* ») et tempéré (i.e. « *Intermediate* » ou « *Bloom* »). De même, au niveau du NWM, lors d'années associées à des forçages atmosphériques intenses et à des événements de convection profonde, la région est caractérisée par un régime trophique semblable au régime trophique tempéré « *Bloom* » mais avec un bloom printanier retardé et intensifié. L'ensemble confirme que la Méditerranée possède (1) une variabilité importante de cycles saisonniers, et (2) des zones particulièrement sensibles à la variabilité interannuelle.

L'objectif maintenant va être d'étudier la pertinence des régimes trophiques et de leur variabilité interannuelle à partir de données in situ (travaux initiés par [Lavigne et al., 2013]). L'analyse devra être réalisée préférentiellement dans des zones où la variabilité interannuelle y est importante, afin d'apporter des réponses claires aux questions ouvertes sur les facteurs environnementaux impactant la saisonnalité du phytoplancton. Pour cela, la région NWM, où un effort d'échantillonnage intense a été réalisé ces dernières années (détaillé dans le chapitre 3), représente une opportunité remarquable pour mener à bien ce type d'études. Dans la suite du manuscrit, la méthode d'analyse est présentée (chapitre 3), ainsi que les résultats des analyses conduites dans le bassin NWM (chapitre 4).

Méthodes et Outils

1. Introduction.....	68
2. Les régimes trophiques comme cadre de travail.....	69
2.1. Organisation des moyens d'observation.....	69
2.2. L'analyse de données in situ.....	70
3. L'approche multi-outils dans le NWM.....	71
3.1. Présentation de l'approche multi-outils.....	71
3.2. Plates-formes d'observations in situ utilisées	72
3.3. Calibration des fluorimètres et rétrodiffusiomètres des plateformes autonomes	76
4. Conclusion.....	76

1. Introduction

Les régimes trophiques en Mer Méditerranée (tel que présentés dans le Chapitre 2) permettent de diviser le bassin en plusieurs unités géographiques et écologiques distinctes. Chacun de ces régimes trophiques présente une distribution spatiale cohérente (non dispersée de manière hétérogène) et des cycles annuels moyens de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ statistiquement différents les uns des autres, et décrivant la variabilité saisonnière du phytoplancton dans les couches de surface. La cohérence des cycles annuels de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ au sein de ces larges régions géographiques suggère qu'une homogénéité des processus environnementaux à l'échelle spatiale de ces régions existe. L'enjeu est d'identifier ces facteurs environnementaux, à partir de l'utilisation de données in situ, pour s'affranchir des limitations des données satellitaires. Cependant, les données in situ ont souvent une résolution temporelle insuffisante et une couverture spatiale limitée. L'une des possibilités pour obtenir de l'information à une résolution spatio-temporelle plus importante est de rassembler des observations d'origines différentes.

Pour réaliser ce travail durant ma thèse, différents moyens d'observation, mesurant à la fois des propriétés physiques et biogéochimiques de l'océan, ont été utilisés et couplés entres eux, à savoir : les satellites, les campagnes océanographiques, et les plates-formes autonomes. C'est l'émergence d'importants programmes de recherche et d'observation en Méditerranée (MISTRALS, chantier scientifique de l'INSU-CNRS dédié à la compréhension du fonctionnement environnemental du bassin méditerranéen sous la pression du changement global, et MERMEX, sa composante dédiée à l'étude de l'écosystème marin, sans oublier les programmes d'observation à long terme MOOSE et BOUSSOLE), et l'utilisation accrue de plates-formes autonomes (projets NAOS-Med et remOcean, dédiés au renforcement de l'observation des propriétés physiques et biogéochimiques de la colonne d'eau par l'utilisation de flotteur profileurs BGC-Argo, voir section 3.2), qui a permis la réalisation d'une telle démarche scientifique. Dans le cadre de ma thèse, j'ai pu participer à la campagne en mer Bio-Argo-Med (dans le cadre du projet NAOS-Med), dont le but a été d'étendre un système d'observation basé sur l'utilisation de flotteurs BGC-Argo. Par ailleurs, j'ai réalisé l'analyse de données provenant d'un effort d'échantillonnage sans précédent dans le bassin Nord-Ouest de la Méditerranée (projets DEWEX et DOWEX de MISTRALS-MERMEX). Lors de ces deux expériences de travail, j'ai pu mûrir une réflexion autour de l'utilisation des régimes trophiques pour la mise en place d'un système d'observation, ainsi que pour l'analyse des données in situ qui en résulte.

Dans un premier temps est présentée la manière d'utiliser les régimes trophiques pour permettre de coordonner le déploiement de plates-formes autonomes et la réalisation de campagnes océanographiques. Dans un second temps, une attention particulière sera réservée à l'apport du couplage des moyens d'observations. Pour cela, un focus sur les différents outils utilisés durant ma thèse sera effectué.

2. Les régimes trophiques comme cadre de travail

2.1. Organisation des moyens d'observation

Lors de la mise en place d'un système d'observation pour étudier les processus environnementaux souhaités, une attention particulière est apportée aux types et au nombre de plates-formes nécessaires, ainsi qu'à leur distribution spatiale. De même, la réalisation de campagnes océanographiques pour répondre à une problématique scientifique identifiée, demande l'établissement d'un plan d'échantillonnage réfléchi et réalisable. Dans le cas présent, l'étude de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée représente le processus environnemental visé. Les régimes trophiques, de par leur nature, sont une aide pour l'organisation de l'observation. Pour démontrer cela, l'exemple des campagnes océanographiques réalisées durant les projets DEWEX et DOWEX est présenté.

Les projets DEWEX et DOWEX, couplés au réseau d'observation MOOSE, ont permis la réalisation de plusieurs campagnes océanographiques à l'échelle de cette région océanique au cours d'un cycle annuel (de juillet 2012 à juillet 2013). Lors de la mise en place de ces campagnes d'observations, phase du projet à laquelle je n'ai pas participé, l'utilisation des régimes trophiques a contribué à coordonner ces campagnes.

En moyenne, le NWM présente majoritairement un régime trophique nommé « Bloom » (DR09 et voir chapitre 2, Figure 3.1), qui est marqué par des périodes avec de fortes augmentations et diminutions de la biomasse phytoplanctonique (Figure 3.1). L'un des enjeux des projets DEWEX et DOWEX était de pouvoir reconstruire les cycles saisonniers des propriétés physiques et biogéochimiques impactant cette saisonnalité du phytoplancton dans le NWM. Pour cela, l'implémentation temporelle des campagnes océanographiques, ainsi que les déploiements de plates-formes autonomes (flotteurs profileurs et planeurs sous-marins, voir section 3.2), se sont

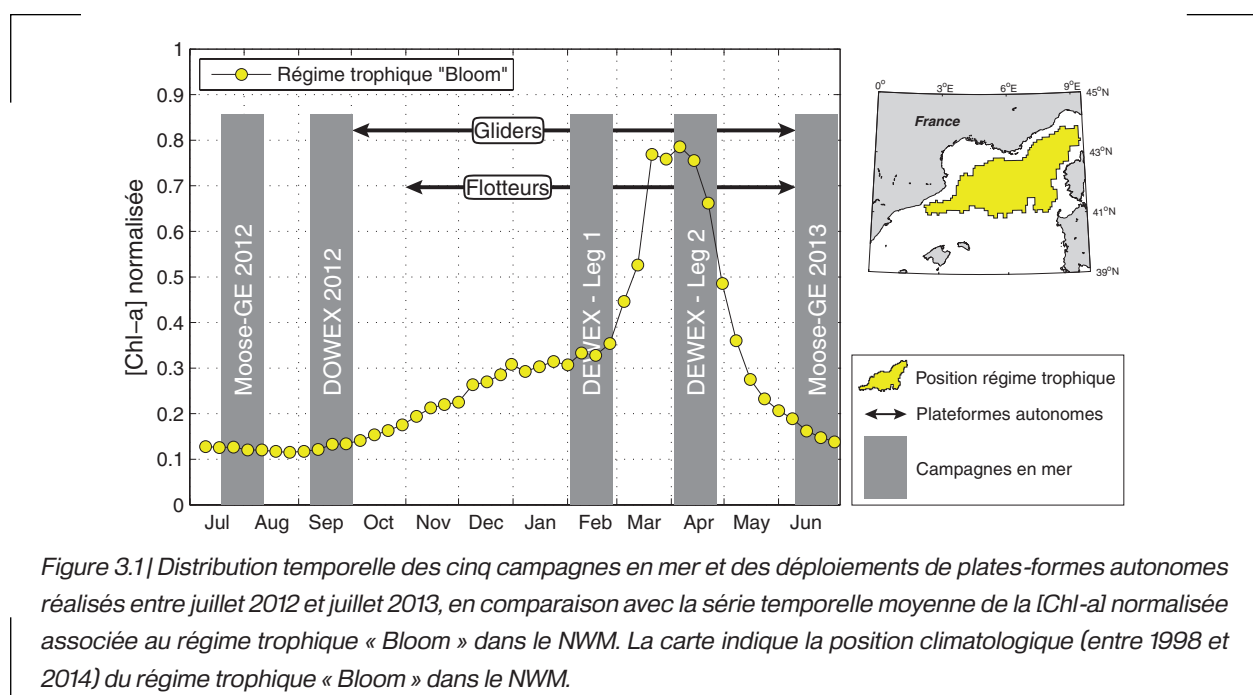


Figure 3.1 | Distribution temporelle des cinq campagnes en mer et des déploiements de plates-formes autonomes réalisées entre juillet 2012 et juillet 2013, en comparaison avec la série temporelle moyenne de la [Chl-a] normalisée associée au régime trophique « Bloom » dans le NWM. La carte indique la position climatologique (entre 1998 et 2014) du régime trophique « Bloom » dans le NWM.

faits sur la base du cycle climatologique de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ associé au régime trophique « Bloom » (Figure 3.1). Cinq campagnes en mer ont été réalisées aux périodes critiques de ce cycle : la période estivale (juillets 2012 et 2013), automnale (septembre 2012), hivernale (février 2013) et printanière (avril 2013). La distribution spatiale des stations était similaire entre les campagnes, avec un nombre de stations variant en fonction des conditions météorologiques. Par ailleurs, les plates-formes autonomes déployées ont couvert les périodes du cycle non échantillonnées par des campagnes océanographiques (Figure 3.1).

2.2. L'analyse de données in situ

La réalisation de ce plan d'observation dans le NWM, entre juillet 2012 et juillet 2013, a permis la récolte d'un grand nombre de données, dont l'analyse dans le cadre de ma thèse s'est faite avec l'utilisation de la distribution spatiale des régimes trophiques lors de cette même année (Figure 3.2). En effet, lors de la mise en place du plan d'observation, la distribution annuelle des régimes trophiques dans le NWM n'était pas connue (ni prévisible). Mais pour l'analyse des données collectées, l'utilisation des images satellites de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ cette année-là, a permis de connaître la distribution spatiale annuelle des régimes trophiques dans le NWM (Figure 3.2). Ces régimes trophiques sont utilisés ici pour contextualiser¹, synthétiser et structurer l'information contenue dans les données collectées in situ par les différentes plates-formes.

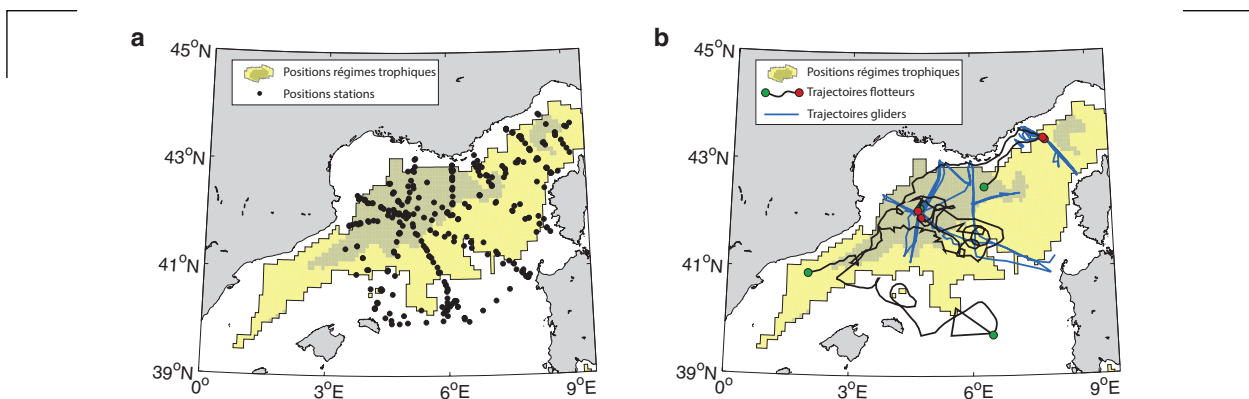


Figure 3.2 | (a) Distribution spatiale des stations réalisées durant les cinq campagnes en mer des projets DEWEX, DOWEX et MOOSE entre juillet 2012 et juillet 2013, (b) et trajectoires des plates-formes autonomes déployées. La position des régimes trophiques dans le NWM sur la même période est indiquée en fond de carte.

Pour cela, l'ensemble des données collectées au sein d'un même régime trophique ont été rassemblées, ce qui correspond à une classification dite supervisée (avec un *a priori*) des observations. On fait ici l'hypothèse qu'il existe une homogénéité spatiale dans la variabilité temporelle des paramètres physiques et biogéochimiques au sein des régions concernées par le même régime trophique. Il s'agira ensuite d'observer et d'analyser si les variables physiques et biogéochimiques observées présentent des cycles annuels cohérents au sein de ces régimes trophiques.

¹ La contextualisation est ici définie comme le processus d'étendre les informations obtenues au niveau d'un profil vertical au cadre spatio-temporel du régime trophique dans lequel le profil a été réalisé

De ce fait, l'approche utilisant les régimes trophiques est intrinsèquement différente de celle généralement utilisée. En effet, dans un grand nombre de cas, une analyse descriptive des observations disponibles est effectuée. Elle consiste à examiner les observations recueillies, afin d'identifier des liens entre les différentes stations et variables mesurées. Les résultats peuvent notamment être obtenus et/ou confirmés par l'utilisation de méthodes statistiques exploratoires multidimensionnelles. Ces méthodes consistent à classer les stations entre elles en fonction de la similarité de leurs observations pour les variables analysées. Cela se fait généralement par l'utilisation de méthodes statistiques de classifications dites non supervisées (sans un a priori).

Or, ici, dans le cadre de mon travail de thèse, ce sont les régimes trophiques qui ont été utilisés pour regrouper les stations. L'avantage d'une telle méthode réside dans le fait qu'un contexte biologique, avec une dimension temporelle et spatiale (le cycle saisonnier de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ ainsi que sa distribution géographique), est associé aux régimes trophiques. En effet, étant donné que les régimes trophiques ont été étudiés sur plusieurs années, il est intéressant de pouvoir extrapoler les observations et les résultats obtenus sur une plus grande échelle temporelle permettant, par exemple, d'expliquer la variabilité interannuelle d'une zone (le NWM dans le cas présent).

3. L'approche multi-outils dans le NWM

3.1. Présentation de l'approche multi-outils

Différentes plates-formes peuvent observer un même environnement mais à des échelles d'observation distinctes. Le but de l'approche multi-outils va être d'exploiter l'ensemble des observations réalisées par différentes plates-formes pour obtenir la représentation la plus complète possible de l'environnement observé. Dans le cadre de l'analyse des données provenant des activités 2012-2013 dans le NWM, les moyens d'observation qui ont été utilisés sont : les satellites, les

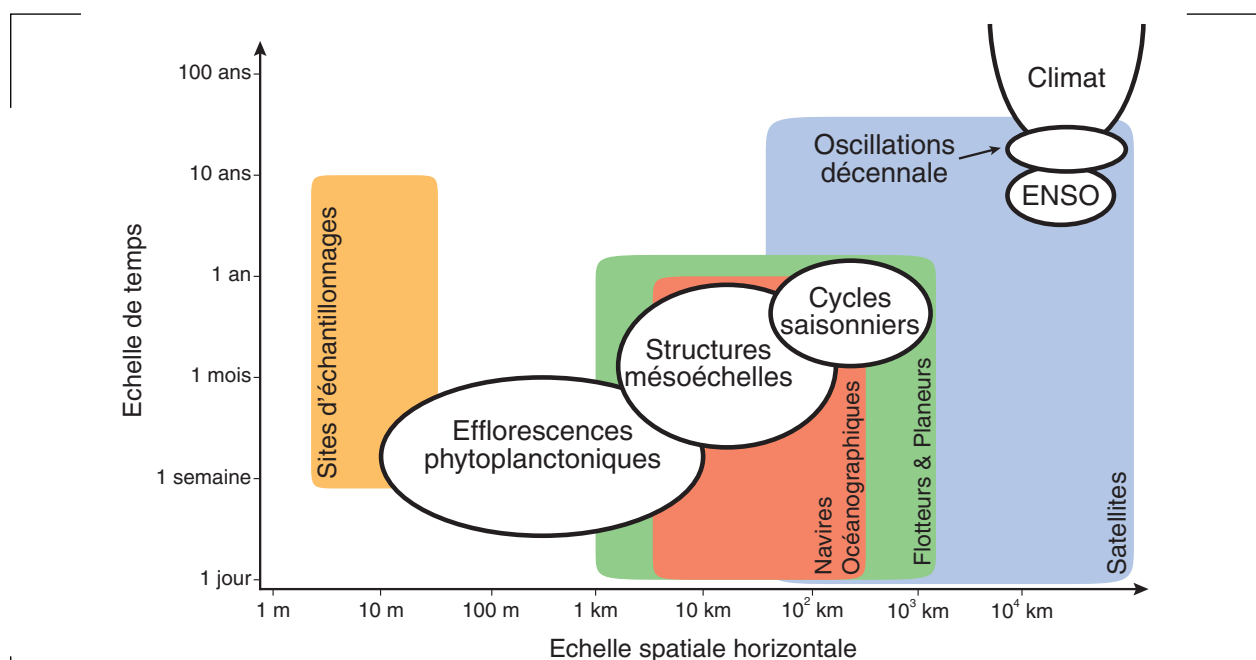


Figure 3.3 | Diagramme illustrant les échelles spatio-temporelles de processus physiques et biologiques, ainsi que les échelles spatio-temporelles échantillonnées par différentes plates-formes d'observations.

campagnes océanographiques (à l'échelle du NWM ou à un site d'échantillonnage), les flotteurs profileurs et les planeurs sous-marins. Dans le diagramme de la Figure 3.3 sont indiquées les échelles spatio-temporelles caractéristiques de chacun de ces moyens d'observation et de certains processus. Les moyens d'observation in situ (les campagnes océanographiques, les flotteurs et les planeurs sous-marins) observent chacun une échelle spatio-temporelle relativement restreinte. Au contraire, l'observation depuis l'espace, principalement utilisée pour fournir la distribution spatiale des régimes trophiques, année après année, couvre des échelles spatio-temporelles plus larges. En regroupant l'ensemble des observations, provenant des satellites et des plates-formes in situ, la représentabilité spatiale horizontale des données in situ sera extrapolée à l'échelle spatiale horizontale du satellite.

Toutefois, dans la Figure 3.3 l'échelle spatiale concerne uniquement la dimension horizontale. Or, contrairement aux satellites, les plates-formes in situ permettent d'accéder à l'information sur la dimension verticale, car ils récoltent des observations à partir de profils verticaux le long de la colonne d'eau. Ainsi, les plates-formes in situ vont, en plus d'apporter des informations non disponibles avec les mesures satellitaires (variables physiques et biogéochimiques supplémentaires), surtout renseigner sur la dimension verticale des variables observées depuis l'espace (notamment la [Chl-a]). Finalement, les mesures in situ réalisées au niveau du site d'échantillonnage vont permettre de vérifier la cohérence sur le long terme entre les observations in situ et satellitaires. Pour conclure, l'avantage d'utiliser une telle approche multi-outils est de pouvoir observer et analyser en parallèle les cycles annuels de biomasse phytoplanctonique, et ceux de variables physiques et biogéochimiques.

3.2. Plates-formes d'observations in situ utilisées

Durant ma thèse, des données provenant de différentes plates-formes de mesures in situ étaient à ma disposition pour étudier les processus environnementaux liés aux régimes trophiques. Les données récoltées sont obtenues le long de la colonne d'eau à partir de profils verticaux. Les plates-formes in situ ont en commun l'utilisation d'une sonde CTD (*Conductivity-Temperature-Depth*) mesurant la pression, la température et la conductivité in situ, à partir desquelles la température potentielle, la salinité et la densité sont dérivées. Dans certain cas, la sonde CTD est aussi couplée à un fluorimètre pour estimer la [Chl-a]. Certaines plates-formes ont aussi été équipées d'un rétrodiffusiomètre, permettant d'estimer le contenu particulaire (voir Encadré 3.1 pour l'ensemble des détails sur les paramètres mesurés). Plusieurs autres paramètres ont été échantillonnés pendant la période 2012-2013, mais je me concentre toutefois ici sur les paramètres listés dans Encadré 3.1. Ci-dessous, chaque plate-forme utilisée est présentée.

Navires océanographiques

Les navires océanographiques permettent le déploiement de presque la totalité des sondes et instruments à la disposition de la recherche océanographique. C'est donc à partir des navires océanographiques que l'échantillonnage du système océanique s'effectue en priorité, car l'utilisation des instruments est, en outre, facilitée par la possibilité d'un contrôle humain à bord.

Encadré 3.1 | Les paramètres physiques, chimiques et biologiques mesurés

Température, Salinité et Densité : Il s'agit des propriétés physiques de l'eau de mer, classiquement mesurées à partir d'un capteur de température, conductivité et pression (sonde CTD, *Conductivity Temperature Depth*). La conductivité et la température in situ sont transformées en salinité et température potentielle (température in situ corrigée de l'effet de la pression). La salinité (PSU) et la température potentielle (°C) sont ensuite utilisées pour calculer la densité (kg m^{-3}) de l'eau de mer (théoriquement parlant, elle correspond à l'anomalie de la masse volumique potentielle de l'eau de mer). L'ensemble de ces propriétés sont calculées en utilisant les équations thermodynamiques de l'eau de mer 2010 (TEOS-2010, www.teos-10.org).

Les navires océanographiques possèdent des bathysondes (système électronique d'acquisition continue de mesures) sur laquelle est fixée la sonde CTD, permettant de mesurer en continue les propriétés physiques sur la verticale. Les mêmes sondes CTD équipent aussi les flotteurs profileurs et les planeurs sous-marins (chapitre 3, section 3.2).

La chlorophylle-*a* : La concentration en chlorophylle-*a* ([Chl-*a*]) est utilisée comme un estimateur de la biomasse phytoplanctonique, car ce pigment est présent au sein de tous les organismes photosynthétiques. Dans un échantillon d'eau de mer, prélevé à partir de bouteilles Niskin par exemple (voir section 3.2 sur les navires océanographiques), la [Chl-*a*] peut être mesurée à partir de la méthode de chromatographie liquide à haute pression (méthode HPLC). Pour cela l'échantillon est filtré sur un filtre en fibre de verre. Ensuite les pigments (la chlorophylle-*a*, et d'autres pigments phytoplanctonique) sont extraits du filtre puis séparés et quantifiés par HPLC (pour plus de détails sur la méthode HPLC voir [Ras et al., 2008]).

La [Chl-*a*] présente dans l'eau de mer peut aussi être déterminée par un fluorimètre mesurant la fluorescence de la chlorophylle-*a*. Le principe repose sur le fait que la molécule de chlorophylle-*a*, éclairée avec une lumière bleue, passe à un état excité dû aux photons absorbés, et revient à un état initial, non-excité, en réémettant une quantité de photons (i.e. la fluorescence) dans la partie rouge du spectre de la lumière. Un fluorimètre donc, une fois avoir éclairée une certaine quantité d'eau avec de la lumière bleue, mesure avec un photomètre la quantité de lumière émise par fluorescence (i.e. dans la partie rouge). C'est cette mesure qui est ensuite liée à la [Chl-*a*] via des algorithmes de calibration.

L'avantage d'utiliser un fluorimètre est que celui-ci peut être monté sur une bathysonde, ou sur les plateformes autonomes (flotteurs profileurs, Figure 3.4, et planeur sous-marins). Ainsi la [Chl-*a*] est mesurée de manière continue le long des profils verticaux. Les fluorimètres ont toutefois aussi des désavantages : leur calibration (chapitre 3, section 3.3) mais aussi la variabilité de l'intensité de la fluorescence à cause des processus cellulaires physiologiques de photo-protection (*Non Photochemical Quenching*, e.g. [Xing et al., 2012]) modifient la relation entre l'intensité de fluorescence et la [Chl-*a*].

Les nitrates : Les nitrates font partie des macronutriments nécessaires au phytoplancton pour pouvoir composer sa biomasse (d'autres macronutriments, comme par exemple les phosphates, sont nécessaires à la croissance algale, mais ici je n'aborde que les techniques de mesures liées aux nitrates). La mesure de la concentration des ions nitrate ($[\text{NO}_3^-]$) dans l'eau de mer permet de déterminer dans quelle condition évolue le phytoplancton (e.g. condition de limitation en nitrate). A partir d'un échantillon d'eau de mer prélevé, il est possible de déterminer la $[\text{NO}_3^-]$ par dosage colorimétrique sur un autoanalyseur Seal Bran & Luebbe. Le dosage colorimétrique repose sur la quantification de produits colorés, issus de la réaction chimique entre les NO_3^- et des réactifs chimiques ajoutés dans l'échantillon (pour plus de détails sur la méthode voir [Aminot and Kérouel, 2007]).

La $[\text{NO}_3^-]$ présente dans l'eau de mer peut aussi être déterminée à partir d'un capteur SUNA (*Submersible Ultraviolet Nitrate Analyzer*), sans l'intervention de réactifs chimiques. Celui-ci mesure dans un échantillon d'eau de mer l'absorption par les ions NO_3^- de la lumière dans le spectre de l'UV (217-240 nm) [Johnson and Coletti, 2002]. Comme le fluorimètre, le capteur SUNA peut équiper les plateformes autonomes (e.g. Figure 3.4). Ainsi, la $[\text{NO}_3^-]$ est mesurée de manière continue le long des profils verticaux.

Le POC : La production photosynthétique réalisée par le phytoplancton forme du carbone organique pouvant se retrouver sous deux formes particulaire (POC, *Particulate Organic Carbon*) ou dissoute (DOC, *Dissolved Organic Carbon*). Les mesures de POC présent dans des échantillons d'eaux de mers peuvent être obtenues en filtrant l'échantillon sur des filtres en fibre de verre, qui sont ensuite séchés à l'étuve. Les concentrations en POC sont ensuite déterminées à partir d'un analyseur CHN (instrument permettant de déterminer la composition élémentaire d'un échantillon, les principaux éléments mesurés étant : le carbone (C), de l'hydrogène (H) et de l'azote (N)).

Plusieurs études ont aussi montré que les capteurs mesurant la rétrodiffusion particulaire (b_{pp}), peuvent être utilisés pour estimer la quantité de POC contenu dans l'eau de mer (e.g. [Loisel et al., 2001; Cetinić et al., 2012]). Ces capteurs (appelés rétrodiffusiomètres) mesurent l'indicatrice de diffusion ($\beta(\theta, \lambda)$) qui dépend de la direction de la propagation de la lumière θ à la longueur d'onde λ . Afin de retrouver la contribution de l'indicatrice de diffusion des particules, β_p , la contribution de l'eau de mer pure, β_{sw} , doit être quantifiée. Le coefficient de rétrodiffusion $b_{pp}(\lambda)$ est finalement déterminé à partir de β_p en appliquant à celui-ci un facteur de conversion, χ (car la mesure de rétrodiffusion n'est effectuée qu'à un certain angle). Encore une fois, comme le fluorimètre et le capteur SUNA, un rétrodiffusiomètre peut équiper les plateformes autonomes (e.g. Figure 3.4).

Les navires, toutefois, sont soumis aux aléas des conditions météorologiques et, leur utilisation ne peut être que ponctuelle (généralement pendant environ un mois), car les coûts humains et financiers sont souvent très élevés.

Lors de campagnes océanographiques, l'utilisation de bouteille Niskin permet de prélever de l'eau de mer à différentes profondeurs le long des profils verticaux réalisés, pour ensuite pouvoir mesurer différents paramètres dans ces échantillons. Dans le cadre de ma thèse, je me suis intéressé à une partie des paramètres ainsi mesurés : les concentrations en nutriments, en carbone organique particulaire (POC) et en pigments phytoplanctoniques. Ces types de mesure seront, entre autre, utilisées pour la calibration des capteurs embarqués sur les plateformes autonomes. Les campagnes océanographiques ont aussi l'avantage d'avoir une couverture spatiale relativement importante.

Par ailleurs, des campagnes océanographiques peuvent aussi être effectuées au niveau d'un site d'échantillonnage fixe. Dans le cadre de ma thèse, les données provenant d'une série temporelle multi-annuelle à un site d'échantillonnage situé en Mer Ligure (DYFAMED/BOUSSOLE, 43.42 N et 7.85 E) ont été utilisées. Bien qu'un mouillage pour la collecte à haute fréquence de données optiques soit installé sur le site (projet BOUSSOLE, [Antoine et al., 2008]), j'ai utilisé pour mon travail uniquement les données récoltées lors de campagnes océanographiques mensuelles. C'est un suivi eulérien des mêmes variables mesurées lors d'une campagne océanographique classique. Cela permet l'observation des tendances à long terme, de la variabilité interannuelle ou encore de réaliser des analyses climatologiques.

Les flotteurs profileurs

Les flotteurs profileurs sont des plates-formes autonomes lagrangiennes qui peuvent être équipés de capteurs mesurant des paramètres physiques et biogéochimiques. Une fois déployé en mer, le flotteur profileur descend en profondeur (généralement 1000 m, Figure 3.4a, étape 1) et dérive aux gré des courants profonds pendant plusieurs heures ou jours (Figure 3.4a, étape 2). Au moment de sa remontée en surface (déclenchée automatiquement et généralement à des intervalles constants de 1, 2 ou 5 jours), les capteurs implantés sur le flotteur acquièrent les mesures (Figure 3.4a, étape 3). Une fois arrivé en surface, les données du profil sont envoyées par satellites à un serveur à terre, permettant un accès direct aux données récoltées (Figure 3.4a, étape 4). Après avoir transmis les données, le flotteur repart en profondeur pour un nouveau cycle.

Plus de 3000 flotteurs mesurant pression, températures et salinité, sont actuellement opérationnels (depuis 10 ans) dans le cadre du programme Argo (www.argo.net). Plus récemment, des flotteurs profileurs appelés BGC-Argo ont été développés pour mesurer des paramètres biogéochimiques (Figure 3.5b). Dans le cadre de ma thèse, j'ai essentiellement utilisé les données provenant de la sonde CTD, du capteur nitrate, du fluorimètre et du rétrodiffusiomètre (voir Encadré 3.1). Les flotteurs profileurs ont l'avantage de pouvoir fournir des données pendant généralement plus d'un an, de manière hebdomadaire (ou quotidienne), et dans n'importe quelles conditions météorologiques. Néanmoins, leurs déplacements restent tributaires des courants marins en profondeur.

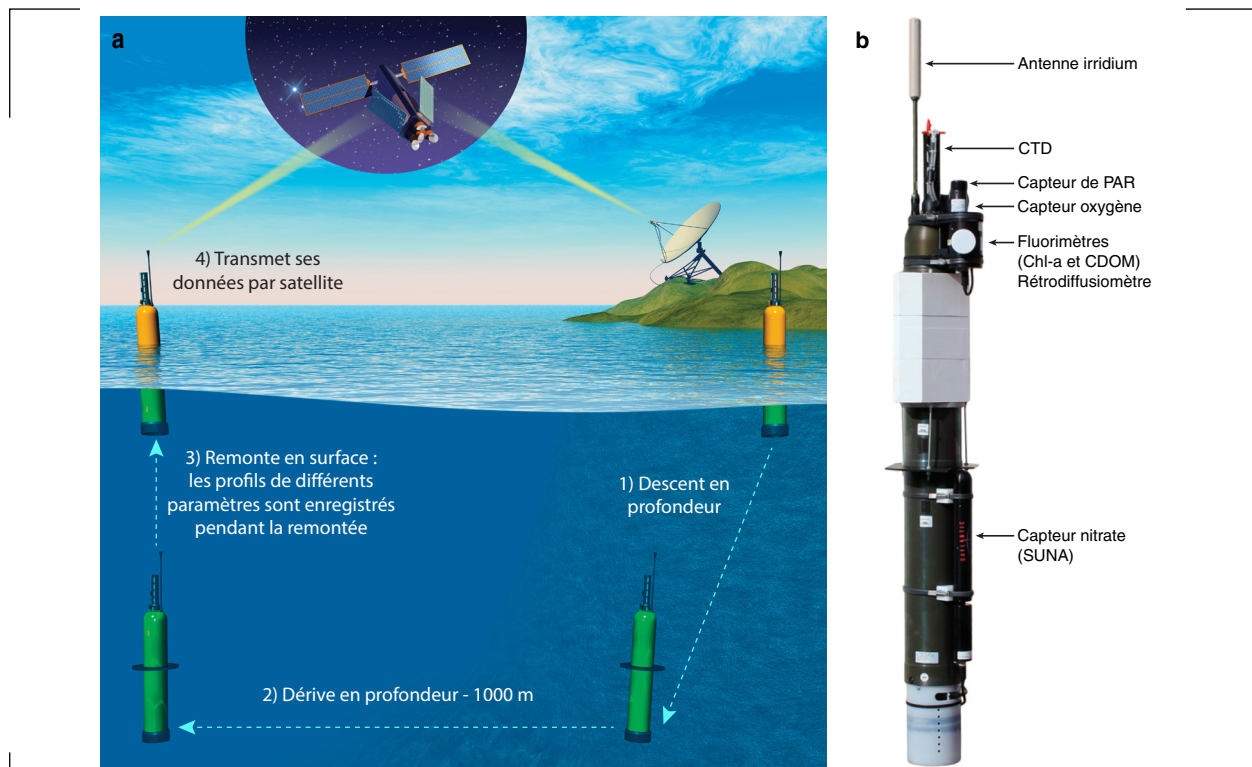


Figure 3.4 | (a) Schéma illustrant le fonctionnement d'un flotteur profileur (modifiée à partir de www.argo.ucsd.edu/pictures) et (b) présentation d'un flotteur BGC-Argo.

Les planeurs sous-marins

A l'instar des flotteurs profileurs, les planeurs sous-marins sont aussi des plates-formes autonomes pouvant embarquer une sonde CTD et des capteurs biogéochimiques. Pour mon travail de thèse, j'ai utilisé les mesures de pressions, de températures, de salinités et celles provenant du fluorimètre. Contrairement aux flotteurs profileurs, les planeurs sous-marins peuvent se diriger selon une trajectoire définie par l'utilisateur. Le long de cette trajectoire, le planeur sous-marin va effectuer des profils verticaux en dent de scies, entre la surface et jusqu'à 1000 m de profondeur. Chaque profil étant généralement séparé par 2-4 km et 2-4 h. Une mission d'échantillonnage réalisée par un planeur sous-marin est généralement courte (de 1 à 2 semaines).

3.3. Calibration des fluorimètres et rétrodiffusiomètres des plateformes autonomes

La fluorescence de la chlorophylle-*a* est un estimateur de la [Chl-*a*] (voir Encadré 3.1). La rétrodiffusion particulaire peut-elle être utilisée comme un estimateur de la concentration en POC ([POC], voir encadré 3.1). Pour pouvoir calibrer ces deux estimateurs, des données in situ de références pour la [Chl-*a*] et la [POC] ont été utilisées, elles proviennent des campagnes océanographiques. Le but ici est de générer une base de données homogène et élargie en nombre de profils verticaux. Pour cela, tous les capteurs ont été calibrés sur la même base de données de référence provenant de l'échantillonnage réalisé lors des campagnes océanographiques.

La calibration des capteurs s'est effectuée en utilisant des mesures concomitantes entre les campagnes océanographiques et les plateformes autonomes. Des stations dites « rendez-vous » ont été définies entre la position des plates-formes autonomes et des navires océanographiques. Pour être considéré concomitants, les profils verticaux des deux plates-formes devaient être distant de moins de 35 km et séparés par moins de 24 h. Les données collectées aux mêmes profondeurs sont ensuite utilisées pour la calibration. Soit les coefficients de calibrations sont re-calculés pour chaque plates-forme (c'est le cas des fluorimètres), soit les coefficients de calibrations sont les mêmes pour toutes les plates-formes (c'est le cas des rétrodiffusiomètres).

4. Conclusion

Les régimes trophiques ont ainsi été utilisés pour l'organisation des moyens d'observation, et vont être utilisés pour l'analyse des données qui en résulte (présenté dans le chapitre 4). Pour cela, dans ma thèse, les données à ma disposition seront regroupées et ensuite analysées par régimes trophiques. Cette analyse va permettre de confirmer si les régimes trophiques peuvent être utilisés pour des études portant sur la saisonnalité du phytoplancton dans un bassin océanique.

Cette contextualisation des données in situ à partir des régimes trophiques déterminés par satellite représente, à mon avis, un moyen facilitant considérablement l'analyse des données. D'une part, l'information est interprétée et extrapolée à l'échelle spatiale des régimes trophiques. D'autre part, la réflexion peut être étendue à la compréhension de la variabilité interannuelle d'un régime trophique, et donc du cycle saisonnier de biomasse phytoplanctonique qui lui est associé.

Dans ce chapitre, l'ensemble des moyens d'observation in-situ disponibles pour réaliser ce travail ont été présentés. L'un des défis majeurs a été de pouvoir coupler les informations associées à chacune d'entre elle, ce que j'ai appelé l'approche multi-outils. L'avantage de la méthode est d'élargir le cadre spatio-temporel restreint de chacune de ces plates-formes et de l'utiliser de façon synergique. C'est l'utilisation des régimes trophiques qui va permettre cela, en contextualisant les informations récoltées par ces plateformes diverses. Cet effort de contextualisation de l'information récoltée in situ a été un point essentiel lors de mon travail de thèse. Il sera discuté partiellement dans le chapitre suivant qui est dédié à l'étude de la saisonnalité du phytoplancton dans le NWM.

La saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée Nord-Ouest

1. Introduction	80
1.1. La Méditerranée Nord-Ouest comme lieu d'étude.....	80
1.2. La convection profonde en Méditerranée Nord-Ouest.....	81
1.3. Le cycle saisonnier du phytoplancton	82
2. Variabilité spatiale de la saisonnalité du phytoplancton dans le bassin Nord-Ouest de la Méditerranée : rôle de la MLD	83
2.1. Résumé de l'étude	83
2.2. Article soumis à <i>Journal of Geophysical Research – Oceans</i> : Impacts of the deep convection on the phytoplankton blooms in temperate seas: a multiplatform approach over a complete annual cycle (2012-2013 DEWEX experiment).....	84
2.3. Conclusion et perspectives de l'étude	105
3. La production primaire associée au Nord-Ouest : influence de la communauté phytoplanctonique	106
3.1. Résumé de l'étude	106
3.2. Article en préparation pour <i>Journal of Geophysical Research – Oceans</i> : Influence of the phytoplankton community structure on the spring and annual primary production in the North-Western Mediterranean Sea	108
3.3. Conclusion et perspectives de l'étude	126
4. Conclusion générale	126

1. Introduction

1.1. La Méditerranée Nord-Ouest comme lieu d'étude

Pour rappel, au cours d'un cycle annuel, les conditions environnementales et la réponse du phytoplancton varient [Yentsch and Garside, 1986]. Pour prendre en compte l'ensemble des facteurs environnementaux pouvant affecter la saisonnalité du phytoplancton, il ne faut donc pas se focaliser uniquement sur un évènement saisonnier en particulier (e.g. le bloom printanier), mais examiner le cycle annuel complet [Chiswell et al., 2015]. Par ailleurs, pour pouvoir étudier plus en détail les conséquences sur la production phytoplanctonique et le fonctionnement des cycles biogéochimiques, la prise en compte de la structuration saisonnière de la communauté phytoplanctonique (e.g. structuration en taille) est nécessaire. En effet, chaque groupe phytoplanctonique possède ses propres capacités de fixation du carbone (propriétés photophysologiques, e.g. [Uitz et al., 2008]), et influence différemment les flux biogéochimiques tels que l'export du carbone organique via la pompe biologique (e.g. [Legendre and Le Fèvre, 1991]).

Au cours d'un cycle annuel, l'un des facteurs environnementaux majeurs pouvant influencer la saisonnalité du phytoplancton est la MLD. En effet, comme décrit plus en détail dans le chapitre 1, section 1.2, la disponibilité en nutriments et en lumière, mais aussi certaines interactions biotiques, sont influencées par la MLD. Or, les modèles utilisés actuellement pour prédire l'impact du changement climatique sur le système océanique prévoient une possible augmentation de la stabilité de la colonne d'eau, entraînant une réduction des variations saisonnières de MLD [IPCC, 2014]. Les prévisions quant à la réponse du phytoplancton à ces modifications, qui pourrait être différente en fonction des régions océaniques, présentent encore beaucoup d'incertitudes (chapitre 1, section 1.5). L'un des moyens pour améliorer nos connaissances sur ce point est donc de réaliser, à des échelles spatio-temporelles réduites, des analyses sur les variations saisonnière et interannuelle de l'influence de la MLD sur la saisonnalité du phytoplancton. Pour cela, la Méditerranée Nord-Ouest (NWM) offre des caractéristiques indéniables pour mener à bien ce genre d'étude.

En effet, la disponibilité en données dans cette région est importante (comme présenté dans le chapitre 3), avec notamment des séries temporelles à long terme (e.g. site d'échantillonnage DYFAMED/BOUSSOLE) et des programmes d'échantillonnage in situ à l'échelle de la région par l'intermédiaire de campagnes océanographiques et de plates-formes autonomes (exemple des programmes DEWEX, DOWEX et MOOSE). De plus, des expériences de modélisations de la zone du NWM, utilisant des modèles régionaux couplés physique-biogéochimie, ont atteint des niveaux de représentation de la dynamique océanique très aboutis [Bernardello et al., 2012; Herrmann et al., 2013; Auger et al., 2014; Estournel et al., 2016; Ulses et al., 2016]. Enfin, cette région présente l'avantage de réunir, à une échelle régionale, une variabilité interannuelle importante à la fois dans le mélange vertical hivernal et dans la saisonnalité du phytoplancton. Ces deux caractéristiques sont présentées dans les sections suivantes (sections 1.2 et 1.3).

1.2. La convection profonde en Méditerranée Nord-Ouest

La région NWM est une zone de formation d'eau dense, produisant les eaux profondes du bassin Ouest, en majeure partie par le processus dit de convection profonde en océan ouvert [Marshall and Schott, 1999]. La zone où se produit la convection profonde est communément située au centre de la circulation cyclonique générale du bassin. Celle-ci est formée par le courant Nord s'écoulant le long des côtes d'est en ouest, par le front Nord-Baléares au sud du bassin Provençal, et par le courant Ouest de la Corse s'écoulant vers le nord ([Millot, 1999]). Schématiquement, le processus de convection profonde comprend trois phases : le pré-conditionnement, puis le mélange vertical, et finalement l'étalement des eaux profondes nouvellement formées. Ces phases ont largement été détaillées dans plusieurs études (e.g. [MEDOC Group, 1970; Marshall and Schott, 1999]), dont une présentation rapide est faite ici.

Durant la phase de pré-conditionnement, la circulation cyclonique de la région provoque une remontée en surface des isopycnes au centre de la zone. Les eaux situées à des profondeurs intermédiaires, dont la stabilité est faible, se retrouvent proches de la surface. Le refroidissement local de la région pendant l'hiver, et les fortes évaporations induites par les vents secs et froids (le Mistral et la Tramontane), provoquent une perte de flottabilité importante des eaux de surface. La colonne d'eau devient alors très faiblement stratifiée, permettant un mélange vertical violent, c'est la phase de mélange vertical. Les eaux mélangées denses se dispersent ensuite en profondeur. Au printemps, sous l'effet du réchauffement en surface et de la diminution des forçages atmosphériques, il y a une stratification de la zone qui a été mélangée.

Cependant, une importante variabilité interannuelle de l'activité convective existe dans la région Nord-Ouest, car les pertes de flottabilité ne sont pas équivalentes entre les années, à cause des variations des forçages atmosphériques et de la variabilité interannuelle dans la stabilité des masses d'eaux (e.g. [Mertens and Schott, 1998; Send et al., 1999; Houpert et al., 2016; Somot et al., 2016]). L'ensemble provoque des fluctuations interannuelles dans les approfondissements de la MLD pendant l'hiver. En effet, la durée du mélange vertical, la profondeur maximale qu'il atteint, ainsi que le moment de la stratification printanière, présentent une variabilité spatio-temporelle et interannuelle importante [L'Hévéder et al., 2013; Somot et al., 2016].

L'impact du mélange vertical sur le phytoplancton est en partie repérable par satellite. A cause de l'augmentation de la MLD, une dilution des cellules phytoplanctoniques est induite. Celle-ci provoque au niveau de la zone convective des $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ plus faibles, à la limite de la détection des capteurs satellitaires [Morel and André, 1991]. Cette caractéristique a notamment été utilisée pour mesurer la variabilité dans la superficie couverte par la zone de convection [Herrmann and Bouffard, 2009]. Cela traduit d'ores et déjà une réponse variable du phytoplancton en fonction du mélange vertical de la colonne pendant l'hiver. Celle-ci est davantage détaillée dans la partie suivante.

1.3. Le cycle saisonnier du phytoplancton

Pour rappel, le phytoplancton dans le NWM présente un cycle saisonnier typique d'une zone tempérée. L'été, à cause de l'absence de nutriments dans les couches de surfaces, le phytoplancton se développe en profondeur et génère un DCM. Avec l'approfondissement de la MLD pendant l'hiver, la [Chl-a] dans la colonne d'eau devient très faible (dilution importante). Au printemps, un bloom phytoplanctonique en surface est observé dans la région. Cette saisonnalité du phytoplancton a notamment été étudiée à partir d'images satellite de [Chl-a] (voir chapitre 2), et correspond au régime trophique « *Bloom* » situé au large du Golfe du Lion et s'étendant jusqu'en Mer Ligure.

Au-delà de cette dynamique moyenne, les résultats du chapitre 2 suggèrent que le NWM est la seule région non-côtière du bassin méditerranéen pouvant présenter régulièrement un cycle annuel « anormal » de $[Chl-a]_{sat}$ (régime trophique « *Anomalous no. 1* »). Ce régime trophique se caractérise par un bloom printanier retardé dans la saison et plus intense pour ce qui est de l'accumulation de biomasse phytoplanctonique (la [Chl-a] annuelle maximale), il a donc été renommé « *High Bloom* ». Toujours dans le chapitre 2, il a été démontré que le régime trophique « *High Bloom* » apparaît dans le NWM lors d'années durant lesquelles la zone est caractérisée par une forte activité convective. L'apparition épisodique du régime trophique « *High Bloom* » traduit une variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton dans la région NWM. Le régime trophique « *Bloom* », au contraire, est toujours observé dans le NWM, sa présence constante fait de lui le cycle annuel majoritairement observé dans la région. Evaluer les facteurs environnementaux pilotant les différences de saisonnalité du phytoplancton associées à ces deux régimes trophiques « *Bloom* » et « *High Bloom* » observés par satellite, et les possibles conséquences sur la production phytoplanctonique, permettrait de mieux comprendre la variabilité interannuelle associée à la région NWM.

Dans un premier temps, la distinction spatiale entre les deux régimes trophiques sera étudiée à partir de données in situ. Ceci permettra de confirmer l'observation satellitaire. Ensuite les principaux facteurs environnementaux contrôlant les cycles annuels de biomasses phytoplanctoniques associés à ces deux régimes trophiques seront analysés. Pour cela, l'approche multi-outils présentée dans le chapitre précédent (chapitre 3) sera appliquée aux données récoltées durant les projets DEWEX, DOWEX, et MOOSE menée dans la région entre juillet 2012 et juillet 2013.

Dans un second temps, les communautés phytoplanctoniques associées à ces deux régimes trophiques seront étudiées. Cette analyse contient notamment une évaluation de l'impact de la structuration saisonnière des communautés phytoplanctoniques sur la production primaire, ceci par l'intermédiaire d'un modèle bio-optique de production primaire appliqué aux données in situ disponibles. L'ensemble permettra d'avoir une vision synoptique des facteurs environnementaux impactant la saisonnalité du phytoplancton en NWM, et des conséquences sur la production phytoplanctonique associée.

2. Variabilité spatiale de la saisonnalité du phytoplancton dans le bassin Nord-Ouest de la Méditerranée : rôle de la MLD

2.1. Résumé de l'étude

Durant l'hiver 2012-2013, des évènements de convection profonde particulièrement intenses se sont produits en NWM. Le régime trophique dit « *High Bloom* » a été observé dans la partie centrale de la zone, alors que, en périphérie de celui-ci, le régime trophique « *Bloom* » est identifié. Durant cette année, un effort d'échantillonnage sans précédent a été effectué, comprenant l'utilisation couplée de campagnes océanographiques et de plates-formes autonomes (détaillé dans le chapitre 3).

Dans un premier temps, la distinction spatiale entre les deux régimes trophiques, déterminée au départ à partir des cycles annuels de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ mesurés, est confirmée par les données de $[\text{Chl-a}]$ in situ récoltées au sein des deux régimes trophiques et moyennées dans la couche de surface ($[\text{Chl-a}]_{Z_{\text{pd}}}$, correspondant à la $[\text{Chl-a}]$ moyennée entre la surface et la profondeur de pénétration, Z_{pd} , avec $Z_{\text{pd}} \sim Z_{\text{eu}}/4,6$, et Z_{eu} la profondeur de la zone euphotique définie comme 1 % du PAR de surface). Les cycles annuels de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ et $[\text{Chl-a}]_{Z_{\text{pd}}}$ ainsi calculés montrent un bloom printanier retardé dans la saison et plus intense (i.e. la valeur de $[\text{Chl-a}]$ maximale) pour le régime trophique « *High Bloom* » ($[\text{Chl-a}]_{\text{sat}} \sim 2,9 \text{ mg m}^{-3}$ et la $[\text{Chl-a}]_{Z_{\text{pd}}} \sim 4,8 \text{ mg m}^{-3}$) que pour le régime « *Bloom* » ($[\text{Chl-a}]_{\text{sat}} \sim 1,3 \text{ mg m}^{-3}$ et la $[\text{Chl-a}]_{Z_{\text{pd}}} \sim 2,3 \text{ mg m}^{-3}$). Les différences ainsi identifiées sont supposées être reliées à des conditions environnementales différentes entre les régimes trophiques. Elles seraient cependant homogènes au sein d'un même régime trophique.

Dans un second temps, une analyse plus approfondie des conditions environnementales associées à ces deux régimes trophiques a été effectuée. Pour cela, les périodes d'initiation de blooms phytoplanctoniques ont été calculées à partir de méthodes appliquées aux séries temporelles continues de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ et de données de flux de chaleur. Les résultats suggèrent une augmentation automnale de la biomasse phytoplanctonique (par rapport aux valeurs estivales) initiée à la même période dans les deux régimes trophiques (fin novembre – début décembre), mais un bloom printanier retardé pour le régime trophique « *High Bloom* » (en avril) comparé au régime trophique « *Bloom* » (en mars).

Pour comprendre les mécanismes induisant ces similitudes et différences, les séries temporelles annuelles de trois paramètres environnementaux sont générées : la MLD (critère $0,01 \text{ kg m}^{-3}$ appliqué aux profils in situ de densité), la profondeur de l'isolume $0,415 \text{ mol de photon m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (dérivée de la $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$) et la concentration moyenne de nitrate dans la couche de mélange (dérivée des profils de nitrates et des valeurs de MLD associées). Pour ces trois paramètres, les valeurs sont calculées pour les deux régimes trophiques considérés (moyennes journalières sur lesquelles un filtre médian de cinq jours a été appliqué). Les séries temporelles ainsi générées sont ensuite analysées en parallèle des séries temporelles moyennes de $[\text{Chl-a}]$ in situ entre 0 et 1000 m dans les deux régimes trophiques.

Pour synthétiser à la fois les conditions de disponibilité en lumière et de mélange vertical, le rapport $Z_{0.415}/MLD$ est introduit. Ce rapport apparaît comme un bon descripteur pour expliquer les variations temporelles de [Chl-a] de surface et intégrées (entre 0 m et $Z_{0.415}$, 200 m et 1000 m) dans les deux régimes trophiques.

À l'automne, l'augmentation de la [Chl-a] en surface correspond au moment où $Z_{0.415}/MLD < 1$, et pourrait être expliquée par la remontée vers la surface du DCM. Cette remontée est pilotée, entre autres, par la diminution de $Z_{0.415}$ due au raccourcissement de la durée du jour en automne. De par l'augmentation conjointe de la MLD, les couches supérieures du DCM sont alors mélangées vers la surface.

Ensuite, au printemps, le bloom phytoplanctonique correspond au moment où $Z_{0.415}/MLD > 1$. Ainsi, le retard dans le début du bloom phytoplanctonique printanier observé au niveau du régime trophique « *High Bloom* », comparé au régime trophique « *Bloom* », serait dû à la durée du mélange vertical. Au niveau du régime trophique « *High Bloom* » le mélange vertical (analysé à partir de la MLD) est intense et long (MLD maximale > 880 m et $MLD < 25$ m en avril), car associé à des événements de convection profonde. Ainsi, pour le régime trophique « *High Bloom* », la condition $Z_{0.415}/MLD > 1$ est obtenue seulement à la fin du mois de mars – début du mois d'avril. Pour le régime trophique « *Bloom* », la condition $Z_{0.415}/MLD > 1$ est accomplie dès la mi-mars, à cause d'un mélange vertical moins intense et plus court (MLD maximale < 400 m et $MLD < 25$ m en mars). Il apparaît donc que l'interaction entre la MLD et $Z_{0.415}$, synthétisée par le rapport $Z_{0.415}/MLD$, permet de décrire la succession des phases du cycle annuel de biomasse phytoplanctonique.

Les différences concernant l'intensité du bloom phytoplanctonique printanier (valeurs de [Chl-a] maximale) ne semblent pas être liées à une différence dans la disponibilité en nitrate en surface. Les $[NO_3]_{MLD}$ en hiver sont élevées et relativement équivalentes dans les deux régimes trophiques ($[NO_3]_{MLD}$ entre ~ 5 - $6 \mu M$, avec des valeurs fortes $\sim 8 \mu M$, dans les deux régimes trophiques). Une différence dans la structuration printanière de la communauté phytoplanctonique, avec une présence en diatomées accrue au niveau du régime trophique « *High Bloom* » par rapport au régime trophique « *Bloom* » est supposée. Leur présence plus importante dans le régime trophique « *High Bloom* » pourrait être déterminée par une disponibilité en silicate différente. Cela pourrait être induit par le mélange vertical moins profond, qui n'atteint pas les stocks profonds de silicate dans le cas du régime trophique « *Bloom* ».

2.2. Article soumis à *Journal of Geophysical Research – Oceans: Impacts of the deep convection on the phytoplankton blooms in temperate seas: a multiplatform approach over a complete annual cycle (2012-2013 DEWEX experiment)*

Authors: Nicolas Mayot¹, Fabrizio D'Ortenzio¹, Vincent Taillandier¹, Louis Prieur¹, Orens Pasqueron de Fommervault¹, Hervé Claustre¹, Anthony Bosse², Pierre Testor² and Pascal Conan³

¹Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, INSU-CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), 181 Chemin du Lazaret, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

²Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS-IRD-MNHN, Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentation et Approches Numériques (LOCEAN), IPSL, 75252 Paris, France.

³Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie Microbienne (LOMIC), Observatoire Océanologique, 66650 Banyuls-sur-mer, France.

Corresponding author: Nicolas Mayot (nicolas.mayot@obs-vlfr.fr), Fabrizio D'Ortenzio (dortenzio@obs-vlfr.fr)

Key Points:

- The ratio between an isolume depth and the mixed layer depth is sensitive to different environmental processes affecting the phytoplankton
- The deep convection event induced a higher accumulation rate of phytoplankton in spring
- The difference in the magnitude of the phytoplankton spring bloom could not be ascribed to a difference in the nitrate concentration

Abstract. The North Western Mediterranean Sea combines, in a relatively small area, recurrent and intense deep convection events as well as significant autumnal and spring phytoplankton blooms. However, the importance of deep convection in the structuration of phytoplankton blooms is still debated. To determine the possible influence of deep convection on physical and biogeochemical properties that regulate phytoplankton blooms, the observations of mixed layer depth, nutrients and chlorophyll-a concentrations, were simultaneously analyzed over a whole annual cycle. For this, data from several platforms (ship surveys, Argo and Bio-Argo floats, and Bio-optical gliders) were analyzed in combination with satellite observations. In 2012-2013, satellite ocean color observations have revealed the existence of two areas (or bioregions) with contrasting phytoplankton spring bloom timing and magnitude. One of the bioregions was associated with deep convection events, and a delayed and stronger spring phytoplankton bloom. However, the higher net accumulation rate of phytoplankton in spring in this bioregion was not induced by a higher winter replenishment of nitrate. Instead, the longer and stronger winter mixing could rather have induced a change in zooplankton grazing pressure and silicate availability, leading to a stronger phytoplankton spring bloom. Furthermore, a similar autumnal phytoplankton bloom (less intense than the spring bloom) between bioregions might be ascribed to a mixing of the summer deep chlorophyll maximum, to inputs of nutrients in the surface layer, and/or also to photoacclimatation processes.

Introduction

The phytoplankton biomass seasonality in the North Western Mediterranean Sea (NWM) follows a typical pattern of temperate latitudes, with a spring bloom period, summer oligotrophy and a less intense secondary bloom in autumn [Morel and André, 1991; Bosc *et al.*, 2004; Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Estrada and Vaqué, 2014; Lavigne *et al.*, 2015]. Satellite imagery of chlorophyll *a* concentration ([Chl-*a*], in mg m⁻³, considered as a proxy of the phytoplankton biomass) reveals that this temperate cycle, localized in the Gulf of Lion, is uncommon compared to the rest of Mediterranean basin that displays a typical subtropical cycle [D'Ortenzio and Ribera d'Alcalà,

2009]. Moreover, the spatial extent of this area, with phytoplankton blooms occurring in the NWM, is inter-annually variable, as its extension can decrease or increase in response to forcing factors [Mayot *et al.*, 2016]. The intensity of the phytoplankton spring bloom (i.e., the annual maximum of surface [Chl-a]) is also varying inter-annually [Marty and Chiavérini, 2010; Volpe *et al.*, 2012; Lavigne *et al.*, 2013]. The influence of wintertime vertical mixing intensity may be the main factor controlling these year-to-year differences [Mayot *et al.*, 2016].

The hydrology of the NWM is characterized by an intense winter vertical mixing period that can be associated with deep convection events [MEDOC Group, 1970; Marshall and Schott, 1999]. This is followed by an increasing stratification during spring and summer. Finally, an erosion of the stratification ensues in autumn. The hydrological seasonal cycle of the area is therefore typical of temperate seas [Dutkiewicz *et al.*, 2001; D'Ortenzio *et al.*, 2005]. Moreover, the response of phytoplankton to wintertime vertical mixing follows a similar temporal pattern to those generally observed at higher latitudes [Lévy *et al.*, 1998, 1999; Auger *et al.*, 2014]. The analysis of the NWM region could thus be instructive for other oceanic regions (as preconized by Siokou-Frangou *et al.*, [2010]). In addition, particularly severe effects of climate change on the Mediterranean Sea have been predicted [Giorgi, 2006; Giorgi and Lionello, 2008]. For example, a generalized intensification of the water column stability can be expected [e.g., Thorpe and Bigg, 2000; Somot *et al.*, 2006], with a reduction in winter vertical mixing intensity. Hence, significant effects on phytoplankton dynamics are expected, consequently with an impact on the functioning of the whole NWM ecosystem [Estrada *et al.*, 1999; Herrmann *et al.*, 2013].

As in other temperate regions, the temporal variation in the mixed layer depth (MLD), which could be viewed as a proxy for water column stability, is considered as an important driver in modulating the spatial and temporal variations of phytoplankton biomass in the NWM [Lévy *et al.*, 1998, 1999; Mann and Lazier, 2006; Lavigne *et al.*, 2013]. Furthermore, at temperate latitudes the winter deepening of the MLD provides an efficient input of nutrients into the surface layer from deep layers [Michaels *et al.*, 1994; Williams *et al.*, 2000; Williams and Follows, 2003]. The shallowing of the MLD in spring increases light availability for phytoplankton, through the cell maintenance in the illuminated, nutrient replete surface layer, which stimulates both growth and accumulation of phytoplankton [Sverdrup, 1953; Dutkiewicz *et al.*, 2001; Follows and Dutkiewicz, 2001; Siegel *et al.*, 2002; Cullen *et al.*, 2002; Behrenfeld and Boss, 2014; Chiswell *et al.*, 2015]. The variation of the MLD also influences the trophic interactions between phyto- and zoo-plankton, by changing the dilution rate of the organisms and consequently the level of the encounter rate [Behrenfeld, 2010; Boss and Behrenfeld, 2010; Behrenfeld and Boss, 2014]. This is particularly the case for small phytoplankton and their predators (i.e., mainly micro-zooplankton).

The potential influence of exceptionally deep winter MLDs on the timing and intensity of the phytoplankton spring bloom in the NWM, has already been investigated in the past [Marty and Chiavérini, 2010; Bernardello *et al.*, 2012; Volpe *et al.*, 2012; Lavigne *et al.*, 2013; Severin *et al.*, 2014; Estrada *et al.*, 2014]. Similarly, the autumnal bloom (generally less intense than the spring bloom) was also observed to be related to the first deepening of the MLD after summer [Volpe *et al.*, 2012; Mignot *et al.*, 2014; D'Ortenzio *et al.*, 2014; Lavigne *et al.*, 2015]. On one hand,

these previous studies on NWM phytoplankton seasonality were generally restricted to a specific season/event (mostly on the basis of cruise data, i.e., [Severin *et al.*, 2014; Estrada *et al.*, 2014]). On another hand, they investigated phytoplankton seasonality over a larger temporal context, but at a fixed site (i.e., at the DYFAMED sampling site, [Marty and Chiavérini, 2010]), or using satellite data that are limited to surface layer of the ocean (i.e., [Volpe *et al.*, 2012; Lavigne *et al.*, 2013; Mayot *et al.*, 2016]).

Here, the role played by the MLD in the different processes (i.e., biotic and abiotic) regulating the phytoplankton seasonal dynamics was assessed using a year-round biogeochemical water column observations performed over the whole NWM area. This annual analysis was possible thanks to a multiplatform approach implemented in the DEWEX (DEep Water formation EXperiment) experiment, carried out between July 2012 and July 2013. During DEWEX, five ship surveys were performed at different periods of the year, with a spatial extent of the sampling strategy encompassing the whole NWM area. During most of the periods, autonomous platform observations (i.e., floats and gliders) were made simultaneously with the ship surveys so as to operate within the same spatial domain. The DEWEX experimental plan provided an exceptional density of *in situ* observations, which were here further combined with satellite ocean color data for interpretation and integration into a larger and consistent spatiotemporal context (as suggested by *Claustre et al.*, [2010] and *The Mermex Group*, [2011]). Ocean color satellites, providing high spatiotemporal resolution observations of [Chl-a] at large-scales, have proved to represent a powerful tool to contextualize *in situ* data (e.g., [Devred *et al.*, 2007; Frajka-Williams and Rhines, 2010; Lavigne *et al.*, 2013; Lacour *et al.*, 2015]). Such a large-scale approach, coupling satellite data with *in situ* measurements, should highlight the large forcing factors affecting the phytoplankton seasonal evolution, by averaging off the small-scale variabilities that might have an effect at a local scale [Franks, 2014]. Hence, the main objective here is to evaluate the influence of deep convection on the physical and biogeochemical properties that regulate phytoplankton blooms.

Materials and Methods

Ship surveys

Five ship surveys were carried out aboard the R/V *Le Suroît* and the R/V *Tethys II*: July 2012 (doi: 10.17600/12020030), September 2012 (doi: 10.17600/13450150), February 2013 (doi: 10.17600/13020010), April 2013 (doi: 10.17600/13020030) and July 2013 (doi: 10.17600/13450110). The station plan was identical for the five surveys, although the effective number of stations differed between cruises (depending on weather conditions): 63 in July/August 2012, 34 in September 2012, 54 in February 2013, 66 in April 2013 and 32 in July 2013 (Figure 4.1).

Surface to bottom profiles of pressure, temperature, conductivity and chlorophyll fluorescence were collected at each station during the field surveys. They were derived from continuous measurements performed with conductivity-temperature-depth sensors (CTD, SeaBird's 911plus) and a chlorophyll-*a* measuring fluorometer (Chlsea AquaTrack). Discrete water samples

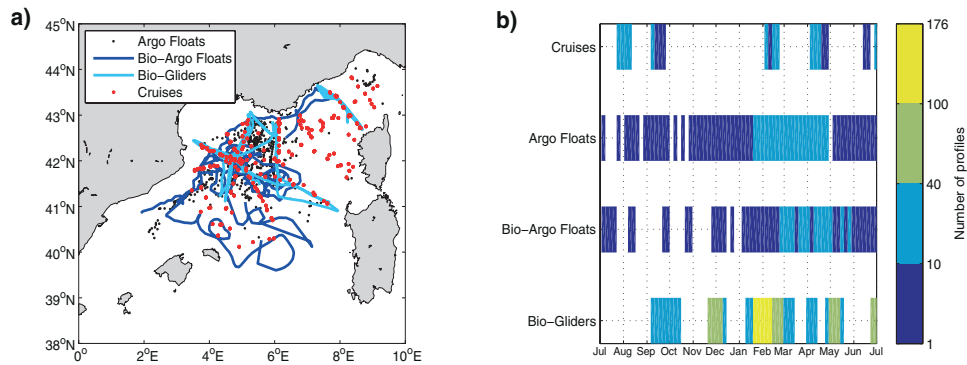


Figure 4.1 | (a) Positions of the profiles performed by the different sampling platforms from July 2012 to July 2013. (b) Temporal distribution (five days bin intervals) of the number of available profiles for each sampling platform. Note the irregular scale of the color bar.

were collected at 12 pressure levels, from which concentrations in nitrate (at 121 stations) and in phytoplankton pigments (at 61 stations) were measured. Only measurements from offshore stations (bathymetry greater than 1000 m) have been used in the present study.

To evaluate nitrate ($\text{NO}_3 \pm 0.02 \mu\text{M}$), and nitrite ($\text{NO}_2 \pm 0.01 \mu\text{M}$) concentrations (as detailed in [Séverin *et al.*, 2014]), 20 mL of seawater were immediately filtered on board (using $0.45 \mu\text{m}$ cellulose acetate filters) and stored in 20 ml polyethylene vials at -20°C until analysis. In the laboratory, samples were rapidly thaw and analyzed by colorimetry on a Seal-Bran-Luebbe autoanalyzer AA3 HR, according to Aminot and Kérouel [2007].

For phytoplankton pigments measurements, water sample volumes between 0.62 L and 3.2 L were filtered onto glass fiber filters (GF/F Whatman 25 mm), and filters were stored at -80°C until further analysis at the Oceanography Laboratory of Villefranche-sur-mer. The pigments were extracted from the filters in 100% methanol, disrupted by sonication and clarified by filtration (GF/F Whatman $0.7 \mu\text{m}$), and finally separated and quantified by High-Performance Liquid Chromatography (HPLC, for further details see [Ras *et al.*, 2008]).

Autonomous platforms: Argo floats, Bio-Argo floats and Bio-optical gliders

The ship surveys were supplemented by a large number of autonomous platforms, that were deployed to provide measurements between cruises: these include 13 Argo floats (between July 2012 and July 2013, 493 profiles collected), five Bio-Argo floats (between September 2012 and July 2013, 292 profiles collected) and 10 Bio-optical gliders (between September 2012 and July 2013, 2113 profiles collected) (Figure 4.1).

Argo and Bio-Argo floats are autonomous profiling floats that drift at depth and collect measurements during upward casts from 1000 m or 2000 m to the surface. These casts generally took place at noon, every day or every five to ten days. Bio-optical gliders are steerable, autonomous platforms that perform measurements in the water column along a saw-tooth trajectory between the surface and a maximum depth of 1000 m, each profile being separated by approximately 2–4 km and 2–4 h. For all these platforms, only profiles with measurements obtained from the surface down to 1000 m were kept.

All the autonomous platforms were equipped with CTD sensors (MedArgo Program, [Poulain *et al.*, 2007]). Some platforms also carried biogeochemical sensors. Three Bio-Argo floats [Le Traon *et al.*, 2012; Barnard and Mitchell, 2013] and the 10 Bio-optical gliders [Niewiadomska *et al.*, 2008; Testor *et al.*, 2010] were equipped with a chlorophyll-*a* measuring fluorometer, a fourth Bio-Argo float only had a nitrate sensor [D'Ortenzio *et al.*, 2012], and a fifth Bio-Argo float carried the two biogeochemical sensors (fluorometer and nitrate sensor, [Le Traon *et al.*, 2012; Pasqueron de Fommervault *et al.*, 2015b]).

Retrieval of physical and biogeochemical properties

Mixed layer depth (MLD)

The shipborne temperature and conductivity sensors were corrected for possible drifts, assessed between pre-cruise and post-cruise calibration baths. For the temperature and conductivity sensors of Bio-optical gliders, an offset per deployment was estimated by comparing the measurements performed in the deep layers (700-1000 m) with nearby CTD casts collected by the ship or mooring line (the Bio-optical glider CTD calibration is fully presented in [Bosse *et al.*, 2015]). A similar method is here used to calibrate the Bio-Argo float CTD sensors. For Argo floats, only data flagged “good” after a Coriolis data center quality control (www.coriolis.eu.org) have been exploited.

The potential density is then derived from pressure, temperature and conductivity. For each available density profile, the MLD is estimated with a density criterion of 0.01 kg m^{-3} (using the 10 m data as reference). Indeed, Houpert *et al.* [submitted] argue that a fine criterion is needed to better represent the winter deep mixed layer of the Gulf of Lion due to its weak stratification. When a profile is found to be completely homogeneous according to this criterion, the MLD is associated to the maximal depth of the profile (i.e., 1000 m) even though it might be deeper.

Chlorophyll-*a* concentration from fluorescence

Firstly, the factory calibrations were applied to all fluorometers so as to convert the fluorescence signal into a nominal [Chl-*a*]. Secondly, a three-step post-processing procedure was applied to all profiles, as described in the following. Finally, all chlorophyll-*a* measuring fluorometers (mounted on CTD-rosette, Bio-Argo floats and Bio-optical gliders) were calibrated with the same set of [Chl-*a*] data provided by HPLC measurements on all bottle samples from each cruise.

The first step of the post-processing consisted in the estimation of a deep offset, actually the median value of fluorescence over the 950-1000 m range. Except for deep mixing conditions, the deep chlorophyll-*a* fluorescence is expected to be null, hence the offset can be removed from the whole profile. The second step consisted in removing spikes by using a median filter. The third and last step corrected the fluorescence profile for non-photochemical quenching, following the procedure of Xing *et al.* [2012]. Exclusively for Bio-optical gliders, only night profiles (between 22 pm and 2 am) were used in order to avoid non-photochemical quenching. These night profiles from Bio-optical gliders were also averaged to remove small-scale variabilities.

Table 4.1 | Result of the linear regressions for the calibration of the fluorometers. All the scaling factor values were significantly different from 0 (t-test, p -value < 0.001). See Sect. Chlorophyll-a concentration from fluorescence for more details.

Name	n	r ²	scaling factor (slope)
Ship cruises			
MOOSE-GE 2012	283	0.95	3.50
DOWEX 2012	127	0.71	1.51
DEWEX 2013 - Leg 1	225	0.98	2.17
DEWEX 2013 - Leg 2	264	0.98	2.03
MOOSE-GE 2013	80	0.93	3.18
BGC-Floats			
SBEE	16	0.81	0.44
NAOS 001	11	0.97	0.65
NAOS 017	13	0.86	0.88
NAOS 035	18	0.96	0.59

Following these post-processing steps, each individual platform fluorometer was compared to all available simultaneous bottle measurements of [Chl-a], using a least-square linear regression. For shipborne fluorometers, the fluorescence measurements at the time of the bottle samplings were used for the linear regression. For autonomous platforms, only fluorescence profiles performed on the same day as a water sampling cast and within a spatial radius lesser than 35 km have been retained for the linear regression. On average the spatiotemporal lag between the fluorescence profiles used and the sampling casts is 13h and 12.5 km. It is noteworthy that the fluorescence values around the depth of available bottle samples (+/- 5m) have been averaged, and kept for the linear regression only if the densities measured from both platforms at the given depth were similar (a density difference lesser than 0.03 kg.m⁻³, or 0.01 kg.m⁻³ for winter mixing conditions). The linear regression provided two coefficients: a scale factor (the slope) and a dark value (the intercept). For each linear regression, the dark value was systematically null (i.e., not statistically different from zero, t-test, p -value < 0.001), as an offset had already been applied to the fluorescence profiles during the post-processing steps. Thus, only the scale factor needed to be applied in order to calibrate the fluorometer (Table 1).

When simultaneous measurements of [Chl-a] and fluorescence were unavailable to align the platform fluorometer with the bottle measurements, a calibration method using satellite ocean color data was used instead [Lavigne *et al.*, 2012]. This was only the case for Bio-optical glider fluorometers. The calibration obtained from this method was tested against the one using the bottle measurements. To do so, the calibration of Lavigne *et al.* [2012] was applied to the whole dataset of fluorescence profiles and compared to the bottle measurements associated with these fluorescence profiles. Both calibrations gave satisfying and similar results (MADP of 23% with HPLC and MADP of 38% with satellite), thus supporting the use of the method of Lavigne *et al.*, [2012] when direct comparison with *in situ* data is not possible.

Nitrate concentration

Two Bio-Argo floats were equipped with a nitrate sensor (SUNA), which measured the *in situ* nitrate concentration by measuring the UV absorption spectrum over the 217-240 nm range [Johnson and Coletti, 2002]. Several possible algorithms exist for deconvoluting nitrate concentrations from the observed UV absorption spectrum (e.g., [Johnson and Coletti, 2002; Sakamoto et al., 2009; Zielinski et al., 2011]). For the first Bio-Argo float deployed (PROVOR-SUNA), only processed data were transmitted (i.e., nitrate concentration computed by the manufacturer algorithm), and a specific calibration was developed which accounted for temperature and salinity corrections (fully explained in [D'Ortenzio et al., 2014]). For the second Bio-Argo float, nitrate estimations, as well as raw data (i.e., absorbance spectrum) were transmitted, allowing for data reprocessing with the modified Sakamoto algorithm [Pasqueron de Fommervault et al., 2015b]. The two sensors were then calibrated by using *in situ* data (see [D'Ortenzio et al., 2014; Pasqueron de Fommervault et al., 2015b] for details). The averaged nitrate concentration in the MLD was calculated ($[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$) from these nitrate profiles, and by using their associated MLD values.

The illuminated surface layer thickness

The euphotic zone (Z_{eu}), can be derived from satellite [Chl-a] values, (i.e., $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$, see equation 10 in [Morel et al., 2007]), and the daily average photosynthetically available radiation at surface (PAR, measured from MODIS AQUA satellite) can provide the isolume depth 0.415 mol photons $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ($Z_{0.415}$):

$$Z_{0.415} = \log\left(\frac{0.415}{\alpha \times \text{PAR}}\right) \left(\frac{Z_{\text{eu}}}{\log(0.01)}\right) \quad (1)$$

where α is the factor correcting the PAR values for transmission through the air-sea interface [Mobley et Boss, 2012]. The terms in the second parenthesis account for the diffuse attenuation coefficients for downward PAR. The isolume depth $Z_{0.415}$ is preferentially used instead of Z_{eu} to estimate the illuminated surface layer thickness, because phytoplankton photosynthesis is assumed to be impossible below 0.415 mol photons $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ [Letelier et al., 2004; Boss and Behrenfeld, 2010; Cetinic et al., 2015; Brody and Lozier, 2014]. The interplay between $Z_{0.415}$ and the MLD has been investigated using the ratio between them ($Z_{0.415}/\text{MLD}$). In addition, the “penetration depth” (Z_{pd}), i.e. the depth encompassing 90% of the satellite-measured signal [Gordon and McCluney, 1975], is derived as $Z_{\text{pd}} = Z_{\text{eu}}/4.6$ [Morel and Berthon, 1989].

A satellite-based bioregionalization of the NWM

In situ observations of physical and biogeochemical properties are sparse and dispersed over a large region (Figure 4.1). They have therefore been grouped selectively over biogeochemical-coherent areas in order to generate unique time-series for each of them. For this, a satellite-based bioregionalization has been used.

Here, the recent bioregionalization of the Mediterranean basin based on $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ was selected [Mayot et al., 2016]. More precisely, this bioregionalization reconsidered a climatological analysis [D'Ortenzio and Ribera d'Alcalà, 2009] to provide bioregions at an annual time scale. The

positions of the *Mayot et al.*, [2016] bioregions in the NWM between July 2012 and July 2013 was thus extracted (Figure 4.2a), in addition to their associated mean annual time-series of $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ (Figure 4.2b).

All available *in situ* data of physical and biogeochemical properties (i.e., MLD, $[\text{Chl-a}]$ and $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$) were then been spatially assembled into bioregions according to their geographical location. The availability of density, fluorescence and $[\text{NO}_3]$ profiles throughout the year to reconstruct these time-series of physical and biogeochemical properties was summarized in Figure S1 (*Annexe I*). Note that nine profiles from one Bio-Argo float performed in a cyclonic eddy in late April have been removed: indeed, as the platform undertook measurements when there was a low availability of biogeochemical observations (Figure S1a, *Annexe I*), a structure completely different from the surrounding environment may have led to a misinterpretation. Data were then further daily averaged and a five days median filter was finally applied on the reconstructed time-series.

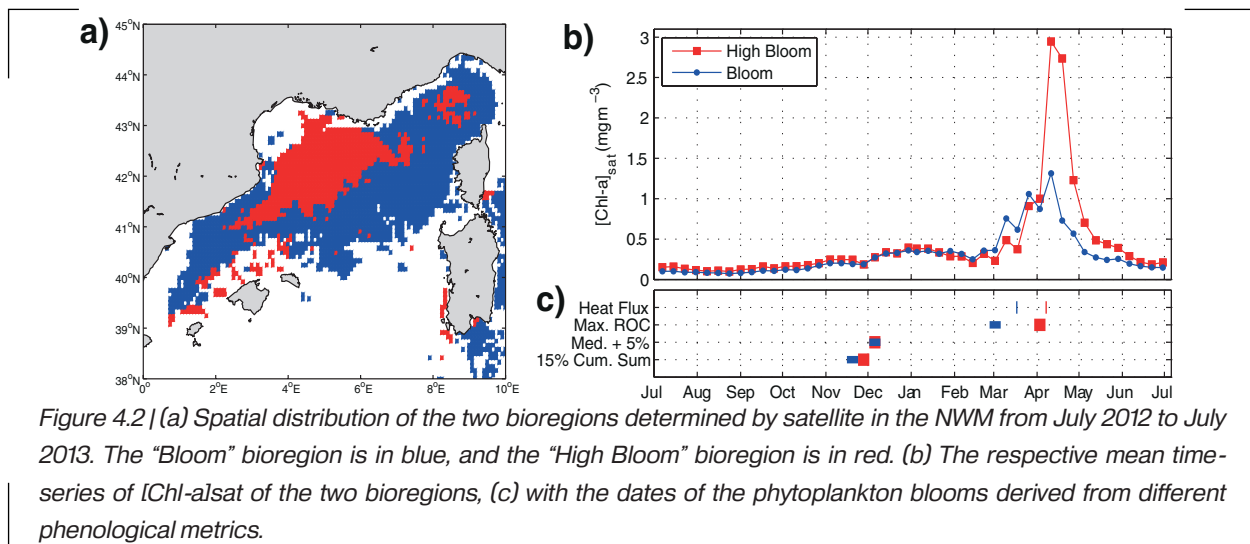


Figure 4.2 | (a) Spatial distribution of the two bioregions determined by satellite in the NWM from July 2012 to July 2013. The “Bloom” bioregion is in blue, and the “High Bloom” bioregion is in red. (b) The respective mean time-series of $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ of the two bioregions, (c) with the dates of the phytoplankton blooms derived from different phenological metrics.

Dates of the phytoplankton bloom initiation

The initiation date of the phytoplankton blooms was determined here through the use of three different phenological metrics. Different metrics are used because an inherent variability exists between them and could highlight different periods of the year [Brody *et al.*, 2013; Ferreira *et al.*, 2014].

The first metric is based on the air-sea heat flux (“Heat Flux” criterion, [Ferrari *et al.*, 2015]). According to this criterion, the phytoplankton bloom coincides with the warming of the ocean (a positive air-sea heat flux). To determine this date, daily air-sea flux data at $0.125^\circ \times 0.125^\circ$ resolution from ECMWF ERA-interim reanalysis were used [Dee *et al.*, 2011; Donlon *et al.*, 2007]. A time-series for each bioregion was then generated by averaging data with a seven-day median filter. Looking backwards from the date of the $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ maximum, the date of the onset of the phytoplankton bloom corresponded to the first day with positive air-sea heat fluxes and following two days of negative fluxes.

The second phenological metric determines the bloom start date as the day when the $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ time-series exceeded a certain threshold. Two different thresholds were used here: 1) the semi-annual (i.e., from July 2012 to the date of the $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ maximum) median value plus 5% (“median + 5%” criterion, [Siegel *et al.*, 2002; Brody *et al.*, 2013; Hopkins *et al.*, 2015]); 2) the 15% of the cumulative sum of the annual $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ (“15% cum. sum.” criterion, [Brody *et al.*, 2013]).

The third and last phenological metric establishes the bloom start date as the day displaying the maximal rate of change in the mean $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ time-series (“max. ROC”) in the period preceding the date of the $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ maximum. The rate of change in the mean $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ time-series (i.e., r , also call the maximal net accumulation rate, [Brody *et al.*, 2013]) was calculated as follows,

$$r = \log \left(\frac{[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}(t+\Delta t)}{[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}(t)} \right) \times \frac{1}{\Delta t} \quad (2)$$

where Δt corresponds to the time interval (here 8 days).

Results

Two distinct bioregions in the NWM

In 2012-2013, two main bioregions were detected in the NWM, the “High Bloom” bioregion, located in the center of the NWM, and the “Bloom” bioregion, located at its periphery (Figure 4.2a). The bioregions were characterized by similar patterns in $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ temporal evolution (Figure 4.2b). Low mean values of $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ were observed during the summer ($< 0.25 \text{ mg m}^{-3}$) followed by a slight increase in autumn (in November/December, $0.3\text{-}0.4 \text{ mg m}^{-3}$). Low winter values ($< 0.3 \text{ mg m}^{-3}$) were then observed, before a subsequent increase during spring (from March to mid-April). The main difference between the two time-series can be observed during this last period, with the spring maximal value in $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ clearly lower in the “Bloom” (1.3 mg m^{-3}) than in the “High Bloom” bioregion (2.9 mg m^{-3}). After the spring maxima, both bioregions are characterized by a progressive return to a summer oligotrophy (in May, Figure 4.2b).

For both bioregions, the phenological metrics based on threshold criteria (i.e., “median + 5%” and “15% cum. sum.”) reported the date of phytoplankton bloom in autumn (November/December, Figure 4.2c). The “Heat Flux” and the “max. ROC” criteria pointed out a phytoplankton bloom in spring (Figure 4.2c), although slightly earlier in the “Bloom” bioregion (early/mid-March) than in the “High Bloom” bioregion (early April).

Henceforth, for each bioregion, time-series of *in situ* physical (i.e., MLD) and biogeochemical (i.e., $[\text{Chl-a}]$ and $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$) properties were generated. The period of maximum availability of density and fluorescence profiles throughout the year serving to reconstruct these time-series extended from January to June 2013 (Figure S1, *Annexe I*). Before January 2013, the availability of observations was restricted to the ship survey periods (in August and September 2012) and to the Bio-optical glider missions (in December 2012). After January 2013, on average, more than six density profiles and two fluorescence profiles were available each day. Time-series gaps, due to lack of observations, still exist in mid-March for the “Bloom” bioregion, and at the end of March for the “High Bloom” (Figure S1, *Annexe I*). As for the $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$, data were essentially available

after February 2013, through the profiles collected during the two DEWEX cruises (in February and April) and by a Bio-Argo floats that operated in between them.

Time series of physical and biogeochemical properties in the two bioregions

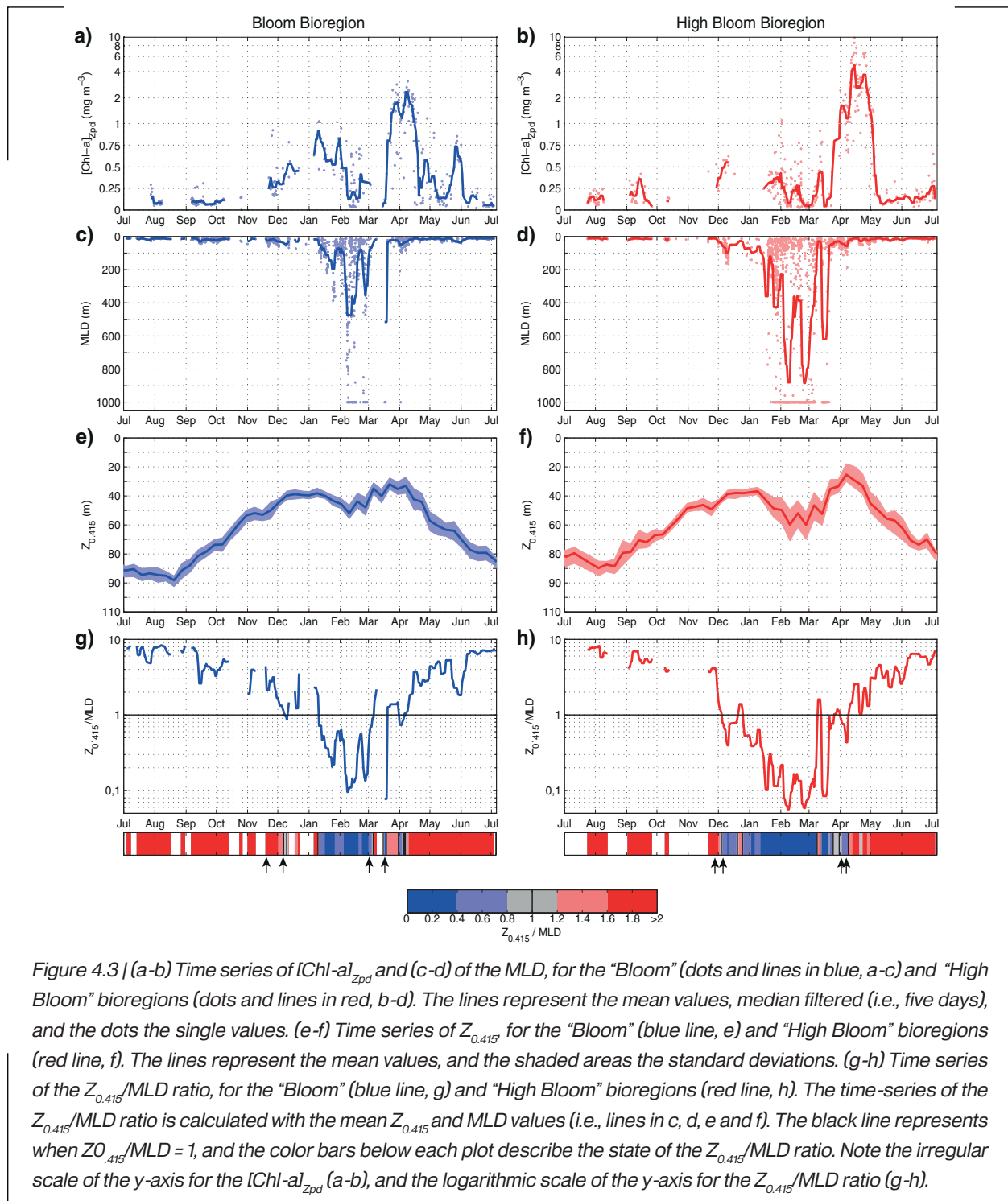
Surface [Chl-a]

For the two bioregions, the reconstructed time-series of the surface [Chl-a] (i.e., [Chl-a] averaged in Z_{pd} , $[Chl-a]_{Z_{pd}}$) retrieved from *in situ* observations (Figure 4.3a and 3b) were similar to those obtained from the $[Chl-a]_{sat}$. The low summer and winter values were confirmed, as well as the delayed and stronger [Chl-a] increase in the “High Bloom” in comparison to the “Bloom” bioregion. Moreover, the *in situ* data reveal that lower $[Chl-a]_{Z_{pd}}$ were present during winter in the “High Bloom” bioregion ($\sim 0.05 \text{ mg m}^{-3}$) than in the “Bloom” bioregion ($\sim 0.1 \text{ mg m}^{-3}$). Moreover, this winter period associated to low values occurred earlier in the “High Bloom” bioregion (from late January onwards) than in the “Bloom” bioregion (in mid-February). Note that the availability of fluorescence profiles to reconstruct these $[Chl-a]_{Z_{pd}}$ time-series was scarce before January, as well as in mid- and late March for the “Bloom” and “High Bloom” bioregions respectively (Figure S1, *Annexe 1*). However, the higher availability of fluorescence profiles in January/February and in April, allow to emphasize the differences in winter and spring between the two bioregions.

The MLD, the $Z_{0.415}$ and the $Z_{0.415}/MLD$ ratio

The seasonal evolution of the MLD in both bioregions was found to be similar (Figure 4.3c and 3d), presenting a minimum in summer, a progressive deepening in autumn and a maximum reached in late winter followed by a rapid shallowing in spring. The main differences between the MLDs associated to both bioregions were observed in winter. In the “High Bloom” bioregion, the MLD deepening (when $MLD > 200 \text{ m}$) started in January and ended (when $MLD < 25 \text{ m}$) in April, with a very deep MLD observed in February (two mean MLD maxima $> 880 \text{ m}$, Figure 4.3d). It is noteworthy to recall that the MLD estimations are underestimated because profiles are only recorded down to 1000 m, while vertical mixing has been found to reach far greater depths ($> 2300 \text{ m}$) in February in the Gulf of Lion [Houpert *et al.*, submitted]. On the contrary, in the “Bloom” bioregion the MLD deepening was shorter (from February to March only) and shallower (a mean MLD maximum $\sim 475 \text{ m}$ reached within a couple of days only, Figure 4.3c). The high availability of density profiles after the month of January (Figure S1, *Annexe 1*) supports these differences that have been highlighted during the winter period.

The $Z_{0.415}$ temporal evolution was similar between bioregions, showing deep values in summer and autumn, and shallower values during winter/spring (Figure 4.3e and 3f). Nevertheless, the difference in the extent of winter mixing between bioregions can impact phytoplankton retention differently above this isolume. This impact has been addressed here through the $Z_{0.415}/MLD$ ratio, calculated using the mean time-series of the MLD and $Z_{0.415}$ (Figure 4.3g and 3h). This ratio can be considered as an index of residence of phytoplankton in the illuminated surface layer (i.e., $Z_{0.415}$).



In summer, the $Z_{0.415}/MLD$ ratio was largely greater than 1 ($Z_{0.415} \gg MLD$), whereas it was considerably lesser than 1 in winter ($Z_{0.415} \ll MLD$). The period characterized by a $Z_{0.415}/MLD < 1$ lasted longer in the “High Bloom” bioregion than in the “Bloom” bioregion (Figure 4.3g and 3h). Between these two contrasted situations ($Z_{0.415}/MLD \gg 1$ in summer, and $Z_{0.415}/MLD \ll 1$ in winter), two transition periods with a MLD close to $Z_{0.415}$ can be identified ($Z_{0.415}/MLD \approx 1$). These transition periods refer to important changes in light conditions for phytoplankton growth, as the $Z_{0.415}/MLD$ is considered as an index of residence of phytoplankton in the illuminated surface layer.

A first transition period occurred in autumn (in November/December) and a second in spring (in March/April). During the spring transition period, the $Z_{0.415}$ /MLD ratio was highly variable, mostly driven by variations of the MLD that settled around $Z_{0.415}$ for a couple of weeks. Moreover, the MLD became shallower than $Z_{0.415}$ ($Z_{0.415}$ /MLD > 1) earlier in the “Bloom” (March 19) than in the “High Bloom” bioregion (March 25). The $Z_{0.415}$ /MLD ratios, illustrated by color bars (below Figure 4.3g and 3h, with black bars representing $Z_{0.415}$ /MLD = 1), were further compared with the observed vertical distribution of [Chl-a] and with the $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$.

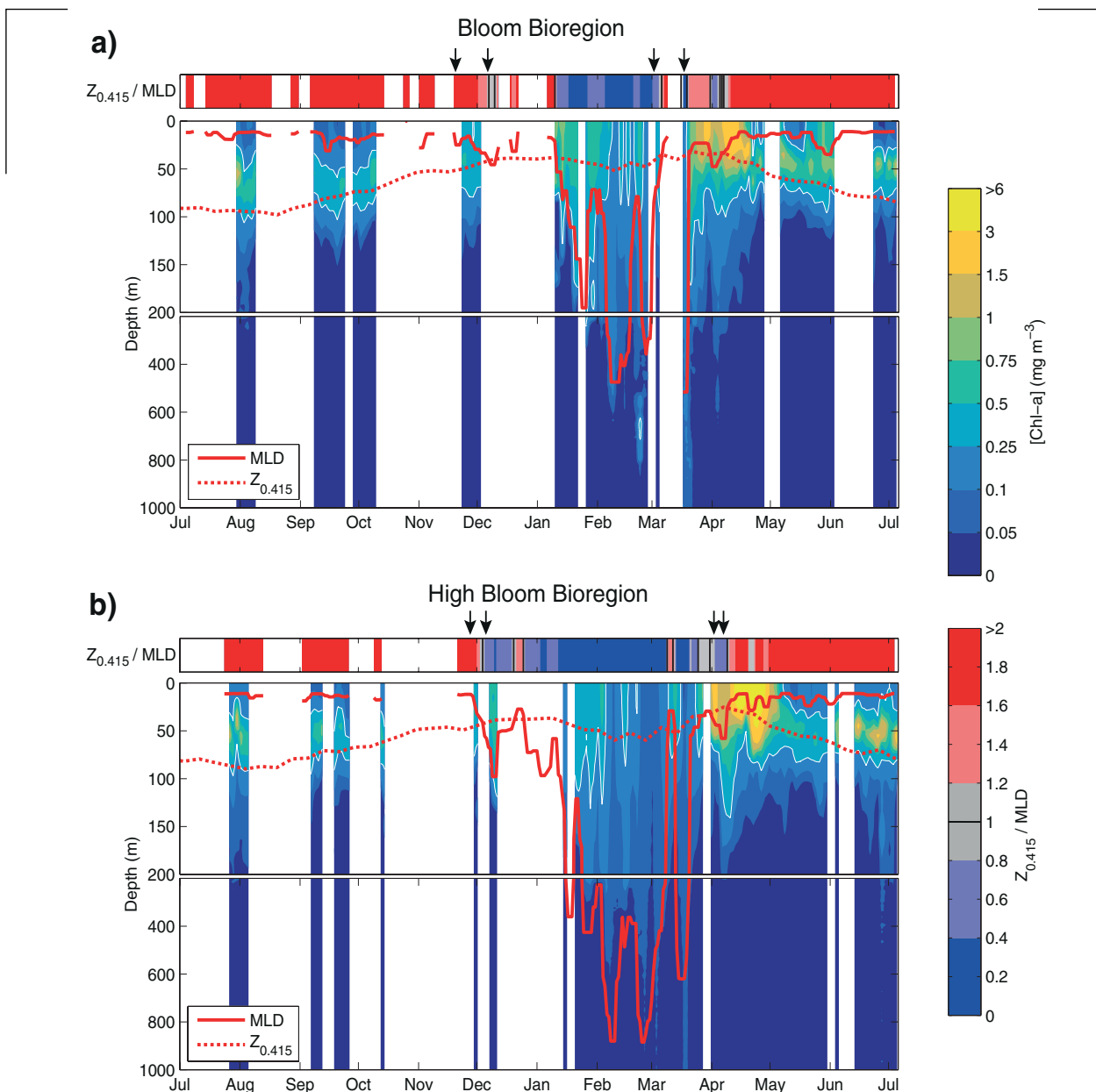


Figure 4.4 | Time series of [Chl-a], (a) for the “Bloom” and (b) “High Bloom” bioregions. The color bar for the [Chl-a] applies to both panels (i.e., a and b). The [Chl-a] data have been averaged every 10 m and two days. The white line represents the contour line 0.25 mg m⁻³. The solid red line represents the MLD, and the dashed red line the $Z_{0.415}$. The color bars above each plot describe the state of the ratio $Z_{0.415}$ /MLD (see the color bar at the bottom right to know the values associated to each color). The black arrows represent the dates of the phytoplankton blooms derived from different phenological metrics.

The MLD, $Z_{0.415}$ and [Chl-a] interplay in the two bioregions

Throughout the annual cycle, typical patterns in the vertical distribution of [Chl-a] have been associated with the key periods identified with the $Z_{0.415}$ /MLD ratio. All [Chl-a] data available in both bioregions were averaged every 10 m and every two days (Figure 4.4). During summer, when the $Z_{0.415}$ /MLD was greater than 1 ($Z_{0.415} \gg \text{MLD}$, red sections in the $Z_{0.415}$ /MLD color bars of Figure 4.4a and 4b), the vertical distribution of [Chl-a] was characterized by very low surface concentrations ($[\text{Chl-a}] < 0.25 \text{ mg m}^{-3}$) and the presence of a [Chl-a] maximum at depth (DCM), generally above $Z_{0.415}$. These summer features in the vertical distribution of [Chl-a] were observed in both bioregions. The [Chl-a] integrated over the $Z_{0.415}$ ($[\text{Chl-a}]_{Z_{0.415}}$), over 0-200 m ($[\text{Chl-a}]_{200}$) and over 0-1000 m ($[\text{Chl-a}]_{1000}$) were thus all comparable ($\sim 25\text{-}50 \text{ mg m}^{-2}$), and this in both bioregions (Figure 4.5a and 5b).

When the autumnal transition period of the $Z_{0.415}$ /MLD ratio occurred (in December, black bars for the $Z_{0.415}$ /MLD color bars in Figure 4.4 and 4.5), and when the MLD deepened for the first time after the summer, the [Chl-a] distribution appeared to be homogenous in the surface waters (Figure 4.4), thus indicating that the DCM had already vanished (Figure S2, *Annexe 1*). The $[\text{Chl-a}]_{Z_{0.415}}$ and $[\text{Chl-a}]_{1000}$ which were previously close, began to diverge, with the $[\text{Chl-a}]_{1000}$ increasing more

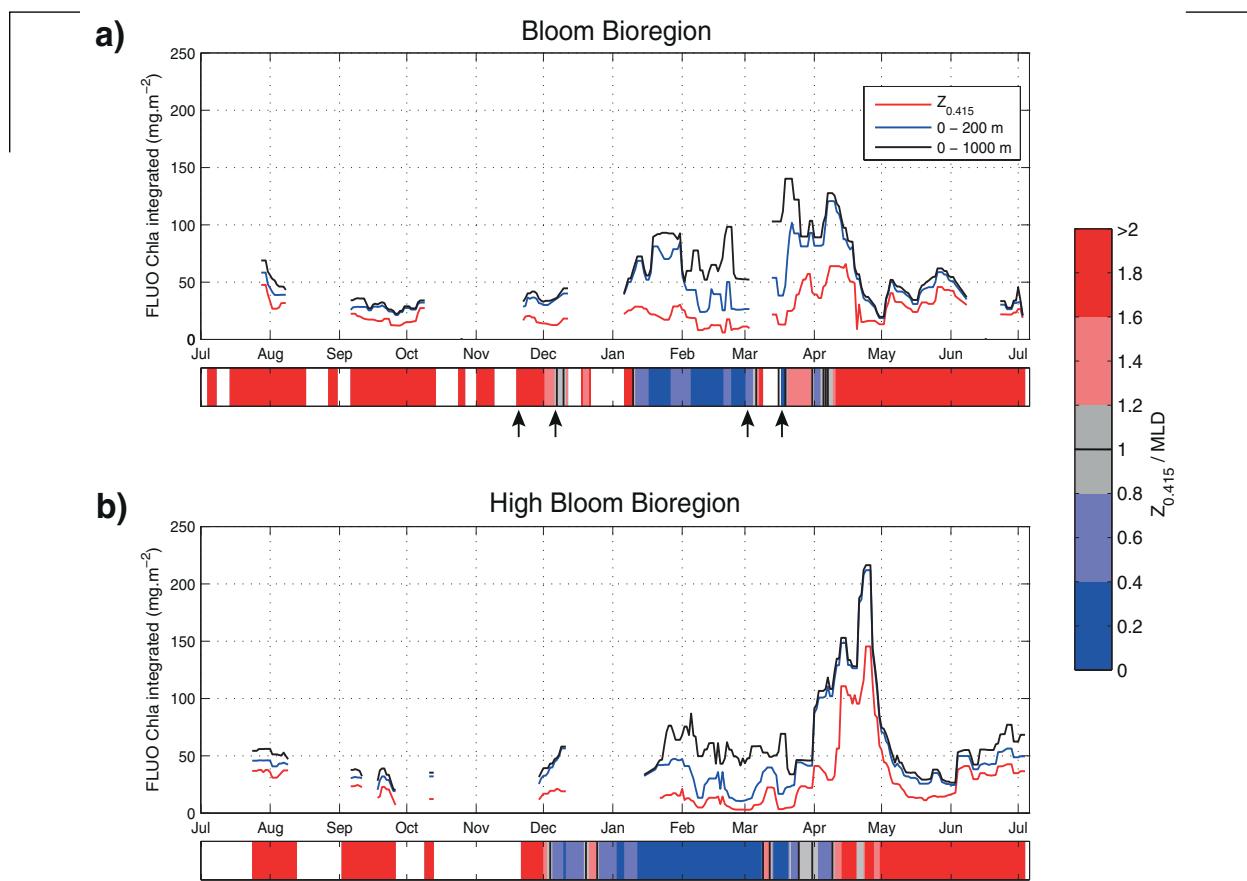


Figure 4.5 | Time series of depth integrated [Chl-a], (a) for the "Bloom" and (b) "High Bloom" bioregions. Depth integrations were performed from the surface to $Z_{0.415}$ (red line), 200 m (blue line) and 1000 m (black line). The values of the [Chl-a] integrated were averaged daily and a five-day median filter was applied. The color bars below each plot describe the state of the ratio $Z_{0.415}/\text{MLD}$, and the black arrows represent the dates of the phytoplankton blooms derived from different phenological metrics.

rapidly than the $[\text{Chl-a}]_{Z_{0.415}}$ (Figure 4.5). Note however, that as the availability of $[\text{Chl-a}]$ profiles before January was low, a full description of the autumnal period cannot be made.

Thereafter, in winter, the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio was lower than 1 ($Z_{0.415} \ll \text{MLD}$, dark blue sections in the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ color bars of the Figure 4.4a and 4b). The $[\text{Chl-a}]$ was uniform over the mixed layer (i.e., the DCM was no longer observed) and, although mean $[\text{Chl-a}]$ concentrations were low throughout the water column ($[\text{Chl-a}] < 0.25 \text{ mg m}^{-3}$), the integrated $[\text{Chl-a}]$ content (i.e., $[\text{Chl-a}]_{1000}$) in the two bioregions were higher ($\sim 50 \text{ mg m}^{-2}$) than observed in late summer ($\sim 25 \text{ mg m}^{-2}$, Figure 4.5a and 5b). At the surface, however, bioregions still diverge with a $[\text{Chl-a}]_{200}$ higher in the “Bloom” bioregion ($\sim 25 \text{ mg m}^{-2}$) than in the “High Bloom” bioregion ($\sim 11 \text{ mg m}^{-2}$).

At the time of the spring transition period identified by the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio (when the MLD shallowed above $Z_{0.415}$), $[\text{Chl-a}]$ concentrations increased at the surface (Figure 4.4a and 4b). A high variability in the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio was observed (multiple black bars, and red/blue parts in the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ color bars). This has already been ascribed to the variability of the MLD. The high variability in the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio seems to affect the vertical distribution of $[\text{Chl-a}]$, although in a different manner between bioregions. On one hand, in the “Bloom” bioregion, a strong $[\text{Chl-a}]$ increase was observed when the $Z_{0.415}/\text{MLD} > 1$ for the first time (March 19) with the $[\text{Chl-a}]_{200}$ that increased from 40 to 90 mg m^{-2} (Figure 4.5a). On the other hand, in the “High Bloom” bioregion, the $[\text{Chl-a}]_{200}$ strongly increased only 12 days later (the March 31, from 45 to 125 mg m^{-2}) when the $Z_{0.415}/\text{MLD} < 1$ during one week (until April 9, Figure 4.5b).

Finally, when the $\text{MLD}/Z_{0.415}$ was definitively greater than 1 (i.e., on the 9th April), the maximum annual values of $[\text{Chl-a}]$ were clearly observed, in both bioregions (Figure 4.4 and 4.5). Note however, that the surface $[\text{Chl-a}]$ increase was larger in the “High Bloom” bioregion ($[\text{Chl-a}]_{Z_{0.415}}$ increased from 25 to 100 mg m^{-2} , Figure 4.5b, with higher surface values $> 6 \text{ mg m}^{-3}$, Figure 4.4b) than in the “Bloom” bioregion ($[\text{Chl-a}]_{Z_{0.415}}$ increased from 40 to 70 mg m^{-2} , Figure 4.5a, with $[\text{Chl-a}]$ surface values $< 3 \text{ mg m}^{-3}$, Figure 4.4a).

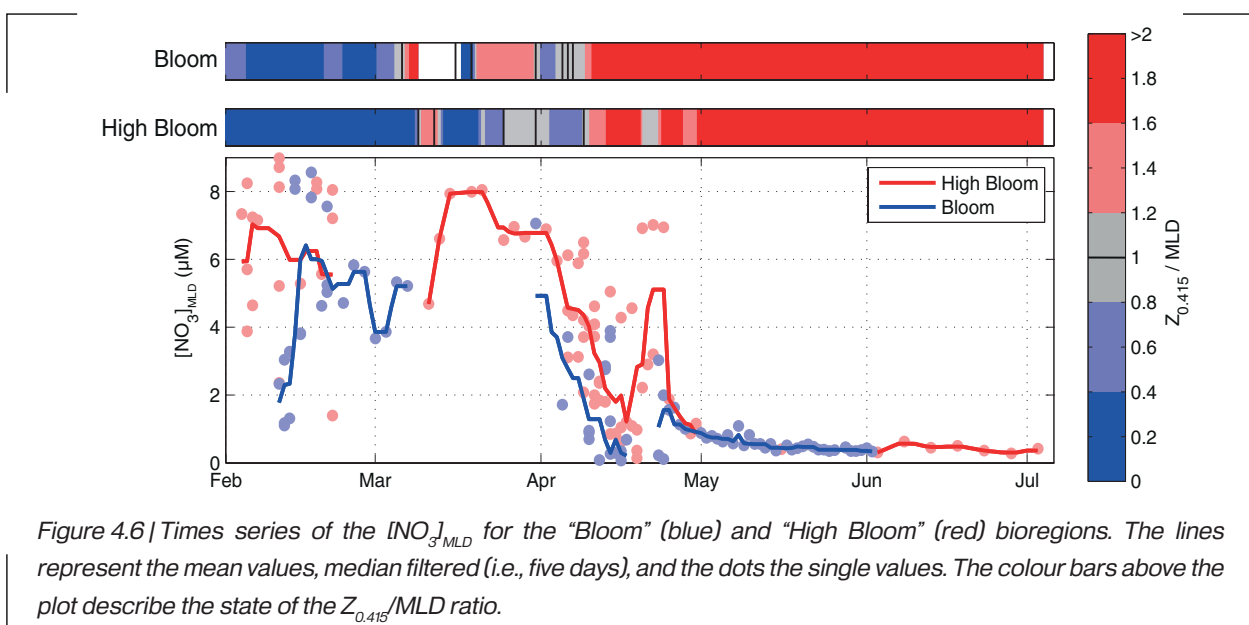


Figure 4.6 | Times series of the $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ for the “Bloom” (blue) and “High Bloom” (red) bioregions. The lines represent the mean values, median filtered (i.e., five days), and the dots the single values. The colour bars above the plot describe the state of the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio.

The $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ in both bioregions

For both bioregions, and from February to early April, $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ was globally high with peak values around 8 μM and on average $\sim 6 \mu\text{M}$ for the “High Bloom” and $\sim 5 \mu\text{M}$ for the “Bloom” bioregion (Figure 4.6). A high variability around the mean values was also observed (Figure 4.6), most probably related to the low availability of $[\text{NO}_3]$ profiles during this period in both bioregions (Figure S1, *Annexe 1*).

Later, from late February and through to March, $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ data were very scarce, as only a single Bio-Argo float was available at that time. The float initially sampled the “Bloom” bioregion measuring $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ values of $\sim 4 \mu\text{M}$ and moved afterwards to the “High Bloom” bioregion, where it detected a rapid increase in $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ from ~ 4.5 to 8 μM . The timing of this nitrate increase coincides with a late mixing event occurring around the 10th March, which deepened the mixed layer down to about 2000 m in the Gulf of Lion [Houpert *et al.*, submitted]. In April, $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ uniformly decreased in both bioregions, although the decrease was observed earlier in the “Bloom” than “High Bloom” bioregion. These significant decreases in $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ were followed by a brief increase in both bioregions (20-23 April), before rapidly and definitely decreasing down to summer values of $\sim 0.5 \mu\text{M}$ (Figure 4.6).

Discussion

By using an approach coupling satellite data with *in situ* observations, the phytoplankton seasonal cycle in the NWM was analyzed from July 2012 to July 2013. This particular period has been marked by intense winter deep convection events in the central part of the NWM [Houpert *et al.*, submitted] followed by an important phytoplankton bloom in spring. Ocean color data ($[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$) during this period indicate that this year the surface phytoplankton distribution in the NWM was structured in two large areas. They are referred to as “Bloom” and “High Bloom” bioregions (Figure 4.2a, following the results of Mayot *et al.*, [2016]), and present contrasted spring blooms (different timings and intensities) but similar autumnal blooms (Figure 4.2b and 2c).

The timing of these bloom periods coincides with two transition periods (in autumn and spring) identified with an *in situ* index ($Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio). More precisely, the autumnal bloom period matches the autumnal transition period of the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio, when the phytoplankton began to be light-limited (i.e., when the values of the ratio changed from > 1 to < 1). This marks the end of the summer DCM (Figure S2, *Annexe 1*), concomitantly with a slight increase in surface $[\text{Chl-a}]$ (Figure 4.4). On the contrary, the initiation period of the phytoplankton spring bloom matches with the spring transition period of the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio, when the phytoplankton was no longer light limited (when the value of the ratio changed from < 1 to > 1), and associated with a strong annual increase of surface $[\text{Chl-a}]$ (Figure 4.4). This has been recurrently observed in the NWM [Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Estrada and Vaqué, 2014].

For both bioregions, two phenological metrics (i.e., “Heat Flux” and “Max Roc”) to assess the bloom start dates, coincided with the spring transition period (arrows in March/April in Figure 4.4 and 4.5). The bloom initiation dates retrieved using the two other criteria applied here (i.e.,

“Med +5%” and “15% Cum”) matched with the autumnal transition period (arrows in November/December in Figure 4.4 and 4.5). Variability has thus been highlighted between the commonly used phenological metrics [Brody *et al.*, 2013; Ferreira *et al.*, 2014]. Nevertheless, these two bloom periods have been unambiguously identified by changes in the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio (i.e., the transition periods). In addition, beyond the objective of detecting the bloom periods, the mechanism influencing them still needs to be understood. The used of an *in situ* index based on physical properties that denote the residence time of the phytoplankton in the illuminated surface layer would be a first step towards this objective. All these observations suggest that this ratio could be an accurate alternative in comparison to the commonly used phenological metrics for identifying the phytoplankton blooms at temperate latitudes.

The spring transition period of the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio: the spring bloom

The bloom timing

In temperate seas, the phytoplankton spring bloom is generally considered to initiate when the MLD starts to shallow (e.g., [Dutkiewicz *et al.*, 2001; Siegel *et al.*, 2002; Cullen *et al.*, 2002; Behrenfeld and Boss, 2014; Chiswell *et al.*, 2015]). This concept has been founded on the “critical depth hypothesis” of Sverdrup [1953]. Stating that a “critical depth” exists, Sverdrup [1953] proposed that the date at which the MLD shallows above this critical depth marks the establishment of the phytoplankton spring bloom. For the NWM, which lies in a latitudinal range situated at the limit between the sub-tropical and sub-polar regimes [Follows and Dutkiewicz, 2001; Henson *et al.*, 2009; Bernardello *et al.*, 2012], the importance of the MLD shallowing for the initiation of the spring bloom has been demonstrated to be pertinent [Lavigne *et al.*, 2013]. In this study, this important annual [Chl-a] increase has been shown to coincide with the spring transition period of the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio (when the value of the ratio changes from < 1 to > 1).

In the NWM, however, and under specific conditions (as observed during this study period), the spring bloom presents evident spatial differences that can be assessed by the satellite bioregions approach. The “High Bloom” bioregions displayed a delayed phytoplankton spring bloom (Figure 4.2c and Figure 4.5) compared to the “Bloom” bioregion. In addition, Mayot *et al.* [2016] demonstrated that, in the NWM, the occurrence of the “High Bloom” bioregions could be considered as a special event compared to the common occurrence in this area of the “Bloom” bioregion [D’Ortenzio and Ribera d’Alcalà, 2009]. The analysis of the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio for the 2012-2013 year span, points out first elements of response that might explain this uncommon occurrence of a delayed phytoplankton spring bloom in the NWM.

Here, the longer and stronger winter water column mixing in the “High Bloom” bioregion delayed the stabilization of the water column, and maintained the conditions of light limitation for phytoplankton growth ($Z_{0.415}/\text{MLD} < 1$). At the scale of the NWM, later phytoplankton spring blooms were already reported during years characterized by a cold winter and associated with a deeper MLD [Bernardello *et al.*, 2012; Lavigne *et al.*, 2013; Estrada *et al.*, 2014]. Thus the winter mixing intensity appears as the key factor in the timing of the phytoplankton spring bloom (as suggested by Lavigne *et al.*, [2013]). In addition, the inter-annual variability in the timing of spring

bloom observed in the NWM is represented this year as a spatial variability (between the “Bloom” and “High Bloom” bioregions).

Moreover, the spring restratification of the water column is not a monotonous process, neither is it abrupt nor definite. The $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio is indeed characterized by an important variability, oscillating between values < 1 and > 1 in a time interval of about three weeks (as indicated by the gray and light red/blue colors, and multiple black bars from mid-March to early April, in the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ color bars in Figure 4.3g and 3h), which influences the [Chl-a] distribution (Figure 4.4 and 4.5). These observations clearly highlight the fact that during these critical transition periods, sub-seasonal processes influence both spring restratification and hence phytoplankton development [Franks, 2014; Thomalla et al., 2015], as already demonstrated in models applied to the NWM [Bernardello et al., 2012]. However, it is noteworthy that this analysis has been conducted over large areas (i.e., bioregions) in order to identify the key forcing factors influencing the phytoplankton blooms. Therefore it cannot precisely highlight the smaller scale processes that would obviously influence phytoplankton growth at a local scale [Franks, 2014].

The bloom magnitude

After the 9th April, phytoplankton growth was not light limited anymore in upper layer ($Z_{0.415}/\text{MLD} > 1$, for the rest of the spring/summer, Figure 4.3g and 3h). This implies that the water column was definitely stabilized and stratified. At that time, most of the phytoplankton biomass is concentrated in the illuminated surface layers, above $Z_{0.415}$ (Figure 4.4). However, bioregions displayed different spring bloom intensities. In the “High bloom” bioregion higher surface values ($> 6 \text{ mg m}^{-3}$, Figure 4.4) than in the “Bloom” bioregion (surface values $< 3 \text{ mg m}^{-3}$, Figure 4.4) were observed, and were in the range of values previously reported in the NWM [Conan et al., 1999; Estrada and Vaqué, 2014]. This suggests a higher surface net accumulation rate (more gains than loss) of phytoplankton in the “High Bloom” bioregion than in the “Bloom” bioregion.

The difference in the net phytoplankton accumulation rate cannot be ascribed to a more efficient surface replenishment of nitrates in the “High Bloom” bioregion than in the “Bloom” bioregion. Indeed, $[\text{NO}_3]_{\text{MLD}}$ were similar since the end of winter (Figure 4.6) and more importantly, they were particularly high ($> 6 \mu\text{M}$) compared to the rest of the Mediterranean basin [Pujo-Pay et al., 2011]. In the NWM, nitracline has generally been observed close to the surface [Pasqueron de Fommervault et al., 2015a, 2015b], in association with the thermocline [Diaz et al., 2000; Pujo-Pay et al., 2011] and can be reached by a relatively shallow MLD [D’Ortenzio et al., 2014]. In other terms, although maximum MLDs are strongly different between both bioregions in winter (Figure 4.3c and 3d), concentrations in available nitrate for the following spring remains similar in both areas.

Differences in the phytoplankton community composition, which therefore influence the phytoplankton population net accumulation rate, could possibly explain the observed difference in the [Chl-a] magnitude within bioregions. In the NWM, at the early spring bloom stage, the light availability is not the limiting factor anymore, but still remains low. The phytoplankton community is then generally composed of smaller phytoplankton species that could grow at low

light levels (pico- and nano-phytoplankton, [Thyssen *et al.*, 2014; Romagnan *et al.*, 2015]). This phytoplankton community is however tightly coupled to its grazers (micro-zooplankton), which prevent it from accumulating too intensely [Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Estrada and Vaqué, 2014]. At first sight, the development of the phytoplankton community at this early stage of the spring bloom should be the same in both bioregions.

However, due to a stronger winter mixing in the “High Bloom”, and according to the “decoupling-recoupling” hypothesis [Behrenfeld, 2010; Behrenfeld and Boss, 2014], the decoupling between these smaller phytoplankton species and their grazers just before the initiation of the spring bloom should have been more important in the “High Bloom” bioregion. As a matter of fact, the lower surface [Chl-a] in winter in the “High Bloom” bioregion ($[\text{Chl-a}]_{Z_{pd}} \approx 0.05 \text{ mg m}^{-3}$, and $[\text{Chl-a}]_{200} \approx 11 \text{ mg m}^{-2}$) supports the hypothesis of a higher phytoplankton dilution in this bioregion rather than in the “Bloom” bioregion ($[\text{Chl-a}]_{Z_{pd}} \approx 0.1 \text{ mg m}^{-3}$, and $[\text{Chl-a}]_{200} \approx 25 \text{ mg m}^{-2}$). The phytoplankton loss rate by the micro-zooplankton grazing pressure was therefore certainly lower in the “High Bloom” bioregion than in the “Bloom” bioregion, and this could have induced a higher net accumulation rate of the phytoplankton in the “High Bloom” bioregion.

Subsequently, as the phytoplankton spring bloom progresses, the light availability increases. Diatom species, with a higher maximal growth rate than the smaller phytoplankton species, but requiring higher light levels [Edwards *et al.*, 2015], are added to the initial phytoplankton community [Thyssen *et al.*, 2014; Romagnan *et al.*, 2015]. In the NWM, the grazers of this phytoplankton community (the meso-zooplankton, mainly copepods) were generally not observed at the beginning of the spring bloom [Romagnan *et al.*, 2015]. A strong accumulation of diatoms is thus possible, and generally dominates the subsequent spring bloom [Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Estrada and Vaqué, 2014]. Nevertheless, a stronger accumulation of diatoms in the “High Bloom” rather than in the “Bloom” bioregion may have occurred.

Indeed, the relative abundances of diatoms in the phytoplankton spring bloom community is reported to be highly variable from one year to another in the NWM [Organelli *et al.*, 2013]. High concentrations of diatoms are observed during years when strong winter mixing occurs [Estrada *et al.*, 1999; Marty and Chiavérini, 2010; Rigual-Hernandez *et al.*, 2013]. The underlying process that is supposed to explain the higher diatom concentration during these specific years was a change in the silicate availability in surface waters induced by a strong wintertime mixing [Severin *et al.*, 2014]. The silicate concentration in the NWM progressively increases downwards from the surface, while the nitrate concentration sharply increases in subsurface waters [Pasqueron de Fommervault *et al.*, 2015a]. Deep convection events which reach the deep water masses in winter are then necessary to strongly increase the surface availability of the silicate for the coming spring bloom. Thus, the stronger and longer winter mixing of the “High Bloom” bioregion could have impacted the silicate availability, generating more favorable conditions for diatoms and, consequently, the development of a stronger diatom spring bloom in the “High Bloom” bioregion than in the “Bloom” bioregion.

In summary, although the two bioregions presented contrasting spring [Chl-a] increases, they both display a phytoplankton spring bloom. This has been observed each year in the NWM [Mayot *et al.*, 2016] and has been confirmed to be a typical “detrainment bloom” [Cullen *et al.*, 2002; Lavigne *et al.*, 2013] that arises from a winter replenishment of nutrients in surface layers and occurs when the light limitation has been lifted ($Z_{0.415}/\text{MLD} > 1$). The magnitude and the timing of the spring increase is directly related to the magnitude and duration of the previous winter mixing of the water column, with a more intense and longer winter mixing inducing a stronger and delayed spring bloom. This phenomenon cannot be associated with an enhanced winter replenishment of nitrate to the surface layer, as demonstrated during this study. Instead, it has been suggested that the underlying mechanisms driving the “High Bloom” dynamics are induced by the intense water mixing that generates a stronger decoupling between the small (pico- and nano-) phytoplankton and their grazers, as well as the development of a more intense diatom spring bloom benefitting from the possible increase of the silicate availability. All these suggested processes should be taken into account to understand the important inter-annual variability of the phytoplankton spring bloom observed in the NWM.

The autumnal transition period in the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio: the autumnal bloom

The other period of the year when both $Z_{0.415}$ and MLD interfaces overlapped was in autumn (in November/December, Figure 4.3g and 3h). Concomitant with slight deepening of the MLD, the surface increase of $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$ was observed in both bioregions with a homogenous vertical distribution of [Chl-a] (see Figure S2, *Annexe 1*). A couple of months before (in September/October), the vertical distribution of [Chl-a] was on the contrary characterized by a DCM (Figure 4.4). The surface increase in [Chl-a] was then related to a change in the vertical distribution of biomass, and then to the process leading to the disappearance of the DCM.

The present data indicate that in the NWM (whatever the bioregion) the DCM progressively shallows in late summer/autumn following the $Z_{0.415}$ interface (Figure 4.4), thus suggesting a light-driven control of the [Chl-a] vertical distribution [Mignot *et al.*, 2014; Lavigne *et al.*, 2015]. To support this DCM shallowing, a rise in the nitracline is also a necessary step. At this period, the intensification of the large scale cyclonic circulation over the whole NWM induced this uplift of the nitracline [Pasqueron de Fommervault *et al.*, 2015b]. Therefore, the modification of the vertical distribution of [Chl-a] (from DCM-type waters to homogenous), leading to an increase in the surface [Chl-a] could be ascribed to three different processes, that most probably act simultaneously.

Firstly, the slight deepening of the MLD and the subsequent mixing-up of the top layer of the summer shallowing DCM could generate a progressive destruction of the DCM and a redistribution of the biomass over a more uniform shape [Morel and André, 1991; Lavigne *et al.*, 2015]. Secondly, the shallowing of the nitracline and the deepening of the MLD could induce an effective injection of nitrate into surface layers. By consequence, the [Chl-a] increase observed in the NWM could be an effective biomass increase [Morel and André, 1991; Volpe *et al.*, 2012; D’Ortenzio *et al.*, 2014], as in the development of a typical “entrainment bloom” [Cullen *et al.*, 2002]. Finally,

during this period the light availability decreased, and may have likely induced an intracellular increase of [Chl-a] in the phytoplankton cells due to the photoacclimation processes (a low carbon to chlorophyll ratio, [Behrenfeld *et al.*, 2005]), and thus explain the observed autumnal [Chl-a] increase [Mignot *et al.*, 2014]. This supports the hypothesis that the increase in surface [Chl-a] in November/December probably does not reveal a genuine phytoplankton bloom, i.e. an increase in the phytoplankton biomass.

Conclusion

The main objective of this study was to understand the influence of the deep water convection on the underlying processes driving phytoplankton blooms in the temperate regime of the NWM. An unprecedented sampling effort has been carried out over a year from July 2012 to July 2013 and coupling data from several platforms. Combined with a satellite-based bioregionalization, an exceptional data set has been collected in terms of number of profiles and parameters. Therefore, the analysis of the primary drivers of the phytoplankton blooms has been made possible over a complete annual cycle (and not, as usual, restricted to a short period or area).

During the 2012-2013 year, ocean color observations, confirmed with *in situ* measurements, revealed the existence of two large-scale areas (or bioregions) bearing a similar phytoplankton autumnal bloom but contrasted spring blooms. In further detail, one bioregion (the “High Bloom” bioregion, located in the center of the NWM) is characterized by a late, though exceptionally intense phytoplankton spring bloom, while, in the other bioregion (the “Bloom” bioregion, localized at the periphery of the “High Bloom” area), the spring bloom is observed earlier in the season and with a lower maximum value of [Chl-a]. Moreover, the wintertime deepening of MLD in the “High Bloom” bioregion was associated with deep water convection events, while the “Bloom” bioregion presented a shallower winter mixing (maximum winter MLD < 500 m).

The timing of the phenological events identified by existing methods (mostly based on remotely sensed ocean color data) confirmed the characteristics of a temperate sea in the NWM area. However, the use of these phenological metrics only provided a partial vision of the phytoplankton annual cycle. The $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio, by inferring the residence time of phytoplankton in the illuminated surface layer, can provide an accurate *in situ* alternative to detect the dates of the main phenological events.

The analysis of the $Z_{0.415}/\text{MLD}$ ratio provided evidence that the higher accumulation rate of phytoplankton in spring in the “High Bloom” bioregion could be related to the deep water convection event. The winter replenishment of nitrate in the surface layer was observed homogeneously over the whole NWM, indicating that a higher availability of nitrate cannot explain the differences among the bioregions. Instead, the influence of deep water convection on grazing (the “decoupling-recoupling” hypothesis) and on the silicate availability (that could influence the underpinning composition of the spring phytoplankton population composition, and, thus the different accumulation rates) has been assumed. The phytoplankton autumnal bloom (observed with similar characteristics in both bioregions) is likely explained by overlapping processes,

related to the erosion of the summer thermocline and light availability. In fact, the deepening of the MLD after summer stratification, and the light driven displacement to the surface of the DCMs, may have induced a redistribution of the [Chl-a] within the surface layer. The MLD deepening could also have induced injection of nutrients into the surface layer that sustained phytoplankton growth, while the reduced light availability at this season should also generate [Chl-a] increases through photoacclimation processes. The results obtained in the NWM provide a new framework to characterize the phytoplankton seasonality in temperate seas (i.e., oceanic regions submitted to strong seasonality). The combined use of satellites, ship-based sampling and mainly *in situ* autonomous platforms (i.e., Argo and Bio-Argo floats, and Bio-optical gliders), to retrieve physical and biogeochemical properties (i.e., chlorophyll-*a* and nitrate concentrations) along the water column, proved to significantly enhance our interpretation of the physical-biological coupling in temperate seas.

Acknowledgments and Data

The authors would like to thank the NASA Ocean Biology Processing Group (OBPG) for the access to MODIS data (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). The Argo-floats data were collected and made freely available by the Coriolis project and programs that contribute to it (<http://www.coriolis.eu.org>). Bio-Argo float data used in this work are made available online (http://www.oao.obs-vlfr.fr/BD_FLOAT/NETCDF/). This work is a contribution to the MerMEX project (Marine Ecosystem Response in the Mediterranean Experiment, WP1) from the MISTRALS international program. This work was supported by the remOcean (remotely sensed biogeochemical cycles in the Ocean) project, funded by the European Research Council (GA 246777), by the French “Équipement d’avenir” NAOS project (ANR J11R107-F), and by the PACA region. The authors are also grateful to the French Bio-Argo project funded by CNES-TOSCA, and to LEFE Cyber and GMMC programs that supported this work.

2.3. Conclusion et perspectives de l’étude

Cette étude met en avant l’utilisation d’un rapport entre $Z_{0.415}$ et MLD pour décrire les variabilités temporelles des cycles annuels de biomasses phytoplanctoniques observées entre deux régimes trophiques. Bien que les valeurs de [Chl-a] puissent avoir des gammes de variabilité différentes entre les deux régimes trophiques, le rapport $Z_{0.415}/\text{MLD}$ permet de déterminer sans ambiguïté les périodes de blooms (à la fois automnal et printanier). Il apparaît donc comme un bon descripteur synthétique de la succession des phases du cycle annuel de biomasse phytoplanctonique.

De plus, il témoigne de l’importance de déterminer la disponibilité en lumière, non pas à partir d’une zone euphotique (Z_{eu}) évaluée comme étant la profondeur où il ne reste qu’un certain pourcentage de la quantité de lumière en surface (généralement 1 %), mais à partir d’une profondeur d’isolume (e.g. $Z_{0.415}$). En effet, au fil des saisons, la quantité de lumière en surface varie de manière significative, mais pas forcément la transparence de l’eau, ceci pouvant conduire à des valeurs de $Z_{0.415}$ et Z_{eu} différentes [Banse, 2004; Cullen, 2015]. Cette distinction est capitale, car la disponibilité en lumière permet d’approximer la profondeur de compensation, profondeur

où les gains par photosynthèse sont équivalents aux pertes. Je reviendrai sur ce point dans la conclusion finale du chapitre (section 4).

Concernant les différences dans l'intensité du bloom phytoplanctonique au printemps, celles-ci ne semblent pas être reliées à une différence dans la disponibilité en nitrate. Une différence dans la structuration saisonnière de la communauté phytoplanctonique est supposée possible, avec une présence de diatomées probablement augmentée dans le régime trophique « *High Bloom* ». Cela pourrait être dû à un mélange vertical plus important, qui, en induisant des conditions spécifiques (en particulier impact la disponibilité en silicate), favorise leur développement.

Cette étude suggère que la liaison entre la convection profonde et le développement phytoplanctonique est assez complexe, et que la prise en compte de plusieurs facteurs est à considérer. D'autant que cette étude s'est focalisée sur les facteurs environnementaux abiotiques, et beaucoup reste à apprendre sur les facteurs biotiques, tels que la structuration de la communauté phytoplanctonique et le broutage zooplanctonique.

Néanmoins, l'ensemble des conclusions faites à l'échelle de ces deux régimes trophiques lors de cette étude, portant sur l'année 2012-2013, ont fourni des premiers éléments d'explication à la variabilité interannuelle observée au niveau de la région NWM. Il est donc nécessaire de continuer à confirmer certains de ces résultats à partir d'analyses plus complètes à l'échelle interannuelle. Ceci a notamment été réalisé en étudiant la variabilité interannuelle de la structuration saisonnière de la communauté phytoplanctonique dans le NWM, et qui est présenté dans la section suivante.

3. La production primaire associée au Nord-Ouest : influence de la communauté phytoplanctonique

3.1. Résumé de l'étude

L'objectif de l'étude est d'analyser la variabilité interannuelle de la structuration saisonnière de la communauté phytoplanctonique en NWM, et d'en évaluer l'impact sur la production primaire. Pour cela, les différences entre les régimes trophiques « *Bloom* » et « *High Bloom* » sont évaluées. Etant donné que le régime trophique « *Bloom* » représente la situation moyenne et que le régime trophique « *High Bloom* » constitue la situation associée à un bloom phytoplanctonique anormalement retardé et intense (voir section 4.2 précédente), les différences de structuration de la communauté phytoplanctonique entre ces deux régimes trophiques témoignent de la variabilité interannuelle observée au niveau de la région NWM.

D'une part, les données utilisées pour conduire cette analyse proviennent de l'effort d'échantillonnage important du bassin NWM entre 2012 et 2013, réalisé lors des campagnes océanographiques DEWEX, DOWEX et MOOSE. D'autre part, les données proviennent de la série temporelle multi-annuelle de DYFAMED/BOUSSOLE (i.e. en Mer Ligure). Dans les deux cas, la distribution spatiale des régimes trophiques (obtenus dans le chapitre 2) est croisée avec la position spatiale de l'échantillonnage (comme présenté dans le chapitre 3). De la sorte, les données des campagnes 2012-2013 vont permettre de vérifier la distinction spatiale entre les deux régimes

trophiques lors d'une année, et les données récoltées à DYFAMED/BOUSSOLE, la cohérence au fil des années de cette distinction entre les deux régimes trophiques.

La structuration de la communauté phytoplanctonique associée aux deux régimes trophiques est analysée en évaluant la proportion de trois classes de tailles au sein de la population phytoplanctonique (micro-, nano- et pico-phytoplancton, structuration en taille de la communauté). Pour cela, des données in situ de la concentration en pigments phytoplanctoniques sont utilisées. L'échantillonnage correspond à des prélèvements discrets d'eau de mer le long de profils verticaux, qui seront ensuite filtrés, puis analysés par la méthode HPLC (voir encadré 1.3), pour obtenir les concentrations de plusieurs pigments phytoplanctoniques. A partir des concentrations pigmentaires, et grâce à un algorithme empirique, il est possible d'en dériver les concentrations de micro-, nano- et pico-phytoplancton. La structuration en taille de la communauté phytoplanctonique le long de chaque profil vertical est ainsi obtenue. Enfin, un modèle de production primaire bio-optique a été appliqué à l'ensemble des profils verticaux, en tenant compte de la structuration en taille de la communauté phytoplanctonique. A partir de cette base de données, des cycles annuels climatologiques (moyens) de biomasse et de production phytoplanctonique séparées en trois classes de tailles, sont alors produits pour les deux régimes trophiques considérés.

En général, la dynamique saisonnière du phytoplancton dans le NWM correspond à celle du régime trophique « *Bloom* » (qui représente la situation moyenne, « normale »). Celle-ci se caractérise par une [Chl-a] dans la zone euphotique qui est principalement associée au nano-phytoplancton. Néanmoins, en fin d'été – début d'automne, la quantité de pico-phytoplancton devient aussi importante que celle de nano-phytoplancton, et au moment du bloom printanier, les valeurs maximales de [Chl-a] sont dues au micro-phytoplancton.

Lors d'années associées à des événements de convection profonde, les conditions environnementales sont modifiées dans la région, et induisent la présence du régime trophique « *High Bloom* ». Au niveau de la structuration en taille de la communauté phytoplanctonique, cela se traduit par une augmentation de la [Chl-a] totale printanière (+ 51 %), et à une augmentation de la [Chl-a] associée au micro-phytoplancton (+ 33 %). Les deux autres groupes phytoplanctoniques (pico- et nano-phytoplancton) présentent des cycles saisonniers similaires à ceux généralement observés (i.e. régime trophique « *Bloom* »).

Les deux régimes trophiques, bien que montrant des différences nettes au moment du bloom printanier, présentent des taux de production primaire annuelle qui sont proches (différence entre les deux régimes inférieure à $12 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, soit une augmentation de + 6 % seulement pour le régime trophique « *High Bloom* »). Le taux de production primaire au printemps, due au micro-phytoplancton (principalement des diatomées), est, toutefois, plus important pour le régime trophique « *High Bloom* » que pour le régime trophique « *Bloom* » (+ $0,53 \text{ mg m}^{-2}$ soit une augmentation de + 115 %). Ainsi, à l'échelle du NWM, les années associées à des événements intenses de convection profonde et à une extension spatiale importante du régime trophique « *High Bloom* » présentent une augmentation de la production primaire associée au micro-phytoplancton de + 4.4 TgC (+ 63 %). Sachant l'impact positif potentiel du micro-phytoplancton sur la quantité

exportée de carbone organique particulaire (POC), cela suggère une augmentation potentielle de la pompe biologique lors des années associées à des événements de convection profonde, ceci étant dû à une dynamique saisonnière du phytoplancton de type « *High Bloom* ».

3.2. Article en préparation pour *Journal of Geophysical Research – Oceans*: Influence of the phytoplankton community structure on the spring and annual primary production in the North-Western Mediterranean Sea

Authors: Nicolas Mayot¹, Fabrizio D’Ortenzio¹, Julia Uitz¹, Bernard Gentili¹, Joséphine Ras¹, David Antoine^{1,2} and Hervé Claustre¹

¹Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, INSU-CNRS, Laboratoire d’Océanographie de Villefranche (LOV), 181 Chemin du Lazaret, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

²Remote Sensing and Satellite Research Group, Department of Physics, Astronomy and Medical Radiation Sciences, Curtin University, Perth, Western Australia, Australia

Key Words: phytoplankton community structure; spring bloom; primary production; annual cycle; interannual variability

Key Points:

- After exceptionally cold winter diatoms biomass and production are enhanced during the spring bloom
- The stock of organic carbon produced in the NWM is influenced by the spring diatom production

Abstract: On average over the 16-year period analyzed here (1998 to 2014), the North-Western Mediterranean Sea (NWM) experienced a phytoplankton bloom in spring with a phytoplankton biomass maximum (evaluated with the chlorophyll-*a* concentration, [Chl-*a*]) in March. During five years, that have been associated with exceptionally cold winter and deep convection events, the phytoplankton biomass maximum in spring is enhanced (+ 51 %) compared to the mean situation. Using in situ data of phytoplankton pigments, we investigate the response of the phytoplankton community composition to these exceptional spring blooms. The contribution of diatoms to total phytoplankton biomass increased during these enhanced spring blooms (+ 33%). The effects on seasonal and annual primary production rates are examined with a bio-optical model of primary production that takes into account the phytoplankton community structure. Compared to the mean situation, the spring rate of primary production is enhanced (+ 0.53 gC m⁻² d⁻¹, equivalent to + 115 %), but not the annual rate of primary production (+ 12 gC m⁻² j⁻¹, equivalent to + 7 % only). But at the scale of the NWM sub-basin, the occurrence of a highly productive spring bloom is related to an increase of the phytoplankton blooming area (+ 155 %) and of the spring diatom production (+ 4.4 TgC). Therefore, the potential increase in future years of warmer and dryer conditions in the NWM, which should lead to shallower winter mixed layers, could have substantial implications to the production of organic matter in spring with subsequent impact on carbon export to depth.

Introduction

The size and taxonomic structure of phytoplankton communities is an important factor that regulates the functioning of marine ecosystems and biogeochemical cycles (e.g. [Legendre and Le Fèvre, 1991; Le Quéré et al., 2005; Hood et al., 2006]). For example, the photosynthetic efficiency of phytoplankton communities is generally affected by its size structure [Bouman et al., 2005; Uitz et al., 2008; Brewin and Lavender, 2010; Edwards et al., 2015], and potentially influences the export of particulate organic carbon (POC) to the deep oceans [Boyd and Newton, 1999]. Pico-phytoplankton ($< 2 \mu\text{m}$) are generally associated to slow sinking rates and microbial loop systems [Legendre and Le Fèvre, 1991; Michaels et al., 1994], although they can contribute significantly to the carbon export to depth through eddy-driven subduction process [Omand et al., 2015] or after an increase of their sinking speed and rate of consumption by zooplankton through aggregation mechanisms [Richardson and Jackson, 2007]. While large phytoplankton, such as diatoms, typically produce large, rapidly sinking materials. As a matter of fact, it was demonstrated that an increase of the micro-phytoplankton biomass (mainly diatoms) in the phytoplankton community is correlated to the rate of POC exported to depth [Guidi et al., 2009, 2015; Henson et al., 2012] with large consequences to the amount of POC potentially sequestered in the deep oceans (i.e. the so-called biological carbon pump).

Despite a relatively limited surface area, the North-Western Mediterranean Sea (NWM) displays the characteristics of a typical temperate oceanic region, with a particularly pronounced surface spring phytoplankton bloom in shallow mixed layers. For this reason, the NWM has been evoked as a key region to study phytoplankton bloom dynamics [Mermex Group's, 2011]. At the first stage of the NWM spring bloom, the micro-phytoplankton biomass, mainly composed of diatoms, rapidly increases and reaches an annual maximum generally in March [Marty et al., 2002; Siokou-Frangou et al., 2010; Estrada and Vaqué, 2014]. Then, the development of a surface nano-phytoplankton biomass maximum is observed [Marty et al., 2002; Siokou-Frangou et al., 2010; Estrada and Vaqué, 2014], which precedes the end of the spring bloom and the establishment of a summer phytoplankton community dominated by nano- and pico-phytoplankton [Marty et al., 2002; Siokou-Frangou et al., 2010; Estrada and Vaqué, 2014]. The NWM is one of the most productive regions of the Mediterranean Sea with annual primary production values ranging within $86\text{-}232 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (estimates based on in situ measurements [Marty and Chiavérini, 2002]), largely higher than in the Eastern Mediterranean basin characterized by subtropical-like values ($20.3\text{-}61.8 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, estimates based on in situ measurements [Siokou-Frangou et al., 2010]). Estimates of primary production in the NWM derived from bio-optical primary production models applied to ocean color satellite data fall in the same range of values ($78\text{-}204 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, Morel and André, 1991; Antoine et al., 1995; Bosc et al., 2004; Olita et al., 2011a; Uitz et al., 2012]). This confirms that the NWM is one of the most productive regions of the Mediterranean Sea. The largest part of the annual primary production in the NWM is achieved by nano-phytoplankton, although a significant part of the spring production is attributed to micro-phytoplankton (mainly diatoms) [Marty and Chiavérini, 2002; Uitz et al., 2012]. The occurrence of diatoms, although relatively limited in time, is particularly critical to the export of POC to depth [Heussner et al., 2006; Miquel et al., 2011;

Stabholz et al., 2013; *Ramondenc et al.*, 2016]. The efficiency of the biological carbon pump in the NWM is then particularly high compared to the rest of the Mediterranean basin, which is mostly dominated by a substantial microbial-loop activity [*Siokou-Frangou et al.*, 2010; *Estrada and Vaqué*, 2014].

The specificity of the NWM is certainly related to its atmospheric conditions, which could result in particularly cold and windy winters and, consequently, deep water convection events [*MEDOC Group*, 1970; *Millot*, 1999; *Houpert et al.*, submit]. It was also observed that extreme atmospheric conditions and deep winter mixed layers are temporally followed by elevated spring values of chlorophyll-*a* concentration ([Chl-*a*], proxy of the phytoplankton biomass) [*San Feliu and Muñoz*, 1971; *Estrada*, 1996; *Marty et al.*, 2002; *Marty and Chiavérini*, 2010; *Arin et al.*, 2013; *Estrada et al.*, 2014; *Severin et al.*, 2014]. Spring diatom biomass and subsequent deep ocean sedimentation have also been found to increase more than average after deep winter mixing events [*Marty et al.*, 2002; *Rigual-Hernández et al.*, 2013; *Estrada et al.*, 2014]. Additional studies based on satellite data reported an increase in surface [Chl-*a*] during extreme winters, demonstrating that large spring phytoplankton biomass may be related to an expansion of the phytoplankton blooming area [*Olita et al.*, 2011b; *Volpe et al.*, 2012; *Lavigne et al.*, 2013; *Mayot et al.*, 2016]. Regional 3D models applied to the NWM [*Herrmann et al.*, 2013; *Auger et al.*, 2014; *Ulses et al.*, 2016] also demonstrated a strong interannual variability in the spring primary production in relation to the depth of winter mixed layers. Therefore, the alternation in the NWM of mild and strong winters (and consequently of deep and very deep winter mixed layers) acts as a principal modulator of the spring phytoplankton biomass accumulation and production in this sub-basin.

Past results are, however, spatially and temporally sparse (in situ data), limited to the surface layer of the ocean (satellite data), or derived from model simulations. Thus the influence of the depth of the winter mixed layers on the spring phytoplankton biomass and community structure (e.g. an enhanced contribution of diatoms) has to be confirmed with in situ data relevant to the scale of the NWM sub-basin. In addition, the consequence of changes in the spring phytoplankton biomass and community structure on the seasonal and annual primary production must be investigated. In order to provide valuable information on the stock of organic carbon associated with each phytoplankton size class in the NWM, which could potentially be correlated with the amount of POC exported at depth in this Mediterranean region. These investigations are crucial to evaluate the possible impact of the climate change in the NWM where a shift toward warmer and drier conditions is predicted [*IPCC*, 2013; *Mariotti et al.*, 2015].

The identification, from the existing in situ observations, of general patterns that could be used to derive robust causal-effects relationships requires a specific and dedicated effort in data analysis. For this purpose, we used a recent spatial division of the Mediterranean Sea into ecological units, referred to as trophic regimes, that have been determined through a cluster analysis of the seasonal cycles of surface [Chl-*a*] measured by satellite [*Mayot et al.*, 2016]. Then, the in situ observations performed over different periods of time but in the same ecological units are pooled together. The specific aim is to reconstruct a seasonal time series (as complete as possible) of in situ observations for each trophic regime observed in the NWM. The main hypothesis is that, although the criteria

used to determine the trophic regimes are not perfect, the similarity of the seasonal cycle of surface [Chl-a] reflects similar environmental forcing (physical and biogeochemical).

In the description by [Mayot *et al.*, 2016], the NWM is mainly characterized by a trophic regime with a seasonal cycle of [Chl-a] displaying a spring bloom, i.e. the “Bloom” trophic regime [Mayot *et al.*, 2016]. During years associated with extreme winter atmospheric conditions and very deep winter mixed layers, the “Bloom” trophic regime is partially replaced by another trophic regime, characterized by a similar seasonal cycle of [Chl-a] although with an enhanced and delayed spring bloom. The latter is referred to as the “High Bloom” trophic regime [Mayot *et al.*, 2016].

The intention here is to use the two trophic regimes observed in the NWM as a framework to examine the interannual variability of the primary production in the NWM. Because the two trophic regimes represent the two contrasted situations that occurs in the NWM: the “Bloom” trophic regime is the average situation, and the “High Bloom” trophic regime the occasional situation of an enhanced spring phytoplankton bloom following very deep winter mixed layers. The differences between these two trophic regimes in the phytoplankton community structure, as well as in the seasonal and annual primary production, will be investigated. Our objective is two-fold: (1) investigate with in situ observations the effects of the different winter mixing conditions associated with the “Bloom” and “High Bloom” trophic regimes on the seasonal phytoplankton community composition (describe on the basis of the size structure); (2) quantify with a bio-optical model of primary production the influence of changes in the phytoplankton community structure, as induced by changes in winter mixing conditions, on the seasonal and annual primary production rates; (3) discuss the potential biogeochemical impact of intermittence between Bloom vs High Bloom conditions in the context of future climate change. The in situ observations are vertical distribution data of phytoplankton pigments, converted to the vertical distribution of biomass associated with three phytoplankton size classes [Uitz *et al.*, 2006]. The bio-optical model of primary production used takes into account the size-structure of the phytoplankton community [Morel, 1991; Uitz *et al.*, 2008]. The analysis is conducted with pigment data collected over the whole NWM at each season between July 2012 and July 2013 (the two trophic regimes are present this year), and also with pigment data from a multiannual open-ocean time series in a sub-basin of the NWM (i.e., in the Ligurian Sea) affected by the interannual presence of the two trophic regimes.

Data and Methods

Studied area and sampling plan

The NWM presents a large scale cyclonic circulation (Figure 4.7), confined on the Northwestern boundary by the Northern Current that flows southwards along the coasts, by the permanent thermal Balearic Front on the South, and by the Western Corsica Current [Millot, 1999]. In winter, under the influence of atmospheric and hydrological forcing, the central zone of the cyclonic circulation, located in the south of the Gulf of Lion, may be subject to deep convection events that induce the formation of deep waters [MEDOC Group, 1970; Millot, 1999, Houpert *et al.*, submit].

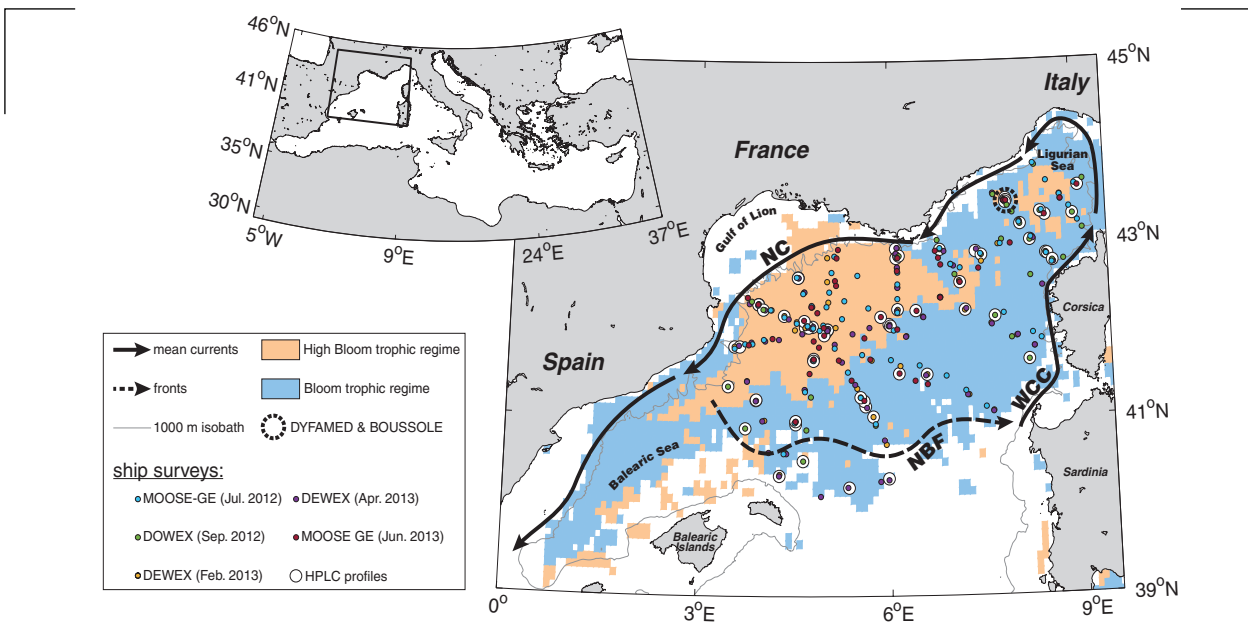


Figure 4.7 | Map of the NWM showing the location of cruise stations and of the DYFAMED/BOUSSOLE site. Colored areas indicate the spatial location of the two trophic regimes under consideration in 2012/13 (the “Bloom” and “High Bloom” trophic regimes, from [Mayot et al., 2016]). The mean currents are represented by arrows with continuous lines (WCC: Western Corsican Current, NC: Northern Current) and the North Balearic Front (NBF) by an arrow with a dashed line.

In NWM an intensive sampling effort was carried out between July 2012 and July 2013, with five ship surveys on board R/V *Le Suroît* and R/V *Tethys II* (DEWEX cruises, coupled with a long-term monitoring, MOOSE project, <http://www.moose-network.fr/>, Table 1). The DEWEX ship surveys were coupled with in situ observations from four Bio-Argo floats and 10 Bio-optical gliders (Table 1). Here we also use in situ observations collected each month in the Ligurian Sea in the framework of the long-term DYFAMED/BOUSSOLE programs (site located 43°22' N, 7°54' E, Table 4.2).

Table 4.2 | Summary of the number of stations used for this study. Only non-coastal stations (bathymetry more than 1000 m) performed in the two trophic regimes under consideration are retained.

	Number of stations	Number of HPLC stations	Period of sampling	Reference/DOI
DEWEX/MOOSE project				
MOOSE-GE - 2012	63		Jul. to Aug. 2012	doi: 10.17600/12020030
DOWEX - 2012	36	13	Sep. 2012	doi: 10.17600/13450150
DEWEX - Leg 1	54	15	Feb. 2013	doi: 10.17600/13020010
DEWEX - Leg 2	67	17	Apr. 2013	doi: 10.17600/13020030
MOOSE-GE - 2013	40	10	Jun. to Jul. 2013	doi: 10.17600/13450110
Total	260	55		
Bio-Argo floats	254		Jul. to Jun. 2013	[Le Traon et al., 2012; Barnard and Mitchell, 2013]
Bio-optical gliders	240		Sep. to Jun. 2013	[Niewiadomska et al., 2008; Testor et al., 2010]
Total	494			
DYFAMED/BOUSSOLE site				
DYFAMED project	57	57	1999 to 2007	doi: 10.12770/271cddd7-e9af-4175-9398-3f3e272af9bb
BOUSSOLE project	174	174	2001 to 2013	[Antoine et al., 2006, 2008]
Total	231	231		

Measured variables

Among the five DEWEX ship surveys (Figure 4.7), we kept only the non-coastal stations (bathymetry > 1000 m) for which conductivity-temperature-depth (CTD) and chlorophyll-*a* fluorescence sensors were available (see Table 4.2). For the monthly cruises at the DYFAMED/BOUSSOLE site, a CTD was systematically used in conjunction with a chlorophyll-*a* fluorometer (except before 2004 at the DYFAMED sampling site, in total 231 stations performed, Table 4.2). The quality control on the selected profiles of temperature, salinity and fluorescence (when available) is detailed in *Mayot et al.* [submitted]. The temperature and salinity profiles were used to determine the potential density profile. The mixed layer depth (MLD) is then derived from the density profile, by using the criteria 0.01 kg m^{-3} with the density at 10 m as a reference [*Mayot et al.*, submitted].

The vertical distribution of phytoplankton pigment concentrations was determined through discrete water samples collected with Niskin bottles mounted on the CTD rosette. Then, discrete water samples were filtered (GF/F) and a High-Performance Liquid Chromatography (HPLC) analyses was performed to provide a precise determination of the concentration of the different phytoplankton pigments present in water samples. All HPLC measurements used here were conducted at the Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (see [*Ras et al.*, 2008] for detail on the HPLC method). Systematically performed during the monthly cruises at the DYFAMED/BOUSSOLE site, phytoplankton pigments were measured also during four cruises of DEWEX (between 10 and 17 stations per cruise, Table 4.2).

Determination of the phytoplankton community structure

Chlorophyll-*a* is ubiquitous to all phytoplankton cells - except for prochlorophytes that contain divinyl chlorophyll-*a* instead - and may thus be used as a proxy of phytoplankton biomass. Note that [Chl-*a*] here refers to the sum of (monovinyl) chlorophyll-*a*, divinyl chlorophyll-*a*, chlorophyllide *a* and the allomeric and epimeric forms of chlorophyll-*a*. In contrast to chlorophyll-*a*, the composition of accessory pigments varies among phytoplankton groups. Some of them are specific biomarkers of certain phytoplankton taxa and may be used to estimate the structure of phytoplankton

Table 4.3 | Diagnostic pigments used with their taxonomic correspondence, from [*Vidussi et al.*, 2001]

Pigments	Abbreviations	Taxonomic Significance	Phytoplankton size class
Fucoxanthin	Fuco	diatoms	micro- (> 20 μm)
Peridinin	Perid	dinoflagellates	
Alloxanthin	Allo	chromophytes and nanoflagellates	nano- (2-20 μm)
19'-butanoyloxyfucoxanthin	ButFuco	chromophytes and nanoflagellates	
19'-hexanoyloxyfucoxanthin	HexFuco	cryptophytes	
Zeaxanthin	Zea	green flagellates and prochlorophytes	pico- (< 2 μm)
Total Chlorophyll-b	TChlb	cyanobacteria and prochlorophytes	

communities. Here we followed the approach proposed by *Claustre*, [1994] and further modified by *Vidussi et al.* [2001] and *Uitz et al.* [2006]. In brief, seven diagnostic pigments are selected as biomarkers of major phytoplankton taxa: fucoxanthin (Fuco), peridinin (Perid), alloxanthin (Allo), 19'-butanoyloxyfucoxanthin (ButFuco), 19'-hexanoyloxyfucoxanthin (HexFuco), zeaxanthin (Zea) and total chlorophyll-*b* (chlorophyll-*b* + divinyl chlorophyll-*b*, TChlb). The seven diagnostic pigments are then assigned to one of the three phytoplankton size classes pico-, nano- and micro-phytoplankton, depending on the typical cell size of the phytoplankton organisms within each taxon. The taxonomic and size correspondence of each diagnostic pigment is presented in Table 4.3.

The diagnostic pigment-based approach can be further used to estimate the relative contribution of the three size classes to the [Chl-*a*] associated with the total algal biomass, f_{micro} , f_{nano} and f_{pico} ,

$$f_{\text{micro}} = (1.41[\text{Fuco}] + 1.41[\text{Perid}]) / \sum \text{DPW} \quad (1a)$$

$$f_{\text{nano}} = (1.27[\text{HexFuco}] + 0.35[\text{ButFuco}] + 0.60[\text{Allo}]) / \sum \text{DPW} \quad (1b)$$

$$f_{\text{pico}} = (1.01[\text{TChlb}] + 0.86[\text{Zea}]) / \sum \text{DPW} \quad (1c)$$

with DPW is the sum of the concentrations of the seven diagnostic pigments, weighted by a coefficient:

$$\sum \text{DPW} = (1.41[\text{Fuco}] + 1.41[\text{Perid}] + 1.27[\text{HexFuco}] + 0.35[\text{ButFuco}] + 0.60[\text{Allo}] + 1.01[\text{TChlb}] + 0.86[\text{Zea}]) \quad (2)$$

In equations (1) and (2), the coefficients represent an average ratio between the concentration of each diagnostic pigment and [Chl-*a*], and were obtained from a multiple regression analysis applied to a global pigment dataset [*Uitz et al.*, 2006]. Then, equations (1) is applied at all depth (*z*) of all vertical distribution profiles of phytoplankton pigment concentrations performed during the DEWEX cruises and at the DYFAMED/BOUSSOLE sampling site. In order to obtain vertical profiles of [Chl-*a*] associated with the three phytoplankton size classes,

$$[\text{Chl} - \text{a}]_{\text{micro}}(z) = [\text{Chl} - \text{a}](z) \times f_{\text{micro}}(z) \quad (3a)$$

$$[\text{Chl} - \text{a}]_{\text{nano}}(z) = [\text{Chl} - \text{a}](z) \times f_{\text{nano}}(z) \quad (3b)$$

$$[\text{Chl} - \text{a}]_{\text{pico}}(z) = [\text{Chl} - \text{a}](z) \times f_{\text{pico}}(z) \quad (3c)$$

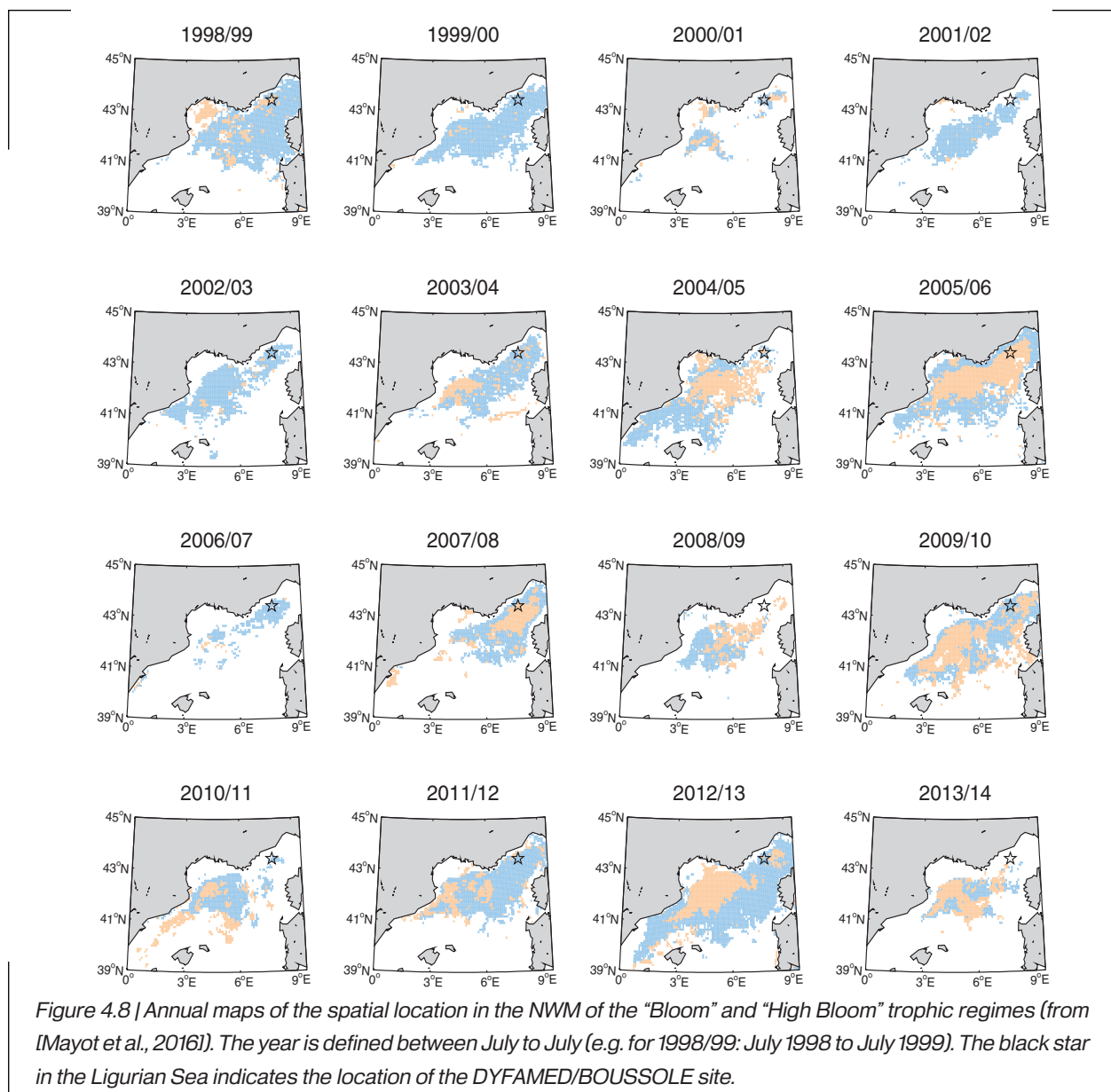
We note some limitations to the diagnostic pigment-based approach to size classes. For example, some taxa may cover a wide range of size, and some diagnostic pigments are present in different phytoplankton taxa. Despite these constraints, this approach provides a quantitative and comprehensive description of the size and taxonomic structure of phytoplankton communities.

Coupling in-situ observation with trophic regimes

As anticipated in the introduction, and despite a large number of available observations, the reconstruction of pertinent seasonal cycles of [Chl-*a*] and size classes parameters derived from HPLC data were not possible without some specific data processing. Instead of using some statistical methods to reconstruct the data when missing (i.e. objective analysis), the approach

proposed here is based on a spatial division of the Mediterranean Sea from ocean color images [Mayot *et al.*, 2016]. In the NWM, this division shows that two main trophic regimes, called “Bloom” and “High Bloom”, are recurrently observed (Figure 4.8). For the DEWEX cruises, each individual profile was classified as “Bloom” or “High Bloom” by crossing its spatial location with the location of the trophic regimes in the NWM for the year 2012/13 (Figure 4.7). Then, all in situ observations from a same trophic regime are pooled together and sorted in chronological order to obtain time series associated with each trophic regime.

The trophic regimes are also used to classify the in situ observations available at the DYFAMED/BOUSSOLE site between 1998 and 2014. In this case, the interannual variability of the trophic regimes was considered at this fixed sampling site (i.e. stars on Figure 4.8). When the region around the DYFAMED/BOUSSOLE site was classified as “Bloom” or “High Bloom” (on the basis of the annual maps of the spatial distribution of the trophic regimes, Figure 4.8), all the DYFAMED/BOUSSOLE observations are labeled as the correspondent trophic regime (1999/00, 2002/03, 2006/07, 2009/10, 2011/12 and 2012/13 as “High Bloom” and 1998/99, 2004/05, 2005/06 and



2007/08 as “Bloom”). When the site’s region was not classified (i.e. white areas on Figure 4.8), in situ observations are discarded. Once in situ data have been classified, they are pooled together to reconstruct climatological time series of in situ observations for each trophic regime and at 8 days of resolution (data collected the same 8-day week are pooled together and a mean value is calculated) and interpolated linearly.

At the end of the data processing, then, we obtained times series of in situ observations for each trophic regime, and this for the DEWEX year (2012-2013) and at the DYFAMED/BOUSSOLE sampling site. Finally, and mainly to compute primary production, climatological time series were generated (“merged time-series”), by considering together the DEWEX and the BOUSSOLE/DYFAMED in situ observations (classified by trophic regimes as explained above).

Estimation of total and class-specific primary production

Phytoplankton primary production is estimated using a bio-optical primary production model applied to the climatological time series of in situ chlorophyll *a* vertical profiles obtained by merging the DYFAMED/BOUSSOLE and DEWEX data sets. Equations (3) provided the fractional contribution of the three phytoplankton size classes (pico-, nano- and micro-phytoplankton) to all in situ [Chl-*a*] profiles. From these profiles, the bio-optical model of *Morel* [1991], combined with the phytoplankton class-specific photophysiological properties of *Uitz et al.* [2008], provides an estimate of the primary production associated with each of the three phytoplankton size classes (P_{micro} , P_{nano} and P_{pico}) that are aggregated to produce the total phytoplankton production (P_{tot}) (see details in *Annexe 2*). The required daily surface Photosynthetically Available Radiation (PAR) are retrieved from the merged ocean color satellite GlobColour product (spatial resolution of 4 km <http://www.globcolour.info>).

Results

Seasonal cycle of phytoplankton chlorophyll biomass and community structure

Between July 2012 and July 2013 (DEWEX cruises), the euphotic depth is derived from the surface [Chl-*a*] derived from satellite observations [*Morel et al.*, 2007]. Then the seasonal variation of the [Chl-*a*] measured with fluorometers and calibrated with HPLC data (the calibration is fully presented in [*Mayot et al.*, submitted]) are integrated between the surface down to 1.5 time the euphotic depth ($[\text{Chl-}a]_{1.5*Z_{\text{eu}}}$) because an important phytoplanktonic biomass is often present below the euphotic depth [*Morel and Berthon*, 1989]. The $[\text{Chl-}a]_{1.5*Z_{\text{eu}}}$ is similar in the “Bloom” and “High Bloom” trophic regimes. Low values are observed in winter (in February), followed by a maximal annual value in spring (in April), and intermediate values in summer and autumn. The spring maximal value is higher in the “High Bloom” trophic regime (171 mg m⁻²) than in the “Bloom” trophic regime (90 mg m⁻²). From the HPLC profile of [Chl-*a*], the euphotic depth is derived [*Morel and Berthon*, 1989]. Then available HPLC measurements of [Chl-*a*] integrated between the surface down to 1.5 time the euphotic depth (grey points in Figure 4.9a-b) confirm the seasonal variations of the $[\text{Chl-}a]_{1.5*Z_{\text{eu}}}$ measured with the fluorometers.

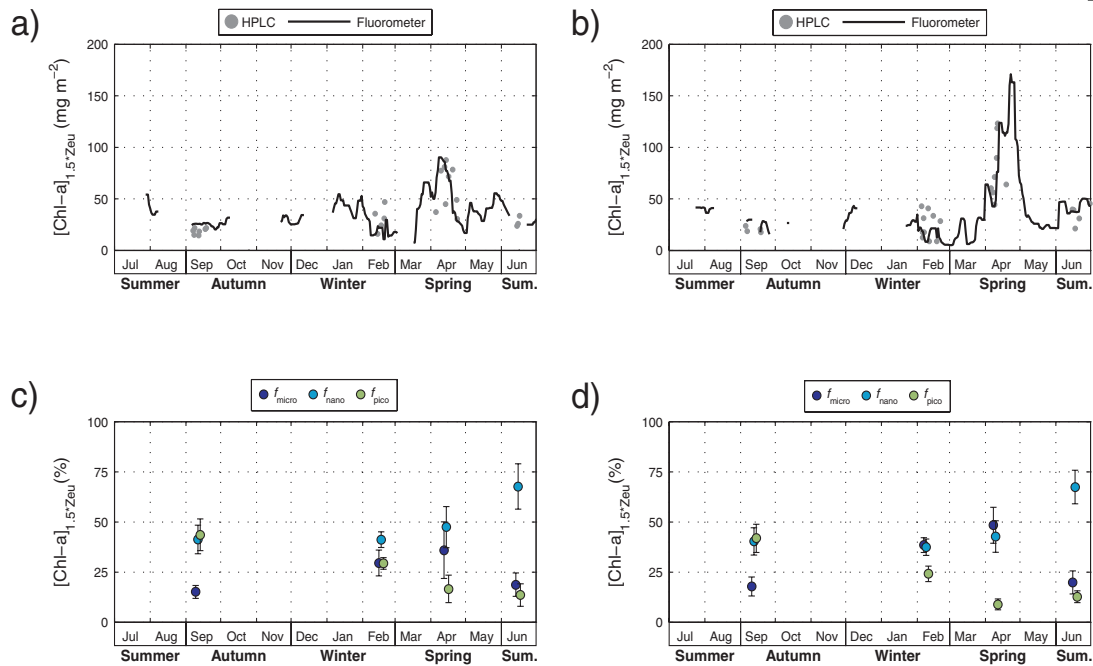


Figure 4.9 | Annual cycle of total and class-specific [Chl-*a*]_{1.5ZeU} for the two trophic regimes under consideration: “Bloom” (a and c) and “High Bloom” (b and c) at the DYFAMED/BOUSSOLE site. The total [Chl-*a*]_{1.5ZeU} is the sum of each (c-d) class-specific [Chl-*a*]_{1.5ZeU}: [Chl-*a*]_{micro}, [Chl-*a*]_{nano} and [Chl-*a*]_{pico} (for the micro-, nano- and pico-phytoplankton respectively). The total [Chl-*a*]_{1.5ZeU} was also obtained from fluorimeters measurements (black lines). (c-d) The mean class-specific [Chl-*a*]_{1.5ZeU} (with the standard deviation) is calculated for each DEWEX cruises (Table 1).

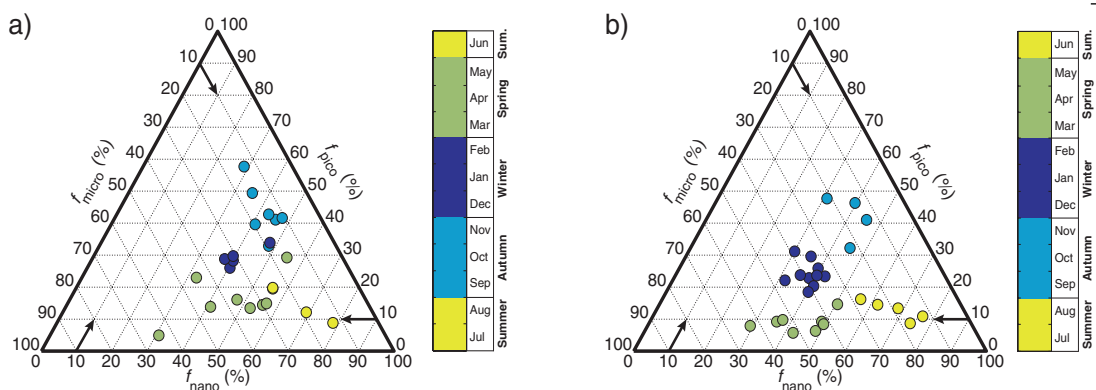


Figure 4.10 | Seasonal variations between 0 m and 1.5xZeu of the the fraction of [Chl-*a*] associated with the three phytoplankton size classes: micro- (*f*_{micro}), nano- (*f*_{nano}) and pico-phytoplankton (*f*_{pico}), for the two trophic regimes under consideration and between July 2012 and July 2013. Each estimation is reported in a ternary plot with a color corresponding to the season, and this for (a) the “Bloom” and (b) “High Bloom” trophic regime.

Overall, and for both trophic regimes, the proportion of the micro-phytoplankton is low in autumn and summer, increases in winter, to be maximal in spring (Figure 4.9c-d). The pico-phytoplankton is present in high proportion in autumn, it decreases in winter, to be very low in spring and summer. Finally, the proportion of the nano-phytoplankton is very high in summer, and low in autumn, winter and spring. The seasonal cycles associated with the two trophic regimes are also visible in the ternary plot (Figure 4.10), with the proportion of the micro-phytoplankton that increases from a low value in summer (< 25%) to a spring maximum (> 40%). For both trophic regimes, the proportions of nano- and pico-phytoplankton are low in spring and high in summer (> 70 %) and

autumn (> 40 %) respectively.

Different patterns between the two trophic regimes appear when comparing the phytoplankton community structures in winter and spring (Figure 4.10). In the “Bloom” trophic regime, the proportion of the nano-phytoplankton in winter is more important (around 40 %) than that of micro- and pico-phytoplankton (both around 30 %). For the “High Bloom” trophic regime, the proportions of nano- and micro-phytoplankton were similar in winter (around 40 %) and higher than that of pico-phytoplankton (around 25 %). Then, in spring, the proportion of nano-phytoplankton was still the highest in the “Bloom” trophic regime (values mainly around 40-60 %) with a proportion of micro-phytoplankton that rarely exceeds 40 %. In the “High Bloom” trophic regime, the proportion of micro-phytoplankton commonly exceeds 40 % (most of the values around 50 %).

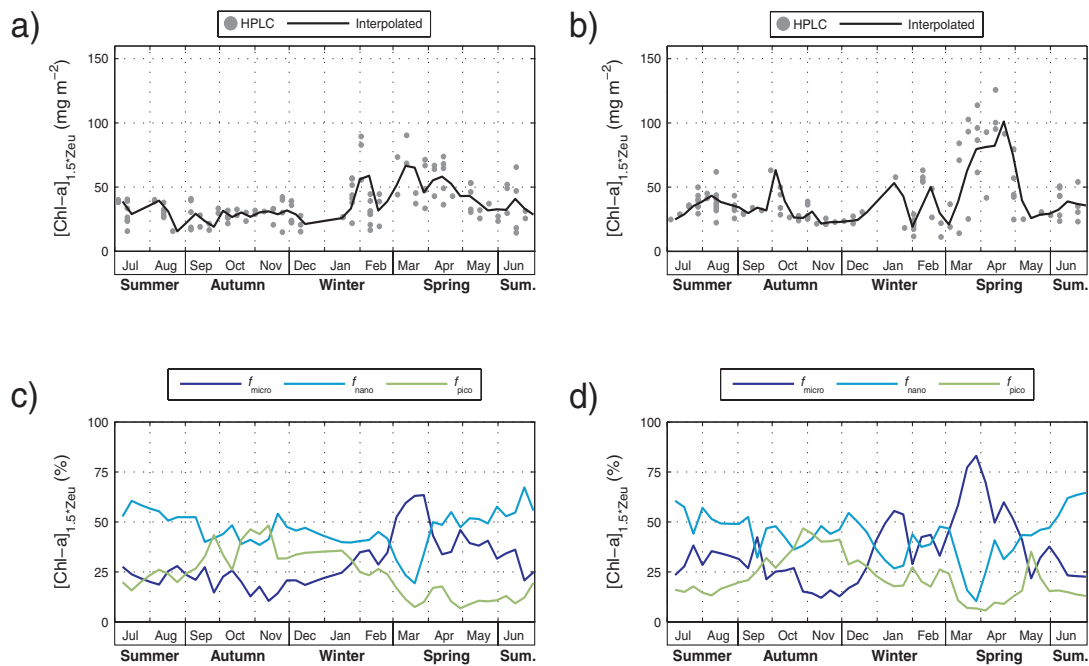


Figure 4.11 | Climatological annual cycle of total and class-specific $[Chl-a]_{1.5ZeU}$ for the two trophic regimes under consideration: “Bloom” (a and c) and “High Bloom” (b and c) at the DYFAMED/BOUSSOLE site. The total $[Chl-a]_{1.5ZeU}$ is the sum of each (c-d) class-specific $[Chl-a]_{1.5ZeU}$: $[Chl-a]_{micro}$, $[Chl-a]_{nano}$ and $[Chl-a]_{pico}$ (for the micro-, nano- and pico-phytoplankton respectively). The temporal resolution of the time series is 8 days.

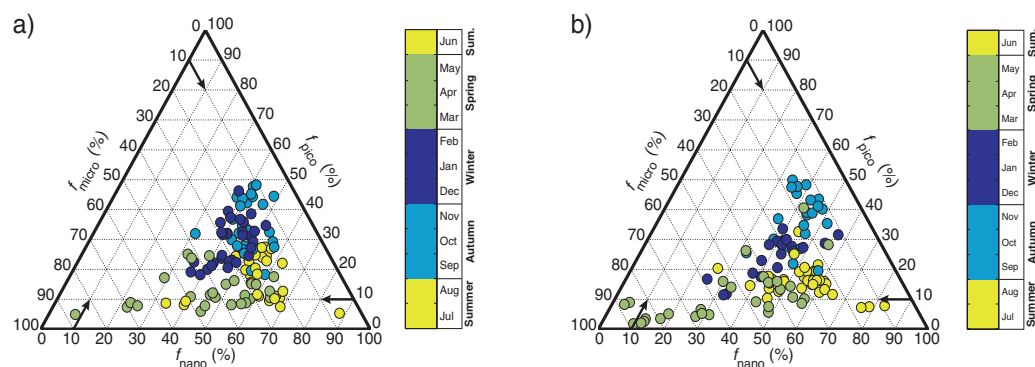


Figure 4.12 | Climatological seasonal variations between 0 m and $1.5x_{eu}$ of the fraction of the $[Chl-a]$ associated with the three phytoplankton size classes: micro- (f_{micro}), nano- (f_{nano}) and pico-phytoplankton (f_{pico}), at the DYFAMED/BOUSSOLE site. Each estimation is reported in a ternary plot with a color corresponding to the season, and this for (a) the “Bloom” and (b) “High Bloom” trophic regime.

The climatological time series of the $[Chl-a]_{1.5^{\circ}Zeu}$ calculated at the DYFAMED/BOUSSOLE site and for the two trophic regimes (Figure 4.11a-b), indicate a higher spring maximal value for the “High Bloom” trophic regime (101 mg m^{-2}) than for the “Bloom” trophic regime (67 mg m^{-2} , Figure 4.11a-b). For the rest of the annual cycle, the observed values are relatively close for the two trophic regimes, ranging between 55 mg m^{-2} and 20 mg m^{-2} . As for DEWEX cruises, it is in spring that the differences in the phytoplankton community structure are observed between the two trophic regimes (Figure 4.11c-d, confirmed in the ternary plot of the Figure 4.12). During this season, the proportion of micro-phytoplankton is largely higher in the “High Bloom” trophic regime (maximal value $> 80 \%$), than in the “Bloom” trophic regime (maximal value $< 65 \%$). Furthermore, in the “High Bloom” trophic regime, the spring proportion of nano-phytoplankton is lower ($0-15 \%$) than for the “Bloom” trophic regime (mainly $20-30 \%$). The spring proportion of the pico-phytoplankton is similar in the two trophic regimes (10%).

To calculate the primary production of the two trophic regimes, the $[Chl-a]$ profiles associated with the three phytoplankton size classes from the DEWEX cruises (Figure 4.9) and from the DYFAMED/BOUSSOLE site (Figure 4.11) are merged to obtain annual climatological time series of the biomass of each phytoplankton size class associated with the two trophic regimes under considerations (Figure 4.13). As expected, the annual cycles of $[Chl-a]$ (Figure 4.13a-b) are similar to the annual cycles already described (Figures 4.9a-b and 4.11a-b). At the beginning of the spring bloom, and for the two trophic regimes, the biomass of all phytoplankton size classes increases (Figure 4.13c-d). But the “Bloom” trophic regime displays higher values (around 20 mg m^{-2} for the nano- and the micro-phytoplankton, and 15 mg m^{-2} for the pico-phytoplankton) than the “High Bloom” trophic regime (around 15 mg m^{-2} for the nano- and the micro-phytoplankton, and 8 mg m^{-2} for the pico-phytoplankton). Then, in March and for both trophic regimes, a spring maximum

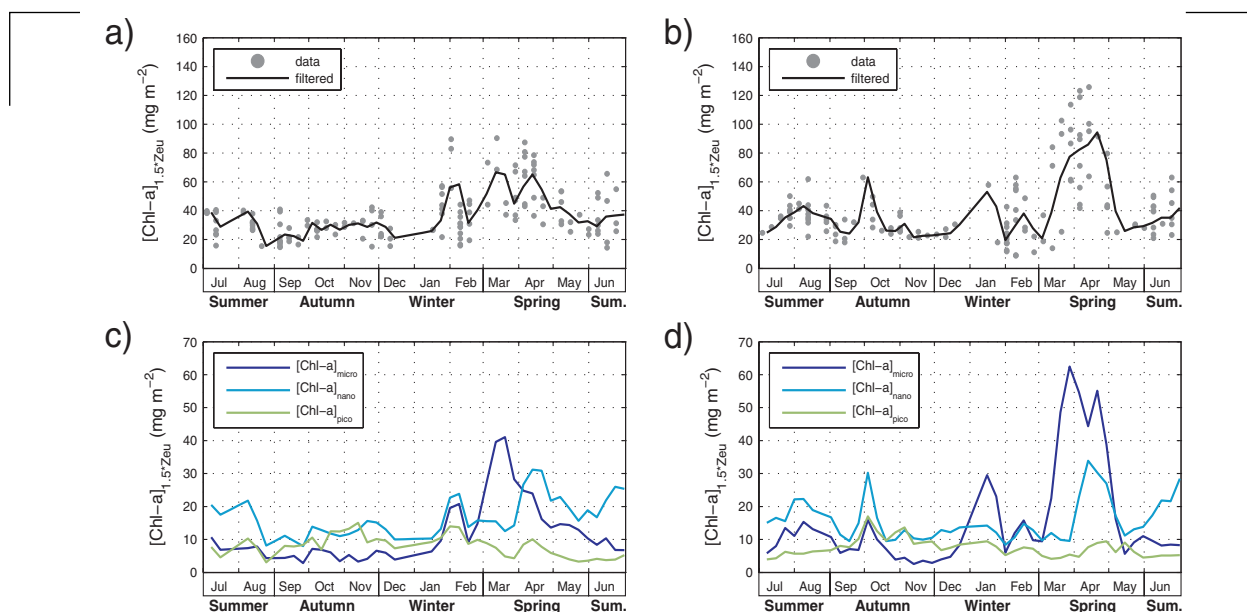


Figure 4.13 | Climatological annual cycle of total and class-specific $[Chl-a]_{1.5^{\circ}Zeu}$ for the two trophic regimes under consideration: “Bloom” (a and c) and “High Bloom” (b and c). The total $[Chl-a]_{1.5^{\circ}Zeu}$ is the sum of each (c-d) class-specific $[Chl-a]_{1.5^{\circ}Zeu}$: $[Chl-a]_{micro}$, $[Chl-a]_{nano}$ and $[Chl-a]_{pico}$ (for the micro-, nano- and pico-phytoplankton respectively).

of micro-phytoplankton biomass is observed, followed in April by a nano-phytoplankton spring biomass maximum. The micro-phytoplankton peak is, however, different in timing and magnitude between the two trophic regimes, with later and higher values in the “High Bloom” trophic regime (late March and 60 mg m^{-2}) than in the “Bloom” trophic regime (mid-March and 40 mg m^{-2}). On the contrary, the nano-phytoplankton peaks are similar in magnitude and timing between the two trophic regimes (mid-April and around 30 mg m^{-2}).

Seasonal cycle of total and class-specific primary production

The climatological annual cycle of total primary production calculated for the “Bloom” and “High Bloom” trophic regimes (Figure 4.14a-b), and using as input the DEWEX and DYFAMED/BOUSOLE merged data sets, shows both a minimum in winter and a maximum in spring. The spring production period, i.e. when primary production exceeds $0.6 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in winter and spring, is longer for the “Bloom” trophic regime (February to mid-May) than for the “High Bloom” trophic regime (March to mid-May). In addition, the spring maximum value of primary production is

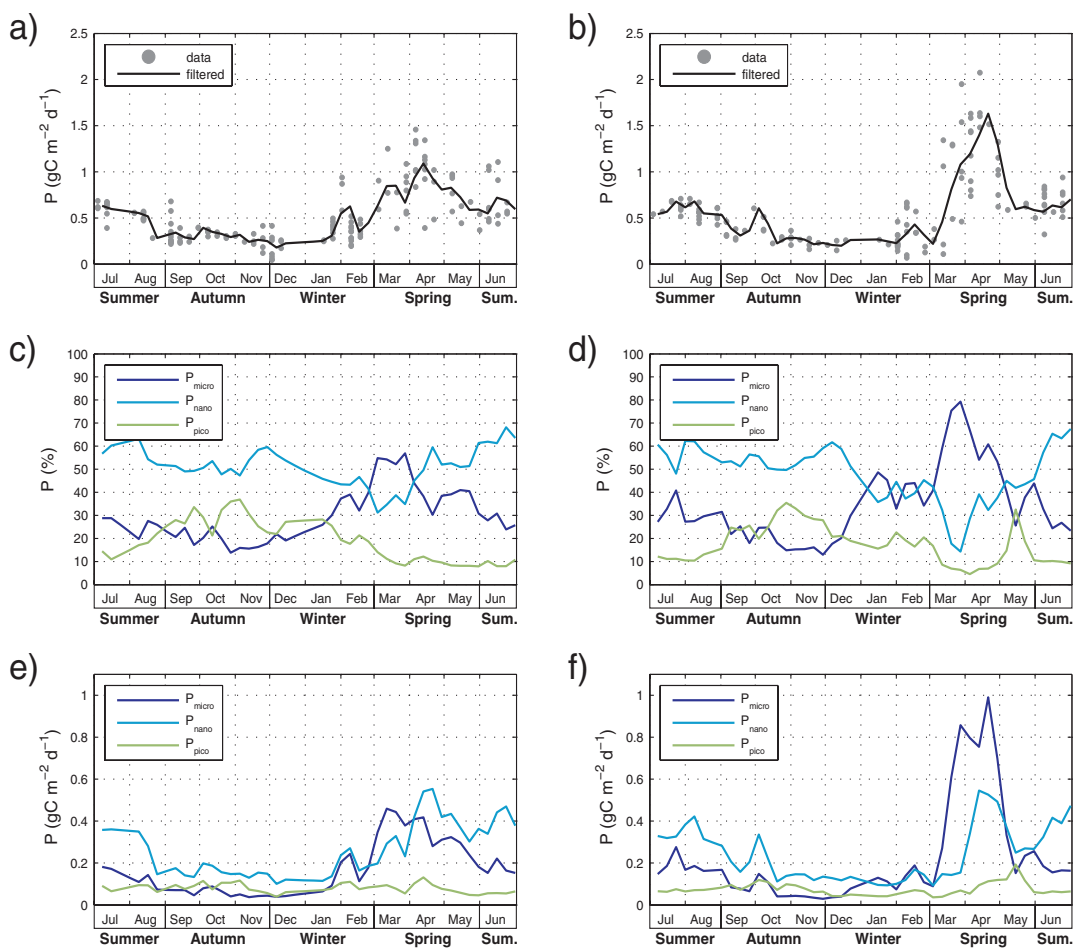


Figure 4.14 | Climatological annual cycle of total and class-specific primary production for the two trophic regimes under consideration, obtained from the bio-optical model. (a-b) The total primary production is the sum of each class-specific primary production: P_{micro} , P_{nano} and P_{pico} (for the micro-, nano- and piko-phytoplankton respectively). Each class-specific primary production (P_{micro} , P_{nano} and P_{pico}) is expressed (c-d) in percentage of the total primary production, and (e-f) in the unit of the primary production ($\text{gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). These results are display separately for the “Bloom” (a, c and e) and “High Bloom” trophic regimes (b, d and f).

lower for the “Bloom” trophic regime ($1.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) than for the “High Bloom” trophic regime ($1.6 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

In both trophic regimes, the spring primary production (Figure 4.14c-d) is dominated by micro-phytoplankton (P_{micro}), and then by nano-phytoplankton (P_{nano}) for the rest of the year. The primary production associated with pico-phytoplankton (P_{pico}) is generally low, except in autumn (in September to November) when P_{pico} is higher than P_{micro} . The spring peak of P_{micro} is relatively higher for the “High Bloom” trophic regime ($0.8 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ or 80 % of total primary production) than for the “Bloom” trophic regime ($0.4 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ or 55 % of total). In spring (mid-April), however, both trophic regimes display a similar peak of P_{nano} ($0.55 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

The annually (July to July) integrated primary production rates are similar also for the two trophic regimes: $180 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for the “Bloom” trophic regime and $191 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for the “High Bloom” trophic regime (7 % difference only, Figure 4.15a). A difference in the cumulated time series of primary production is, however, observed in spring (Figure 4.15a). The spring period is mainly characterized by a higher cumulated P_{micro} in the “High Bloom” trophic regime than in the “Bloom” trophic regime (cumulated “High Bloom” P_{micro} 19 % larger than “Bloom” P_{micro} , Figure 4.15b), and by a higher cumulated P_{nano} and P_{pico} in the “Bloom” trophic regime compared to the “High Bloom” trophic regime (Figure 4.15c).

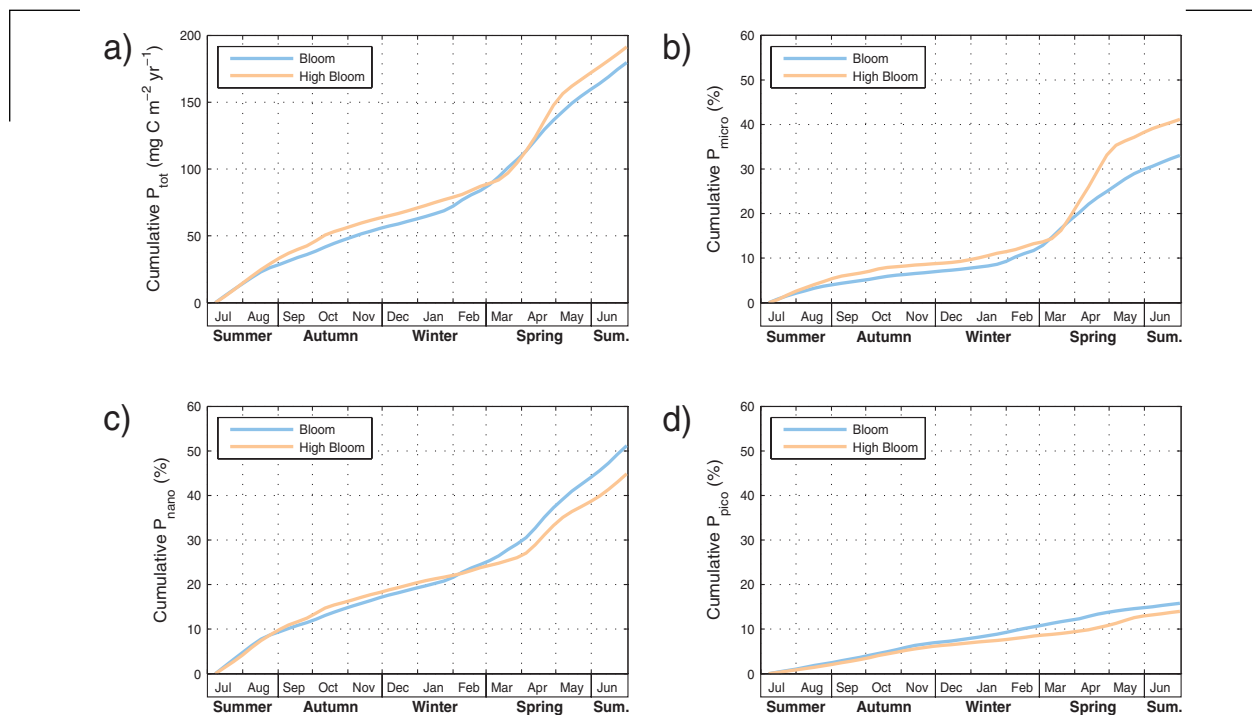


Figure 4.15 | Climatological annual cycle of cumulative total and class-specific primary production for the two trophic regimes under consideration, obtained from the bio-optical model. Each class-specific primary production: (b) P_{micro} , (c) P_{nano} and (d) P_{pico} (for the micro-, nano- and pico-phytoplankton respectively), is expressed in percentage of (a) the total primary production (P_{tot}).

Discussion

An analysis of multiannual ocean-color images revealed the existence in the NWM of two trophic regimes, referred to as “Bloom” and “High Bloom” (Figure 4.8, [Mayot *et al.*, 2016]). The magnitude of the spring bloom (expressed in terms of annual maximum of [Chl-a]) observed in both regimes, is generally larger in the “High Bloom” than in the “Bloom” trophic regime [Mayot *et al.*, 2016]. The first regime is observed almost each of the 16 years considered in our analysis, although with a strong interannual variability in its spatial extension, whereas the “High Bloom” regime shows a strong interannual variability occurrence. During the DEWEX cruises (2012/13 period), the two trophic regimes were both detected in the NWM, and the spatial extension of the “High Bloom” trophic regime was one of the largest recorded over the 16-year time period we analyzed. The in situ data collected during DEWEX cruises in both trophic regimes confirmed a major difference in the magnitude of the spring [Chl-a] peaks (Figure 4.9) and pointed to a difference in the structure of phytoplankton communities in spring. The multiannual time-series of HPLC pigment data from the DYFAMED/BOUSSOLE site (Figure 4.11) displayed similar patterns in terms of both the magnitude of the spring [Chl-a] values and phytoplankton community structure. Thereafter, climatological time series of the two trophic regimes considered were obtained by merging the DEWEX and DYFAMED/BOUSSOLE data sets (Figure 4.13). In what follows, we hypothesize that the merged dataset can be considered as representative of the dynamics of the two trophic regimes (Figure 4.13), and we will use it to discuss the role of the phytoplankton community structure (1) in the spring production, (2) the annual cycle of primary production, and (3) the interannual variability of the primary production of the NWM basin.

The seasonality of the community structure in the two trophic regimes (Figure 4.13c-d), strongly similar for most of the year, started to diverge in spring, when the [Chl-a] increase over the whole NWM basin. The early stage (i.e. in March) of this spring enhancement of the phytoplankton biomass coincides with an increase of the micro-phytoplankton fraction (Figure 4.13c-d). The pigment ratio [Fuco/(Fuco + Perid)] x 100 (in %), used here as a proxy for the diatoms fraction in the micro-phytoplankton community (Fuco is a biomarker pigment of diatoms, and Perid of dinoflagellates, Table 1), demonstrated that the spring peak of micro-phytoplankton observed in both trophic regimes is composed mainly by diatoms (> 95 % in spring). Diatoms occurrence in the initial phase of the spring bloom of the NWM has been already reported in the past [Siokou-Frangou *et al.*, 2010; Estrada and Vaqué, 2014] and they are generally associated to high values of [Chl-a] [Marty and Chiavérini, 2010; Estrada *et al.*, 2014; Severin *et al.*, 2014]. Our results confirm these previous findings, additionally indicating that the “High Bloom” trophic regime shows higher spring values of diatoms (60 mg m⁻²) than the “Bloom” trophic regime (40 mg m⁻²). The hypothesis here is that diatoms are more related to the occurrence of the “High Bloom” trophic regime than of the “Bloom” trophic regime. We will come back on this hypothesis later.

In a second stage of the spring bloom (i.e. in April), an increase of the nano-phytoplankton fraction is recorded in both trophic regimes, with the values of biomass similar for the two trophic regimes (30 mg m⁻², Figure 4.13c-d). Nano-phytoplankton seasonality, then, is nonspecific (or

independent) of the trophic regime (i.e. homogenous over the whole NWM area). As the “High Bloom” trophic regime occurs sporadically, this suggests that nano-phytoplankton occurrence in spring is characterized by a low interannual variability, as independent data (i.e. sediment trap, situated in the Gulf of Lion,) have confirmed [Rigual-Hernández *et al.*, 2013].

The differences in the community structures between the two trophic regimes are now appreciated for their role on the primary production. Our estimations of the annual primary production for the two trophic regimes are in the range of previous estimations in the NWM area: 180 g C m⁻² yr⁻¹ for the “Bloom” trophic regime and 191 g C m⁻² yr⁻¹ for the “High Bloom” trophic regime. Considering the errors associated to the bio-optical model [Morel and André, 1991; Uitz *et al.*, 2008], the observed difference (i.e. 11 g C m⁻² yr⁻¹ or 6 % difference) cannot be considered significant and we assume that the two trophic regimes have similar annual primary production rates. This is not the case when the primary production associated with the three phytoplankton size classes (P_{micro} , P_{nano} and P_{pico}) is analyzed. Our results indicate that the proportion of the spring primary production due to microphytoplankton (P_{micro}) is more important in the “High Bloom” trophic regime (80 %) than in the “Bloom” trophic regime (60 %). Therefore, although the annual primary production seems insensitive to the trophic regime, the presence of the “High Bloom” trophic regime induced a dominance of a micro-phytoplankton (in particular diatoms) production in spring.

Considering that the spring bloom represents a critical input of organic materials for the planktonic ecosystem [Legendre and Le Fèvre, 1991] and for the sinking of POC to deep waters [Boyd and Newton, 1999], an increase in diatom production at this season is certainly critical for the carbon budget of the region. At global scale [Guidi *et al.*, 2009, 2015; Henson *et al.*, 2012], as well as in the NWM [Rigual-Hernández *et al.*, 2013], the highest rate of carbon exported at depth are correlated to high proportion in the surface waters of the micro-phytoplankton in the phytoplankton community. Therefore, an enhanced contribution of diatoms to primary production in spring in the “High Bloom” trophic regime, compared to the “Bloom” trophic regime, could favor the export of POC to depth.

The previous conclusion, derived from time series of the rate of primary production, raises the issue of the interannual variability of the stock of organic carbon produced over the entire NWM basin. The annual amount of organic carbon produced, that could potentially be exported at depth, in the “Bloom” and “High Bloom” trophic regimes each year is then calculated. Therefore, the climatological annual rates of primary production associated with the two trophic regimes (180 gC m⁻² yr⁻¹ for the “Bloom” trophic regime, and 191 gC m⁻² yr⁻¹ for the “High Bloom” trophic regime) are multiplied by the annual size of the area covered by each of them. On average, the annual stock of organic carbon produced in the NWM is 18.9 TgC ± 9 TgC (dashed line Figure 4.16a). Extremely high values are however observed in 1998/99, 2004/05, 2005/06, 2009/10 and 2012/13 (on average, 29.5 TgC ± 5 TgC), when the spatial coverage of the “High Bloom” regime is enlarged. During the same years, the size of the blooming area (i.e. the area covered by both trophic regimes, Figure 4.8) is also larger than the average over the 16 years analyzed (+ 155 %). Moreover, the mean value of the amount of organic carbon produced in spring by the micro-phytoplankton (between Mars and May, Figure 4.14b) is enhanced during these high productive

years ($4.4 \text{ TgC} \pm 0.8 \text{ TgC}$, compared to the mean value of $2.7 \text{ TgC} \pm 1.4 \text{ TgC}$).

Given these results, it can be expected that the proportion of micro-phytoplankton (mainly diatoms) in the spring phytoplankton community and, consequently, the amount of POC exported at depth in spring in the NWM, should increase when conditions inducing the “High Bloom” regime appears. As “High Bloom” regime is associated with extreme winter atmospheric conditions and very deep winter mixed layers [Mayot *et al.*, 2016], this suggests that a direct relationship could exist between the winter hydrodynamic-atmospheric conditions of the NWM and the enhanced spring diatoms production, which is generally correlated with the POC exported at depth [Guidi *et al.*, 2009, 2015; Henson *et al.*, 2012]. The presence of diatoms during the spring bloom in the NWM and, thereafter, in sediment traps, has already been observed to increase during years characterized by a particularly cold winters [Rigual-Hernández *et al.*, 2013]. The general hypothesis is that, during extremely cold winters, the mixed layer is particularly deep (MLD reaches the bottom, [Houpert *et al.*, 2016]), which induces an increase in the nutrient availability in the surface layer, thereby favoring the growth of diatoms in spring. As the stoichiometric ratio between silicates and nitrates can be positively affected by a strong winter mixing (more silicate than nitrate, [Severin *et al.*, 2014]), cold and windy winters could be characterized by an increase in the silicate availability in the surface layer, which, in turn, could also favor the development of a diatom bloom in spring. The occurrence of the “High Bloom” trophic regime, which is associated with deep winter mixed layers and high biomass of diatoms in spring, could be used as a proxy to identify a shift in the phytoplankton community structure in spring.

As a consequence, an increased frequency of warming and drying conditions in the NWM region, as currently predicted by coupled ocean-ecosystem models [IPCC, 2014; Mariotti *et al.*, 2015], may lead to a reduced contribution of diatoms to primary production in spring and, in turn, a potential decreased POC export to the deep ocean. However, a causal relationship between biological production and flux of organic carbon to depth is still debated in the NWM (e.g. [Heussner *et al.*, 2006]). In addition, part of the organic carbon exported at depth is under a dissolved form (DOC), whose production is predicted to increase with an increase of the “microbial loop” activity [Legendre and Le Fèvre, 1991]. Under global warming scenarios, the “microbial loop” activity in the NWM is predicted to increase [Herrmann *et al.*, 2014]. Therefore, the resulting carbon flux at depth could remain unchanged compared to pre-climate change conditions [Herrmann *et al.*, 2014]. However, the induced switch to a primary production based on smaller plankton groups could affect the pelagic ecosystem functioning that is currently based in spring on a more classical food web dynamics [Mermex Group's, 2011].

Conclusion

The phytoplankton community structure has been analyzed in the NWM with phytoplankton pigment data (i.e. HPLC). Moreover, a spatial division of the NWM into trophic regimes (ecological units), based on satellite-derived [Chl-a], have been used to put this analysis in a meaningful context. Two main trophic regimes can be detected in the NWM: the “Bloom” and the “High Bloom” trophic regimes. The in-situ data of phytoplankton pigments demonstrated temporal

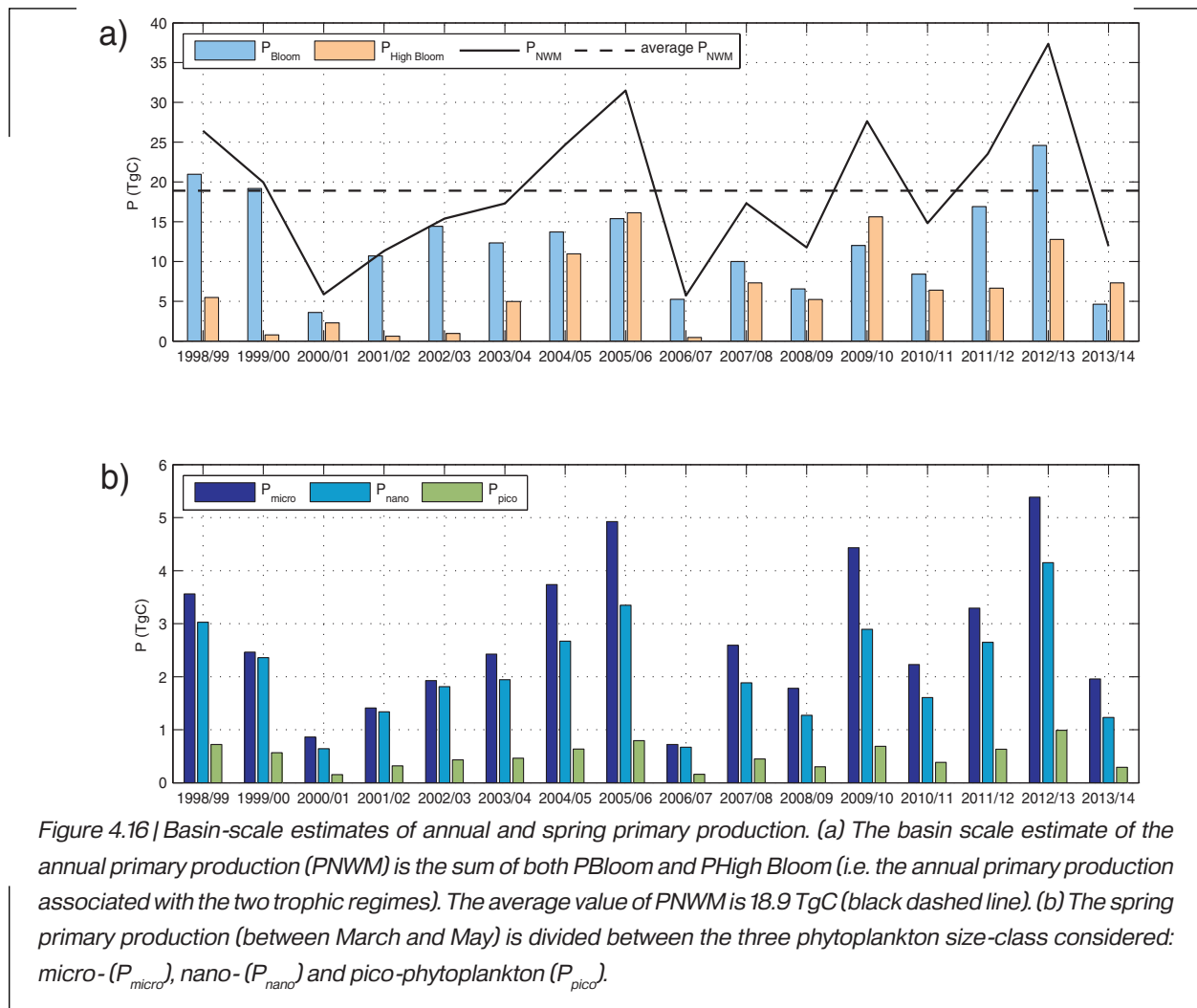


Figure 4.16 | Basin-scale estimates of annual and spring primary production. (a) The basin scale estimate of the annual primary production (P_{NWM}) is the sum of both P_{Bloom} and $P_{High Bloom}$ (i.e. the annual primary production associated with the two trophic regimes). The average value of P_{NWM} is 18.9 TgC (black dashed line). (b) The spring primary production (between March and May) is divided between the three phytoplankton size-class considered: micro- (P_{micro}), nano- (P_{nano}) and pico-phytoplankton (P_{pico}).

and magnitude differences between the spring blooms of the two trophic regimes. In addition, the enhanced spring bloom of the “High Bloom” trophic regime is related to an increase of the spring biomass maximum of diatoms. On the contrary, the spring biomass maximum of the nano-phytoplankton is similar between the two trophic regimes, and always occurs after the diatoms spring peak. This suggests that the increase of the phytoplankton biomass maximum in spring is related to an amplification of the diatoms signal.

Using a bio-optical model of primary production that takes into account the phytoplankton structure, the primary production associated with the two trophic regimes have been investigated. The annual maximum rate of primary production, observed in spring, is higher in the “High Bloom” trophic regime than in the “Bloom” trophic regime ($+ 0.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), although the annual primary productions associated with the two trophic regimes are close (only a difference of $11 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$). The spring primary production associated with diatoms is enhanced in the “High Bloom” trophic regime ($+ 20\%$), which could have an impact on the flux of POC exported at depth.

Finally, the analysis demonstrated that the detection of the “High Bloom” trophic regime in the NWM can be related to an increase of the stock of organic material produced in the whole NWM sub-basin ($+ 10.6 \text{ TgC}$). The quantity of organic material produced in spring by the micro-phytoplankton should also increase ($+ 1.7 \text{ TgC}$). As this trophic regime is detected mainly during

years presenting strong deepening of the winter mixed layers, our analysis suggests that an increase of the warming and drying conditions in the NWM, as predicted by climate change scenarios, could affect the organic material exported at depth in spring and the pelagic ecosystem functioning.

3.3. Conclusion et perspectives de l'étude

Les événements de convection profonde en hiver augmentent l'intensité du bloom phytoplanctonique et la présence de micro-phytoplancton (principalement des diatomées) au printemps. L'impact sur la production primaire printanière associée au micro-phytoplancton est évalué comme positif (+ 63 %), suggérant une possible augmentation du carbone organique particulaire exporté en profondeur. Cela démontre l'importance de processus hydrodynamiques tels que les événements de convection profonde sur la structuration saisonnière du phytoplancton et la production primaire associée. A l'échelle de la région NWM, cela suppose aussi que la variabilité interannuelle des événements de convection profonde influence fortement la production primaire saisonnière de la région.

En perspective, la question est maintenant de savoir si, sous l'influence du changement climatique, les conditions environnementales induiront plus ou moins d'évènements de convection profonde. Et, par conséquent, si la réponse de la communauté phytoplanctonique sera similaire à celle observée ici. D'après les estimations actuelles, la stratification dans le NWM de la colonne d'eau pourrait augmenter dans le futur, diminuant ainsi la probabilité d'un mélange vertical intense [Somot *et al.*, 2006; Adloff *et al.*, 2015]. En ce qui concerne la réponse biologique probable, et donc les conséquences sur le flux de carbone en profondeur, il faudra d'abord améliorer la représentation des groupes phytoplanctoniques dans les modèles actuels 3D couplés physique-biogéochimie.

4. Conclusion générale

Par l'utilisation d'une approche multi-outils focalisée sur la région NWM, et tenant compte de la variabilité interannuelle, certains des facteurs environnementaux critiques régissant la saisonnalité du phytoplancton ont pu être caractérisés. Pour cela, il a fallu aborder la saisonnalité du phytoplancton en tenant compte de la variabilité spatiale horizontale et verticale, ceci sur un cycle annuel complet, et observer conjointement les cycles annuels de plusieurs paramètres physiques et biogéochimiques. Ces analyses ont d'abord permis de comprendre la succession des phases du cycle annuel de biomasse phytoplanctonique.

D'une part, en été, la disponibilité en lumière influence la dynamique du DCM, qui semble se développer autour de la profondeur $Z_{0.415}$. A la fin de l'été et en début d'automne, la durée du jour se raccourcissant, la profondeur de la couche $Z_{0.415}$ diminue. En réponse, le DCM se déplace lui aussi vers la surface. Le moment où la MLD sera supérieure à $Z_{0.415}$ marquera alors la fin de la présence d'un DCM. Dans le cycle annuel de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$, cela correspond au moment de l'augmentation observée en automne : le bloom automnal.

D'autre part, au printemps, le moment où la MLD va redevenir inférieure à $Z_{0,415}$ correspond au moment du bloom phytoplanctonique printanier. Cependant, pour en revenir aux concepts présentés dans l'introduction générale (chapitre 1, section 1.2), la question pourrait être posée de savoir à quelle phase du bloom phytoplanctonique printanier est relié le moment où $Z_{0,415}/\text{MLD}$ devient supérieur à 1.

Dans la dynamique du bloom printanier, la phase d'initiation (moment où les gains surpassent les pertes de biomasses phytoplanctoniques intégrées dans la couche de mélange, explicité par le modèle de *Sverdrup* [1953]) est suivie par une phase dit de « climax », période durant laquelle le taux d'accumulation de la biomasses phytoplanctoniques dans la zone euphotique est présumé être à son maximum [*Llort et al.*, 2015]. Compte tenu du fait que $Z_{0,415}$ définit la profondeur à partir de laquelle la quantité de lumière devient limitante, elle peut approximer la profondeur de compensation (profondeur à laquelle les gains et les pertes de biomasses phytoplanctoniques sont équivalents, concept encore une fois explicité par le modèle de *Sverdrup* [1953]). Ainsi, les moments où la $Z_{0,415}$ est plus profonde que la MLD correspondraient aux périodes où la croissance du phytoplancton dans la zone éclairée (entre la surface et $Z_{0,415}$) est supposée être largement supérieure aux pertes. Par conséquent, le critère utilisé ($Z_{0,415}/\text{MLD}$) permet la détection de cette phase de « climax » du bloom printanier. En effet, lors de l'analyse des données associée aux régimes trophiques « Bloom » et « High Bloom », l'augmentation de la $[\text{Chl-a}]_{Z_{0,415}}$ est maximale au moment où $Z_{0,415}/\text{MLD}$ devient supérieure à 1 (chapitre 4, section 2).

Toutefois, il est important de noter que la quantité limite de lumière (ici $0,415 \text{ mol photon m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) qui semble être adaptée pour déterminer la profondeur du DCM l'été, peut être différente au printemps à cause de l'évolution des populations phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Par exemple, *Siegel et al.* [2002] rapporte des valeurs au moment de l'initiation du bloom printanier variant entre 1 et $1,7 \text{ mol photon m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Les facteurs biotiques sont ainsi primordiaux pour élucider complètement la saisonnalité du phytoplancton.

D'une part, quantifier la pression de broutage représente encore un challenge à relever. Son influence pourrait être déterminante dans la phase d'initiation du bloom [*Behrenfeld*, 2010; *Boss and Behrenfeld*, 2010; *Behrenfeld and Boss*, 2014], et à récemment été évoqué au niveau côtier en NWM par l'impact de la pression de broutage réalisée par les gélatineux filtreurs [*Romagnan et al.*, 2015]. Ce contrôle *top-down* de l'accumulation de la biomasse phytoplanctonique est souvent considéré décisif sur la suite du développement du bloom printanier (e.g. [*Banse*, 2013]), comme présenté, encore une fois, au niveau côtier dans le NWM, avec notamment l'augmentation de la biomasse zooplanctonique associée au meso-zooplancton (e.g. copépodes, [*García-Comas et al.*, 2011; *Vandromme et al.*, 2011; *Romagnan et al.*, 2015]). D'autant qu'une variabilité interannuelle importante dans la présence d'organismes zooplanctoniques, forcée par le mélange vertical, a été évoquée [*García-Comas et al.*, 2011; *Vandromme et al.*, 2011]. Cependant, dans le NWM l'influence du mélange vertical sur la biomasse phytoplanctonique semble être plus piloté par la quantité de nutriments (contrôle *bottom-up*) que par la concentration en zooplancton (contrôle *top-down*) [*Auger et al.*, 2014; *Goffart et al.*, 2015].

D'autre part, l'influence de la structuration en taille du phytoplancton a clairement été étudiée dans ce chapitre (section 3). L'intensité du bloom phytoplanctonique (les maximums annuels de biomasse et de production phytoplanctonique), qui a augmenté après des événements de convection profonde, est clairement reliée à une augmentation de la quantité de micro-phytoplancton dans la communauté phytoplanctonique printanière. Alors que les cycles saisonniers associés au nano- et pico-phytoplancton ne semblent pas être particulièrement influencés par les événements de convection profonde. L'observation d'un *shift* de la communauté vers la composante micro-phytoplanctonique induit une augmentation du stock de carbone organique produit au printemps à l'échelle du bassin NWM. Ce qui potentiellement pourrait influencer l'efficacité de la pompe biologique.

Cependant, encore une fois, une augmentation de la production primaire en surface pourrait induire une modification de l'activité de broutage et de reminéralisation de la matière organique dans la couche mésopélagique (au-delà de la zone euphotique) dont l'impact sur l'export de carbone reste encore à déterminer [Guidi *et al.*, 2009, 2015; Henson *et al.*, 2012].

Conclusions générales

1. Rappel des enjeux et des objectifs de thèse.....	132
2. Les résultats principaux	132
2.1. Les régimes trophiques en Méditerranée	133
2.2. Facteurs environnementaux influençant les phases du cycle annuel du phytoplancton en NWM	133
2.3. Des facteurs environnementaux à la production primaire dans le NWM : rôle de la structuration saisonnière du phytoplancton	135
3. Les limites des résultats obtenus.....	136
4. Perspectives.....	137

1. Rappel des enjeux et des objectifs de thèse

Durant les travaux de cette thèse, je me suis intéressé à la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée. Plus particulièrement, à comprendre et étudier la distribution spatiale des cycles annuels de biomasses phytoplanctoniques, les facteurs environnementaux influençant ces cycles, et la structuration saisonnière de la communauté phytoplanctonique associée. La Méditerranée est un bassin océanique particulièrement favorable pour ce type d'étude, du fait de sa superficie réduite (qui facilite l'observation, notamment *in situ*) mais aussi de par la présence d'un grand nombre de processus considérés comme déterminants pour la saisonnalité phytoplanctonique, et qui sont normalement présents à des échelles spatio-temporelles plus grandes dans le système océanique global (e.g. une circulation thermohaline, des zones de formation d'eau dense). De plus, grâce à l'émergence de nombreux programmes de recherches en Méditerranée (i.e. MERMEX, MOOSE, NAOS, BOUSSOLE), ce travail de thèse a été basé sur l'analyse d'observations, notamment *in situ*. Les différents moyens d'observation utilisés étant : les satellites, les campagnes océanographiques, et les plates-formes autonomes (i.e. flotteurs profileurs BGC-Argo et planeurs sous-marins bio-optiques).

Le but principal de ma thèse était donc d'identifier les facteurs environnementaux abiotiques déterminants pour le développement phytoplanctonique en Méditerranée, et le rôle de la saisonnalité du phytoplancton sur sa production primaire. Pour cela, la variabilité interannuelle associée aux cycles annuels du phytoplancton a été particulièrement analysée. Les objectifs fixés étaient les suivants :

1. Déterminer les cycles annuels de biomasses phytoplanctoniques présents dans le bassin méditerranéen, en tenant compte de la variabilité interannuelle. J'ai réalisé cette analyse en étudiant la variabilité interannuelle d'une biogéographie à l'échelle du bassin basée sur les cycles annuels de [Chl-a] mesurés par satellite.
2. Evaluer à une échelle régionale les facteurs environnementaux responsables de la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton. Ceci afin, (1) d'évaluer les forçages environnementaux les plus critiques pour le développement phytoplanctonique, et (2) les conséquences de la structuration saisonnière de la communauté phytoplanctonique sur la production primaire.

Afin d'atteindre ces objectifs, une approche multi-outils passant par l'utilisation couplée de différents moyens d'observations a été mise en place. Cette méthode m'a permis de réaliser une analyse approfondie de la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée, et d'en étudier les causes et les conséquences.

2. Les résultats principaux

2.1. Les régimes trophiques en Méditerranée

Depuis les travaux réalisés par DR09, les cycles annuels de [Chl-a] mesurés par satellite ont démontré leur efficacité pour l'étude de la saisonnalité de la biomasse phytoplanctonique, et cela, à l'échelle du bassin Méditerranéen, mais aussi à l'échelle de l'océan global (e.g. [D'Ortenzio et al., 2012; Cabré et al., 2016]). Dans le cadre de ma thèse, j'ai développé une méthodologie analogue à celle employée par DR09, considérant notamment la variabilité interannuelle, qui m'a permis d'approfondir les connaissances sur la saisonnalité du phytoplancton en Méditerranée (chapitre 2, [Mayot et al., 2016]). Comme observé par DR09 (analyse climatologique), les régimes trophiques (définis sur la base des cycles annuels de [Chl-a]) non-côtiers se divisent majoritairement en deux groupes, ceux « avec » ou « sans » bloom printanier (i.e. régime trophique « *Bloom* » vs régimes trophiques « *No Bloom* »). Chaque année, le caractère à la fois tempéré et subtropical du bassin méditerranéen (déjà évoqué par [Robinson and Golnaraghi, 1994]) est donc observé au niveau des cycles annuels du phytoplancton. A l'interface de ces deux dynamiques, un régime intermédiaire, transitoire, existe (i.e. régime trophique « *Intermediate* »). Par le passé, ce dernier était plutôt supposé être un artefact de la méthode climatologique employée [DR09; Lavigne et al., 2013], mais l'approche interannuelle développée durant ma thèse a pu confirmer son existence.

De plus, l'analyse interannuelle des régimes trophiques a mis en évidence que, sans tenir compte des zones côtières, les zones de formation d'eau dense en Méditerranée sont des régions présentant une variabilité interannuelle importante. Cette variabilité se traduit, soit par une fluctuation interannuelle entre des régimes trophiques « *No Bloom* » et « *Bloom* », comme au sud de la Mer Adriatique et dans la région de Rhodes, soit par l'apparition certaines années d'un régime trophique représentant une anomalie par rapport aux observations climatologiques (moyennes ou « normales »). C'est le cas notamment pour la région Méditerranéenne Nord-Occidentale (NWM).

Pour résumer, les résultats obtenus durant cette première analyse (chapitre 2, [Mayot et al., 2016]) ont confirmé que cette région de la Méditerranée (i.e. le NWM) est la plus favorable pour mener des études portant sur l'analyse de la variabilité interannuelle de la saisonnalité du phytoplancton. Le NWM offre la possibilité de mener, à une échelle spatiale régionale, des études sur les facteurs environnementaux les plus critiques pour le développement phytoplanctonique, et d'étudier les possibles conséquences sur la production primaire. De plus, la mise en place, dans le cadre du chantier Méditerranéen MISTRAL, d'un dispositif expérimental sans précédent en NWM (projets DEWEX, DOWEX, MOOSE, NAOS et BOUSSOLE, décrits plus en détails dans le chapitre 3) m'a permis d'aborder ces questions scientifiques à partir de nombreuses observations in situ. Dans la suite de mes travaux de thèse, je me suis donc concentré spécifiquement sur l'étude de la région NWM.

2.2. Facteurs environnementaux influençant les phases du cycle annuel du phytoplancton en NWM

Le cycle annuel du phytoplancton dans le NWM présente différentes phases. Les deux extrêmes étant la présence d'un DCM pendant l'été, et d'un bloom en surface au printemps. Les périodes d'apparition et de fin de ces phases ne sont pas stables dans le temps (ou entre les régimes

trophiques), le bloom printanier pour le régime trophique « *High Bloom* » étant retardé dans la saison comparé au régime trophique « *Bloom* ». La succession des événements saisonniers (i.e. fin de la présence d'un DCM et bloom printanier) a été explicitée à partir d'un critère basé à la fois sur le mélange vertical et la quantité de lumière, à savoir le rapport $Z_{0.415}/MLD$, que j'ai défini spécifiquement dans le cadre de ma thèse (chapitre 4 section 3, [Mayot et al., soumis]). L'évolution temporelle au cours d'un cycle annuel de ce rapport, a pu être calculée pour les deux régimes trophiques considérés grâce aux nombreuses données in situ à ma disposition et analysée en fonction des régimes trophiques.

La quantité de lumière, représentée par l'isololume $0.415 \text{ mol photon m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ($Z_{0.415}$) apparaît comme déterminante pour l'établissement du DCM, mais aussi pour sa dynamique temporelle. En effet, à l'automne, la quantité de lumière reçue à la surface de l'océan diminue, provoquant la remontée de $Z_{0.415}$ et du DCM qui lui est lié. En parallèle, la MLD commence à s'approfondir. Au moment où $Z_{0.415}/MLD < 1$ marque alors la fin de la présence d'un DCM, avec une [Chl-a] qui devient homogène entre la surface et la MLD.

Par la suite, la phase de bloom printanier va être reliée au moment où $Z_{0.415}/MLD$ sera de nouveau supérieur à 1. Cependant, cela ne correspond pas à la période d'initiation du bloom printanier, explicitée par Sverdrup [1953] comme étant la période où la MLD devient inférieure à une profondeur critique, et qui potentiellement peut être reliée à un arrêt de la turbulence dans la couche de mélange [Huisman et al., 1999; Taylor and Ferrari, 2011; Brody and Lozier, 2014; Franks, 2014], ou encore à une réduction du broutage réalisé par le zooplancton [Behrenfeld, 2010]. Le moment où $Z_{0.415}/MLD > 1$ au printemps correspond à la période où l'accumulation importante de biomasses phytoplanctonique à lieu, phase dite de « climax » du bloom (e.g. [Llort et al., 2015]).

Ainsi, dans le débat animé depuis plus de 60 ans autour du bloom printanier [Fischer et al., 2014; Sathyendranath et al., 2015], mon analyse peut être considéré proche des premières définitions du bloom qui reposaient : sur la vision d'un événement annuel durant lequel un grand nombre d'algues phytoplanctoniques apparaissent en surface (e.g. [Bigelow et al., 1940]) et qui est souvent la période détectée à partir des images satellites [Llort et al., 2015]. Cette définition, qui représente la phase de « climax » du bloom printanier, est ici repérée par le critère $Z_{0.415}/MLD$ que j'ai introduit et analysé en NWM mais qui potentiellement peut être appliqué à d'autres régions océaniques, notamment aux latitudes tempérés.

Ainsi le critère $Z_{0.415}/MLD$ permet de décrire deux phases importantes dans le cycle saisonnier du phytoplancton : la fin de la période avec un DCM et la phase de « climax » du bloom printanier. Cette description s'inscrit dans la tendance actuelle de ne pas seulement se focaliser sur un processus saisonnier annuelle, mais sur la résolution du cycle dans sa totalité [Lindemann and John, 2014; Chiswell et al., 2015].

2.3. Des facteurs environnementaux à la production primaire dans le NWM : rôle de la structuration saisonnière du phytoplancton

Au niveau de la zone de formation d'eau dense en NWM, l'intensité du bloom phytoplanctonique printanier (définie comme la valeur maximale de [Chl-a]) a été identifiée comme particulièrement variable d'une année sur l'autre. D'après les observations satellites et in situ, la présence du régime trophique « *High Bloom* » en NWM est notamment relié à un bloom printanier particulièrement intense et anormale par rapport à la situation climatologique représentée par le régime trophique « *Bloom* » (chapitre 2 et 4, [Mayot et al., 2016; Mayot et al., soumis]).

Les différences entre les deux régimes trophiques dans l'intensité du bloom phytoplanctonique printanier se sont révélées non-induites par une différence dans la disponibilité en nitrate dans les couches de surface. En effet, un mélange vertical moyen, comme observé au niveau du régime trophique « *Bloom* » entre juillet 2012 et juillet 2013 (chapitre 4, [Mayot et al., soumis]), suffit à atteindre le stock profond de nitrate et à générer une disponibilité importante dans les couches de surface.

Des différences dans la communauté phytoplanctonique associées au bloom printanier ont alors été suggérées. Notamment, une concentration accrue en diatomées, provoquée par une disponibilité en silicate plus importante dans les couches de surface. Le stock profond de silicate, qui est situé à une profondeur plus importante que celui des nitrates, ne serait atteint que lors d'un mélange vertical hivernal supérieur à la moyenne, comme observé pour le régime trophique « *High Bloom* » entre juillet 2012 et juillet 2013 à cause de la convection profonde (chapitre 4, [Mayot et al., soumis]).

L'analyse des pigments phytoplanctoniques associés à ces deux régimes trophiques confirme une présence accrue de diatomées au sein du régime trophique « *High Bloom* ». Cette observation, faite lors de l'année 2012-2013, est aussi valable pour les autres années où le régime trophique « *High Bloom* » est observé dans le NWM. Une relation existe donc entre les années présentant des événements de convections profondes, une intensité du bloom supérieure à la moyenne et une présence accrue de diatomées dans la communauté phytoplanctonique printanière (chapitre 4, [Mayot et al., en préparation]). Il est donc suggéré que les conditions environnementales variables dans le NWM, différencient les régimes trophiques « *High Bloom* » et « *Bloom* », en influençant à la fois la période à laquelle le bloom phytoplanctonique printanier se produit, ainsi que, l'accumulation de la biomasse phytoplanctonique durant cet événement de bloom printanier.

Enfin, le taux de production primaire associé au printemps est lui aussi impacté. En effet, l'augmentation de diatomées au printemps provoque une augmentation du taux de production phytoplanctonique totale à cette saison (la somme des productions associées à la fois au micro-, nano- et pico-phytoplancton). Cette caractéristique est particulièrement importante par rapport aux conséquences positives qu'une production primaire printanière dominée par les diatomées peut théoriquement avoir sur l'export en profondeur de carbone particulaire via la pompe biologique (voir par exemple, [Guidi et al., 2009, 2015; Henson et al., 2012]). De plus, rapporté à l'ensemble de la région NWM, le stock total de carbone organique produit par le phytoplancton au printemps

est hautement variable d'une année sur l'autre. Cela peut s'expliquer par la variabilité interannuelle des facteurs environnementaux provoquant l'émergence du régime trophique « *High Bloom* » et provoquant une augmentation du stock de carbone organique produit par les diatomées à l'échelle de la région NWM (chapitre 4, [Mayot *et al.*, en préparation]).

3. Les limites des résultats obtenus

La première limitation des résultats obtenus ici repose sur la méthode mise en place pour les obtenir, à savoir : le regroupement de l'ensemble des données in situ disponible au sein des régimes trophiques déterminés par satellite et la création de séries temporelles moyennes. Une telle approche (détaillée dans le chapitre 3) permet d'étudier les signaux saisonniers à des échelles spatiales relativement larges, mais lisse la variabilité existante à des échelles spatio-temporelles plus réduites (e.g. comme celles des processus à méso-échelle). Quand on analyse plus en détail, les séries temporelles moyennes générées (e.g. Figure 5.1), cette variabilité pourrait potentiellement expliquer une partie de la dispersion des observations autour de la valeur moyenne.

De tels processus à (sub-)méso-échelle sont notamment générés au moment des événements de convections profondes en NWM, et ont fait l'objet d'études sur l'influence de ces derniers dans

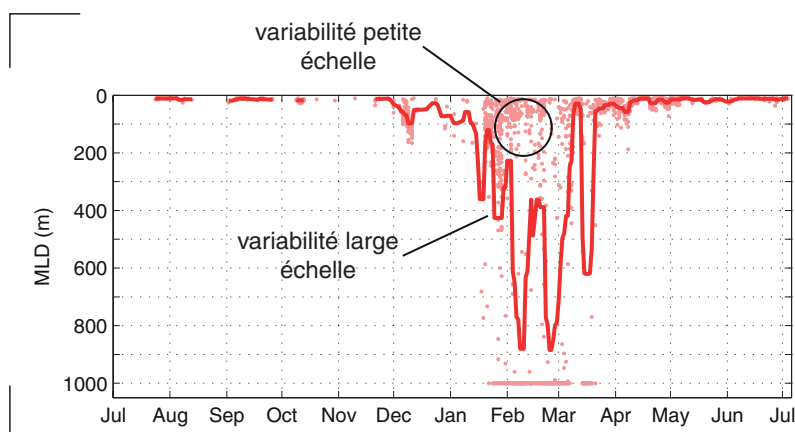


Figure 5.1 | Série temporelle de MLD mettant en évidence les variations à petites échelles potentiellement existantes. Le trait plein représente la série temporelle moyenne obtenue à partir des observations ponctuelles rassemblées au sein d'un régime trophique et représentées par les points.

la stratification printanière de la colonne d'eau et sur le développement phytoplanctonique au printemps [Lévy *et al.*, 1998, 1999]. Il apparaît donc comme nécessaire de quantifier l'impact de tel processus se déroulant à des échelles spatio-temporelles réduites sur les cycles annuels observés.

La deuxième limitation repose sur le manque de mesures de certains compartiments biogéochimiques importants. Pour l'étude de la saisonnalité du phytoplancton, l'étude de l'impact du broutage zooplanctonique sur la saisonnalité du phytoplancton représente un enjeu majeur, car celui-ci occupe une part prépondérante dans les pertes de biomasses. Il a notamment été remis au centre du débat sur l'initiation du bloom phytoplanctonique au printemps grâce à l'étude réalisée par Behrenfeld [2010], suggérant une initiation du bloom phytoplanctonique contrôlé par une diminution de la pression de broutage réalisée par le zooplancton. De plus, au cours du cycle annuel, le zooplancton joue un rôle prépondérant à la fois sur le bloom printanier, mais aussi dans l'établissement du DCM [Banse, 1994, 2013]. En Méditerranée, il est notamment suggéré

qu'une dynamique importante du réseau trophique existe, comprenant notamment une boucle microbienne potentiellement très active et des organismes capables de mixotrophie [Siokou-Frangou *et al.*, 2010]. L'ensemble provoque des pertes faibles de matières organiques par le réseau trophiques et alimente de manière conséquente les niveaux trophiques supérieures, ceci malgré des concentrations en organismes photosynthétique faibles : cela a été décrit comme le « paradoxe méditerranéen » [Estrada, 1996].

Toutefois, les observations disponibles au cours d'un cycle annuel complet sont encore trop rares et souvent réalisées à des sites d'échantillonnages côtiers. Par exemple, en NWM (au point B dans la rade Villefranche-sur-Mer) Romagnan *et al.* [2015] ont analysé la succession d'organismes planctoniques situés à plusieurs niveaux trophiques, des bactéries hétérotrophes au macro-plancton gélatineux. Cette analyse a montré un probable contrôle *top-down* du développement phytoplanctonique au début du printemps par les organismes gélatineux filtreurs macro-planctoniques, dont les concentrations saisonnières présentent une variabilité interannuelle importante [Licandro *et al.*, 2006]. Ainsi, le contrôle *top-down* exercé par le zooplancton peut avoir des conséquences sur la variabilité interannuelle du phytoplancton similaires à celles des contrôles *bottom-up* largement présentés au cours des analyses menées durant ma thèse.

4. Perspectives

En perspective de ce travail de thèse plusieurs analyses pourraient être envisagées pour renforcer les résultats obtenus à partir de l'approche multi-outils développé ici et axé sur les régimes trophiques (chapitre 3). L'une des possibilités serait de réaliser une analyse des données récoltées in situ sans tenir compte de l'information associée aux régimes trophiques. Pour cela, une classification non supervisée des données physiques et biogéochimiques récoltées doit être réalisée sur des échelles spatio-temporelles comparables à celles des régimes trophiques (à savoir, à une échelle spatiale régionale et au cours d'un cycle annuel). Cette analyse requiert la création de champs 3D (longitudes, latitudes et temps) pour chacune des variables souhaitées. Ceci peut être réalisé notamment par une interpolation optimale des données in situ à partir de champs modélisés. Ce travail d'interpolation optimale a notamment été réalisé pour la température, la salinité et de la [Chl-a] dans le NWM aux moments des campagnes réalisées dans le cadre des projets DEWEX, DOWEX et MOOSE [Bosse, 2015], démontrant la faisabilité d'une telle approche. Ensuite, une classification de ces différents champs entre eux pourrait être envisagée pour obtenir un découpage spatial de la région en unités géographiques ayant des cycles annuels de paramètres physiques et biogéochimiques homogènes. Cette classification pourra alors être comparée à la biogéographie réalisée à partir des cycles annuels de $[\text{Chl-a}]_{\text{sat}}$, et, donc, potentiellement valider les résultats obtenus durant mon travail de thèse.

Dans le but de continuer à analyser les facteurs environnementaux influençant le développement phytoplanctonique, des analyses devront être menées au niveau d'autres régions méditerranéennes où la variabilité interannuelle est importante et où la saisonnalité est différente de celle du NWM. Pour cela, le bassin Méditerranéen Est a été identifié comme une des zones

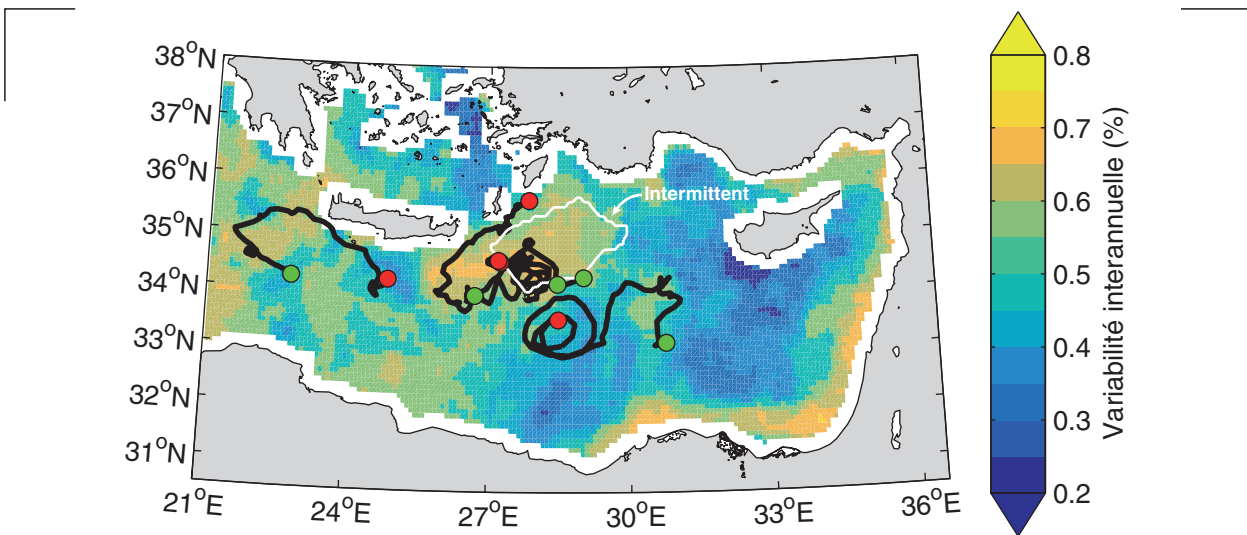


Figure 5.2 | Carte des trajectoires des flotteurs Bio-Argo déployés durant la campagne Bio-Argo-Med en mai 2015. Les points rouges indiquent l'emplacement des déploiements de flotteurs, et les points verts leurs positions actuelles. En fond de carte, la variabilité interannuelle dans la zone des régimes trophiques en Méditerranée (tirée de la figure 5 de [Mayot et al., 2016], sur laquelle un filtre médian 3x3 pixels a été appliqué). La zone encerclée blanche délimite la position climatologique du régime trophique intermittent.

d'intérêts, car présentant des sous-bassins dont les dynamiques biogéochimiques sont contrastées [The MerMex Group, 2011]. L'analyse de la variabilité interannuelle des régimes trophiques (Figure 5 de [Mayot et al., 2016]) confirme cette caractéristique, démontrant aussi l'existence de régions clés dans ce sous-bassin (Figure 5.2). Certaines de ces régions, comme la région de Rhodes, présentent en effet une forte variabilité interannuelle. Par opposition, d'autres régions, comme dans la zone centrale de la Mer Levantine, présentent des fluctuations interannuelles faibles. La campagne Bio-Argo-Med (à laquelle j'ai pu participer) a été dédiée au déploiement de flotteurs BGC-Argo pour la mise en place d'un réseau d'observation de variables physiques et biogéochimiques en Méditerranée [Le Traon et al., 2012]. Le but étant d'obtenir de la part des flotteurs BGC-Argo des informations pertinentes sur la variabilité spatio-temporelle des paramètres physiques et biogéochimiques impactant le cycle saisonnier de la biomasse phytoplanctonique. Ainsi, les déploiements de flotteurs BGC-Argo réalisés durant la campagne Bio-Argo-Med dans ces zones géographiques du bassin Est, devraient permettre une meilleure compréhension des processus environnementaux liés à ces régions.

Enfin, l'ensemble des facteurs et processus environnementaux identifiés durant ce travail de thèse pourront bénéficier à l'amélioration des expériences de modélisations 3D physique-biogéochimiques. Ces derniers apparaissent comme essentiels pour vérifier les hypothèses avancées sur le contrôle induit par les forçages environnementaux sur la saisonnalité du phytoplancton, la structuration saisonnière de sa communauté et sur sa capacité de production. Cela passe notamment par la réussite de ces modèles à pouvoir reproduire correctement les régimes trophiques observés en méditerranée, ainsi que la succession observée des espèces phytoplanctoniques. Pour cela, l'analyse de la situation moyenne et de la variabilité interannuelle, associée aux régimes trophiques « Bloom » et « High Bloom » représente deux situations contrastées, bien décrite grâce aux nombreuses données donnée in situ, sur lesquelles les modèles pourront s'appuyer.

Bibliographie

- Adloff, F. et al. (2015), Mediterranean Sea response to climate change in an ensemble of twenty first century scenarios, *Clim. Dyn.*, 45(9–10), 2775–2802, doi:10.1007/s00382-015-2507-3.
- Aminot, A., and R. K erouel (2007), *Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines: m ethodes en flux continu*, Book, Editions Quae.
- Antoine, D., A. Morel, and J. M. Andr e (1995), Algal pigment distribution and primary production in the eastern Mediterranean as derived from coastal zone color scanner observations, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 100(C8), 16193–16209.
- Antoine, D., M. Chami, H. Claustre, F. D’Ortenzio, A. Morel, G. B ecu, B. Gentili, F. Louis, J. Ras, E. Roussier, A.J. Scott, D. Tailliez, S. B. Hooker, P. Guevel, J.-F. Dest e, C. Dempsey and D. Adams (2006), BOUSSOLE : a joint CNRS-INSU, ESA, CNES and NASA Ocean Color Calibration And Validation Activity. NASA Technical memorandum N o 2006 - 214147, 61 pp.
- Antoine, D., F. d’Ortenzio, S. B. Hooker, G. B ecu, B. Gentili, D. Tailliez, and A. J. Scott (2008), Assessment of uncertainty in the ocean reflectance determined by three satellite ocean color sensors (MERIS, SeaWiFS and MODIS-A) at an offshore site in the Mediterranean Sea (BOUSSOLE project), *J. Geophys. Res. Ocean.*, 113(C7), C07013, doi:10.1029/2007JC004472.
- Arin, L., J. Guill en, M. Segura-Noguera, and M. Estrada (2013), Open sea hydrographic forcing of nutrient and phytoplankton dynamics in a Mediterranean coastal ecosystem, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 133, 116–128, doi:10.1016/j.ecss.2013.08.018.
- Aubry, F. B., G. Cossarini, F. Acri, M. Bastianini, F. Bianchi, E. Camatti, A. De Lazzari, A. Pugnetti, C. Solidoro, and G. Socal (2012), Plankton communities in the northern Adriatic Sea: Patterns and changes over the last 30 years, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 115, 125–137, doi:10.1016/j.ecss.2012.03.011.
- Auger, P. A., C. Ulses, C. Estournel, L. Stemmann, S. Somot, and F. Diaz (2014), Interannual control of plankton communities by deep winter mixing and prey/predator interactions in the NW Mediterranean: Results from a 30-year 3D modeling study, *Prog. Oceanogr.*, 124, 12–27.
- Backhaus, J. O., E. N. Hegseth, H. Wehde, X. Irigoien, K. Hatten, and K. Logemann (2003), Convection and primary production in winter, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 251, 1–14.
- Balkis, N. (2009), Seasonal variations of microphytoplankton assemblages and environmental variables in the coastal zone of Bozcaada Island in the Aegean Sea (NE Mediterranean Sea), *Aquat. Ecol.*, 43(2), 249–270, doi:10.1007/s10452-008-9175-x.
- Banse, K. (1994), Grazing and zooplankton production as key controls of phytoplankton production in the open ocean, *Oceanography*, 7(1), 13–20.
- Banse, K. (2004), Should we continue to use the 1% light depth convention for estimating the compensation depth of phytoplankton for another 70 years?, *Limnol. Oceanogr. Bull.*, 13(3), 49–51, doi:10.1002/lob.200413349.
- Banse, K. (2013), Reflections About Chance in My Career, and on the Top-Down Regulated World, *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 5(1), 1–19, doi:10.1146/annurev-marine-121211-172359.
- Barnard, A. H., and T. O. Mitchell (2013), Biogeochemical monitoring of the oceans using autonomous profiling floats, *Ocean News Technol.*, 19(2), 16–17.
- Barton, A., Z. Finkel, and B. Ward (2013a), On the roles of cell size and trophic strategy in North Atlantic diatom and dinoflagellate communities, *Limnology and Oceanography*, 58(1), 254–266.
- Barton, A., A. Pershing, E. Litchman, and N. Record (2013b), The biogeography of marine plankton traits, *Ecology letters*, 16(4), 522–534.
- Beaugrand, G., P. C. Reid, F. Ibanez, J. A. Lindley, and M. Edwards (2002), Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate, *Science (80-.)*, 296(5573), 1692–1694.

- Behrenfeld, M. J. (2010), Abandoning Sverdrup's critical depth hypothesis on phytoplankton blooms, *Ecology*, 91(4), 977–989.
- Behrenfeld, M. J., and E. S. Boss (2014), Resurrecting the Ecological Underpinnings of Ocean Plankton Blooms, *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 6(1), 167–194, doi:doi:10.1146/annurev-marine-052913-021325.
- Behrenfeld, M. J., E. Boss, D. A. Siegel, and D. M. Shea (2005), Carbon based ocean productivity and phytoplankton physiology from space, *Global Biogeochem. Cycles*, 19(1).
- Behrenfeld, M. J., R. T. O'Malley, D. A. Siegel, C. R. McClain, J. L. Sarmiento, G. C. Feldman, A. J. Milligan, P. G. Falkowski, R. M. Letelier, and E. S. Boss (2006), Climate-driven trends in contemporary ocean productivity, *Nature*, 444(7120), 752–755, doi:10.1038/nature05317.
- Bellacicco, M., G. Volpe, S. Colella, J. Pitarch, and R. Santoleri (2016), Influence of photoacclimation on the phytoplankton seasonal cycle in the Mediterranean Sea as seen by satellite, *Remote Sens. Environ.*, 184, 595–604, doi:10.1016/j.rse.2016.08.004.
- Bennington, V., and G. McKinley (2009), What does chlorophyll variability tell us about export and air-sea CO₂ flux variability in the North Atlantic?, *Global Biogeochemical Cycles*, 23(3).
- Bensi, M., V. Cardin, A. Rubino, G. Notarstefano, and P. M. Poulain (2013), Effects of winter convection on the deep layer of the Southern Adriatic Sea in 2012, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 118(11), 6064–6075, doi:10.1002/2013JC009432,.
- Bernardello, R., J. G. Cardoso, N. Bahamon, D. Donis, I. Marinov, and A. Cruzado (2012), Factors controlling interannual variability of vertical organic matter export and phytoplankton bloom dynamics—a numerical case-study for the NW Mediterranean Sea, *Biogeosciences*, 9(11), 4233–4245, doi:10.5194/bg-9-4233-2012.
- Béthoux, J. (1979), Budgets of the Mediterranean Sea-Their dependance on the local climate and on the characteristics of the Atlantic waters, *Oceanologica acta*, 2(2), 157-163.
- Béthoux, J. ., B. Gentili, P. Morin, E. Nicolas, C. Pierre, and D. Ruiz-Pino (1999), The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic, *Prog. Oceanogr.*, 44(1), 131–146, doi:10.1016/S0079-6611(99)00023-3.
- Béthoux, J. P., P. Morin, and D. P. Ruiz-Pino (2002), Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 49(11), 2007–2016, doi:10.1016/S0967-0645(02)00024-3.
- Bigelow, H. B., L. C. Lillick, and M. Sears (1940), Phytoplankton and Planktonic Protozoa of the Offshore Waters of the Gulf of Maine, *Trans. Am. Philos. Soc.*, 31(3), 149, doi:10.2307/1005545.
- Bosc, E., A. Bricaud, and D. Antoine (2004), Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations, *Global Biogeochem. Cycles*, 18(1), GB1005, doi:10.1029/2003GB002034.
- Boss, E., and M. Behrenfeld (2010), In situ evaluation of the initiation of the North Atlantic phytoplankton bloom, *Geophys. Res. Lett.*, 37(18).
- Bosse, A. (2015), Circulation générale et couplage physique-biogéochimie à (sous-) mésoéchelle en Méditerranée Nord-occidentale à partir de données in situ, Thèse de doctorat. Paris 6.
- Bosse, A., P. Testor, L. Mortier, L. Prieur, V. Taillandier, F. d'Ortenzio, and L. Coppola (2015), Spreading of Levantine Intermediate Waters by submesoscale coherent vortices in the northwestern Mediterranean Sea as observed with gliders, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 120(3), 1599–1622.
- Bouman, H., T. Platt, and S. Sathyendranath (2005), Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure, *Deep Sea Res. Part I*.
- Boutov, D., Á. Peliz, P. M. A. Miranda, P. M. M. Soares, R. M. Cardoso, L. Prieto, J. Ruiz, and J. García-Lafuente (2014), Inter-annual variability and long term predictability of exchanges through the Strait of Gibraltar, *Glob. Planet. Change*, 114, 23–37, doi:10.1016/j.gloplacha.2013.12.009.

- Boyd, P., S. Sundby, and H. Pörtner (2014), Cross-chapter box on net primary production in the ocean, in *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Boyd, P. W., and P. P. Newton (1999), Does planktonic community structure determine downward particulate organic carbon flux in different oceanic provinces?, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 46(1), 63–91, doi:10.1016/S0967-0637(98)00066-1.
- Brainerd, K., and M. Gregg (1995), Surface mixed and mixing layer depths, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42(9), 1521-1543.
- Brewin, R., and S. Lavender (2010), Mapping size-specific phytoplankton primary production on a global scale, *Journal of Maps*, 6(1), 448-462.
- Brody, S. R., and M. S. Lozier (2014), Changes in dominant mixing length scales as a driver of subpolar phytoplankton bloom initiation in the North Atlantic, *Geophys. Res. Lett.*, 41(9), 3197–3203.
- Brody, S. R., M. S. Lozier, and J. P. Dunne (2013), A comparison of methods to determine phytoplankton bloom initiation, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 118(5), 2345–2357.
- Buesseler, K. O. et al. (2007), Revisiting Carbon Flux Through the Ocean’s Twilight Zone, *Science* (80-.), 316(5824).
- Burd, A.B., A. Buchan, M. Church, M. Landry, A. McDonnell, U. Passow, D. Steinberg, H. Benway. Towards a transformative understanding of the biology of the ocean’s biological pump: Priorities for future research. Report of the NSF Biology of the Biological Pump Workshop, February 19–20, 2016 (Hyatt Place New Orleans, New Orleans, LA), 67 pp.
- Cabré, A., D. Shields, I. Marinov, and T. S. Kostadinov (2016), Phenology of Size-Partitioned Phytoplankton Carbon-Biomass from Ocean Color Remote Sensing and CMIP5 Models, *Front. Mar. Sci.*, 3, 39, doi:10.3389/fmars.2016.00039.
- Caliński, T., and J. Harabasz (1974), A dendrite method for cluster analysis, *Commun. Stat. Methods*, 3(1), 1–27, doi:10.1080/0361092740882710.
- Carr, M., M. Friedrichs, M. Schmeltz, and M. Aita (2006), A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color, *Deep Sea Res.*
- Cetinić, I., M. Perry, N. Briggs, and E. Kallin (2012), Particulate organic carbon and inherent optical properties during 2008 North Atlantic Bloom Experiment, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C6).
- Cetinić, I., M. J. Perry, E. D’Asaro, N. Briggs, N. Poulton, M. E. Sieracki, and C. M. Lee (2015), A simple optical index shows spatial and temporal heterogeneity in phytoplankton community composition during the 2008 North Atlantic Bloom Experiment, *Biogeosciences*, 12(7), 2179–2194.
- Chiswell, S. M. (2011), Annual cycles and spring blooms in phytoplankton: don’t abandon Sverdrup completely, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 443, 39–50.
- Chiswell, S. M., P. H. R. Calil, and P. W. Boyd (2015), Spring blooms and annual cycles of phytoplankton: a unified perspective, *J. Plankton Res.*, fbv021.
- Civitarese, G., M. Gačić, M. Lipizer, and G. L. Eusebi Borzelli (2010), On the impact of the Bimodal Oscillating System (BiOS) on the biogeochemistry and biology of the Adriatic and Ionian Seas (Eastern Mediterranean), *Biogeosciences*, 7(12), 3987–3997, doi:10.5194/bg-7-3987-2010.
- Claustre, H. (1994), The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures, *Limnol. Oceanogr.*, 39(5), 1206–1210, doi:10.4319/lo.1994.39.5.1206.
- Claustre, H., A. Morel, S. B. Hooker, M. Babin, D. Antoine, K. Oubelkheir, A. Bricaud, K. Leblanc, B. Queguiner, and S. Maritorena (2002), Is desert dust making oligotrophic waters greener?, *Geophys. Res. Lett.*, 29(10), 104–107, doi:10.1029/2001GL014056.

- Claustre, H. et al. (2010), Bio-optical profiling floats as new observational tools for biogeochemical and ecosystem studies: potential synergies with ocean color remote sensing, *J. Hall, D.E. Harrison, D. Stammer (Eds.), Proc. Ocean. Sustain. Ocean Obs. Inf. Soc. (Vol. 2), 21–25 Sept. 2009, Venice, ESA Publ. WPP-306.*, doi:10.5270/OceanObs09.cwp.17.
- Clegg, M., U. Gaedke, B. Boehrer, and E. Spijkerman (2012), Complementary ecophysiological strategies combine to facilitate survival in the hostile conditions of a deep chlorophyll maximum, *Oecologia*, 2012, vol. 169, no 3, p. 609-622.
- Coll, M., H. K. Lotze, and T. N. Romanuk (2008), Structural degradation in Mediterranean Sea food webs: testing ecological hypotheses using stochastic and mass-balance modelling, *Ecosystems*, 11(6), 939–960, doi:10.1007/s10021-008-9171-y.
- Conan, P., C. Turley, E. Stutt, M. Pujo-Pay, and F. Van Wambeke (1999), Relationship between phytoplankton efficiency and the proportion of bacterial production to primary production in the Mediterranean Sea, *Aquat. Microb. Ecol.*, 17(2), 131–144.
- Conversi, A., S. F. Umani, T. Peluso, J. C. Molinero, A. Santojanni, and M. Edwards (2010), The Mediterranean Sea regime shift at the end of the 1980s, and intriguing parallelisms with other European basins, *PLoS One*, 5(5), e10633, doi:10.1371/journal.pone.0010633.
- Crise, A., J. Allen, J. Baretta, G. Crispi, R. Mosetti, and C. Solidoro (1999), The Mediterranean pelagic ecosystem response to physical forcing, *Prog. Oceanogr.*, 44(1), 219–243, doi:10.1016/S0079-6611(99)00027-0.
- Cullen, J. (1982), The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1982, vol. 39, no 5, p. 791-803.
- Cullen, J. (2015), Subsurface chlorophyll maximum layers: enduring enigma or mystery solved?, *Annual review of marine science*, 2015, vol. 7, p. 207-239.
- Cullen, J. J., P. J. S. Franks, D. M. Karl, and A. Longhurst (2002), Physical influences on marine ecosystem dynamics, *sea*, 12, 297–336.
- D’Ortenzio, F., and L. Prieur (2012), The upper mixed layer, *Life in the Mediterranean Sea: A Look at Habitat Changes*, 2012, p. 127-156.
- D’Ortenzio, F., and M. Ribera d’Alcalà (2009), On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis, *Biogeosciences*, 6(2), 139–148, doi:10.5194/bg-6-139-2009.
- D’Ortenzio, F., M. Ragni, S. Marullo, and M. Ribera d’Alcalà (2003), Did biological activity in the Ionian Sea change after the Eastern Mediterranean Transient? Results from the analysis of remote sensing observations, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 108(C9).
- D’Ortenzio, F., D. Iudicone, C. de Boyer Montegut, P. Testor, D. Antoine, S. Marullo, R. Santoleri, and G. Madec (2005), Seasonal variability of the mixed layer depth in the Mediterranean Sea as derived from in situ profiles, *Geophys. Res. Lett.*, 32(12), L12605, doi:10.1029/2005GL022463.
- D’Ortenzio, F., S. Le Reste, H. Lavigne, F. Besson, H. Claustre, L. Coppola, A. Dufour, V. Dutreuil, A. Laes, and E. Leymarie (2012a), Autonomously profiling the nitrate concentrations in the ocean: The Pronuts project, *Mercat. Ocean. Q. Newsl.*, (45), 8–11.
- D’Ortenzio, F., D. Antoine, E. Martinez, and M. Ribera d’Alcalà (2012b), Phenological changes of oceanic phytoplankton in the 1980s and 2000s as revealed by remotely sensed ocean-color observations, *Global Biogeochem. Cycles*, 26(4), n/a-n/a, doi:10.1029/2011GB004269.
- D’Ortenzio, F., H. Lavigne, F. Besson, H. Claustre, L. Coppola, N. Garcia, A. Laës-Huon, S. Le Reste, D. Malardé, and C. Migon (2014), Observing mixed layer depth, nitrate and chlorophyll concentrations in the northwestern Mediterranean: A combined satellite and NO₃ profiling floats experiment, *Geophys. Res. Lett.*, 41(18), 6443–6451, doi:10.1002/2014GL061020.
- Dave, A., A. Barton, and M. Lozier (2015), What drives seasonal change in oligotrophic area in the subtropical North Atlantic?, *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2015, vol. 120, no 6, p. 3958-3969.

- Dee, D. P., S. M. Uppala, A. J. Simmons, P. Berrisford, P. Poli, S. Kobayashi, U. Andrae, M. A. Balmaseda, G. Balsamo, and P. Bauer (2011), The ERA Interim reanalysis: Configuration and performance of the data assimilation system, *Q. J. R. Meteorol. Soc.*, 137(656), 553–597.
- Demarcq, H., G. Reygondeau, S. Alvain, and V. Vantrepotte (2012), Monitoring marine phytoplankton seasonality from space, *Remote Sens. Environ.*, 117, 211–222.
- Devred, E., S. Sathyendranath, and T. Platt (2007), Delineation of ecological provinces using ocean colour radiometry, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 346, 1–13.
- Diaz, F., P. Raimbault, and P. Conan (2000), Small-scale study of primary productivity during spring in a Mediterranean coastal area (Gulf of Lions), *Cont. Shelf Res.*, 20(9), 975–996.
- Dickey, T. D. (1991), The emergence of concurrent high-resolution physical and bio-optical measurements in the upper ocean and their applications, *Rev. Geophys.*, 29(3), 383, doi:10.1029/91RG00578.
- Donlon, C. J., M. Martin, J. Stark, J. Roberts-Jones, E. Fiedler, and W. Wimmer (2012), The operational sea surface temperature and sea ice analysis (OSTIA) system, *Remote Sens. Environ.*, 116, 140–158.
- Drinkwater, K. (2006), The regime shift of the 1920s and 1930s in the North Atlantic, *Progress in Oceanography*, 2006, vol. 68, no 2, p. 134–151.
- Dutkiewicz, S., M. Follows, J. Marshall, and W. W. Gregg (2001), Interannual variability of phytoplankton abundances in the North Atlantic, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 48(10), 2323–2344.
- Edwards, K. F., M. K. Thomas, C. A. Klausmeier, and E. Litchman (2015), Light and growth in marine phytoplankton: allometric, taxonomic, and environmental variation, *Limnol. Oceanogr.*, 60(2), 540–552.
- Edwards, M., and A. J. Richardson (2004), Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch, *Nature*, 430(7002), 881–884, doi:10.1038/nature02808.
- Edwards, M., P. Reid, and B. Planque (2001), Long-term and regional variability of phytoplankton biomass in the Northeast Atlantic (1960–1995), *ICES J.*
- Estournel, C. et al. (2016), High resolution modeling of dense water formation in the north-western Mediterranean during winter 2012–2013: Processes and budget, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 121(7), 5367–5392, doi:10.1002/2016JC011935.
- Estrada, M. (1996), Primary production in the northwestern Mediterranean, *Sci. Mar.*, 60(S2), 55–64.
- Estrada, M., and D. Vaqué (2014), Microbial components, in *The Mediterranean Sea*, pp. 87–111, Springer.
- Estrada, M., R. A. Varela, J. Salat, A. Cruzado, and E. Arias (1999), Spatio-temporal variability of the winter phytoplankton distribution across the Catalan and North Balearic fronts (NW Mediterranean), *J. Plankton Res.*, 21(1), 1–20.
- Estrada, M., M. Latasa, M. Emelianov, A. Gutiérrez-Rodríguez, B. Fernández-Castro, J. Isern-Fontanet, B. Mouriño-Carballido, J. Salat, and M. Vidal (2014), Seasonal and mesoscale variability of primary production in the deep winter-mixing region of the NW Mediterranean, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 94, 45–61.
- Falkowski, P., E. Laws, R. Barber, and J. Murray (2003), Phytoplankton and their role in primary, new, and export production, *Ocean Biogeochem.*
- Falkowski, P. G., and J. LaRoche (1991), ACCLIMATION TO SPECTRAL IRRADIANCE IN ALGAE, *J. Phycol.*, 27(1), 8–14, doi:10.1111/j.0022-3646.1991.00008.x.
- Fennel, K., and E. Boss (2003), Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model, *Limnol. Oceanogr.*
- Fenoglio-Marc, L., A. Mariotti, G. Sannino, B. Meyssignac, A. Carillo, M. V. Struglia, and M. Rixen (2013), Decadal variability of net water flux at the Mediterranean Sea Gibraltar Strait, *Glob. Planet. Change*, 100, 1–10, doi:10.1016/j.gloplacha.2012.08.007.

- Ferrari, R., S. T. Merrifield, and J. R. Taylor (2015), Shutdown of convection triggers increase of surface chlorophyll, *J. Mar. Syst.*, *147*, 116–122.
- Ferreira, A. S., A. W. Visser, B. R. MacKenzie, and M. R. Payne (2014), Accuracy and precision in the calculation of phenology metrics, *J. Geophys. Res. Ocean.*, *119*(12), 8438–8453.
- Field, C., M. Behrenfeld, and J. Randerson (1998), Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components, *Science* (80-.).
- Fischer, A., E. Moberg, H. Alexander, E. Brownlee, K. Hunter-Cevera, K. Pitz, S. Rosengard, and H. Sosik (2014), Sixty Years of Sverdrup: A Retrospective of Progress in the Study of Phytoplankton Blooms, *Oceanography*, *27*(1), 222–235, doi:10.5670/oceanog.2014.26.
- Follows, M., and S. Dutkiewicz (2001), Meteorological modulation of the North Atlantic spring bloom, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, *49*(1), 321–344.
- Frajka-Williams, E., and P. B. Rhines (2010), Physical controls and interannual variability of the Labrador Sea spring phytoplankton bloom in distinct regions, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, *57*(4), 541–552.
- Franks, P. J. S. (2014), Has Sverdrup's critical depth hypothesis been tested? Mixed layers vs. turbulent layers, *ICES J. Mar. Sci. J. du Cons.*, fsu175.
- Franz, B. A., P. J. Werdell, G. Meister, S. W. Bailey, R. E. Eplee Jr, G. C. Feldman, E. Kwiatkowska, C. R. McClain, F. S. Patt, and D. Thomas (2005), The continuity of ocean color measurements from SeaWiFS to MODIS, vol. 5882, pp. 304–316, Proceedings of the SPIE.
- Frouin, R., J. McPherson, K. Ueyoshi, and B. A. Franz (2012), A time series of photosynthetically available radiation at the ocean surface from SeaWiFS and MODIS data, edited by R. J. Frouin, N. Ebuchi, D. Pan, and T. Saino, p. 852519, International Society for Optics and Photonics.
- Gačić, M., G. Civitarese, S. Miserocchi, V. Cardin, A. Crise, and E. Mauri (2002), The open-ocean convection in the Southern Adriatic: a controlling mechanism of the spring phytoplankton bloom, *Cont. Shelf Res.*, *22*(14), 1897–1908, doi:10.1016/S0278-4343(02)00050-X.
- Gačić, M., G. L. E. Borzelli, G. Civitarese, V. Cardin, and S. Yari (2010), Can internal processes sustain reversals of the ocean upper circulation? The Ionian Sea example, *Geophys. Res. Lett.*, *37*(9), n/a-n/a, doi:10.1029/2010GL043216.
- García-Comas, C., L. Stemann, F. Ibanez, L. Berline, M. G. Mazzocchi, S. Gasparini, M. Picheral, and G. Gorsky (2011), Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes?, *J. Mar. Syst.*, *87*(3), 216–226, doi:10.1016/j.jmarsys.2011.04.003.
- Gill, A. (1982), Atmosphere-ocean dynamics,
- Giorgi, F. (2006), Climate change hot-spots, *Geophys. Res. Lett.*, *33*(8), L08707, doi:10.1029/2006GL025734.
- Giorgi, F., and P. Lionello (2008), Climate change projections for the Mediterranean region, *Glob. Planet. Change*, *63*(2), 90–104, doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
- Gitelson, A., A. Karnieli, N. Goldman, Y. Z. Yacobi, and M. Mayo (1996), Chlorophyll estimation in the Southeastern Mediterranean using CZCS images: adaptation of an algorithm and its validation, *J. Mar. Syst.*, *9*(3), 283–290.
- Goffart, A., J.-H. Hecq, and L. Legendre (2015), Drivers of the winter–spring phytoplankton bloom in a pristine NW Mediterranean site, the Bay of Calvi (Corsica): A long-term study (1979–2011), *Prog. Oceanogr.*, *137*, 121–139, doi:10.1016/j.pocean.2015.05.027.
- Gordon, H. R., and W. R. McCluney (1975), Estimation of the depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing, *Appl. Opt.*, *14*(2), 413–416.
- Guidi, L., L. Stemann, and G. Jackson (2009), Effects of phytoplankton community on production, size, and export of large aggregates: A world-ocean analysis, *Limnol.*

- Guidi, L., L. Legendre, G. Reygondeau, J. Uitz, L. Stemann, and S. A. Henson (2015), A new look at ocean carbon remineralization for estimating deepwater sequestration, *Global Biogeochem. Cycles*, 29(7), 1044–1059, doi:10.1002/2014GB005063.
- Guieu, C., S. Bonnet, T. Wagener, and M.-D. Lo ye-Pilot (2005), Biomass burning as a source of dissolved iron to the open ocean?, *Geophys. Res. Lett.*, 32(19), n/a-n/a, doi:10.1029/2005GL022962.
- Han, J., and M. Kamber (2006), *Data Mining: Concepts and Techniques*.
- Hartigan, J. A., and M. A. Wong (1979), Algorithm AS 136: A k-means clustering algorithm, *J. R. Stat. Soc. Ser. C (Applied Stat.)*, 28(1), 100–108, doi:10.2307/2346830.
- Hennig, C. (2007), Cluster-wise assessment of cluster stability, *Comput. Stat. Data Anal.*, 52(1), 258–271, doi:10.1016/j.csda.2006.11.025.
- Henson, S., R. Lampitt, and D. Johns (2012a), Variability in phytoplankton community structure in response to the North Atlantic Oscillation and implications for organic carbon flux, *Limnol. Oceanogr.*, 57(6), 1591–1601, doi:10.4319/lo.2012.57.6.1591.
- Henson, S. A., J. P. Dunne, and J. L. Sarmiento (2009), Decadal variability in North Atlantic phytoplankton blooms, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 114(C4).
- Henson, S. A., R. Sanders, and E. Madsen (2012b), Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep ocean, *Global Biogeochem. Cycles*, 26(1), n/a-n/a, doi:10.1029/2011GB004099.
- Herrmann, M., and J. Bouffard (2009), Monitoring open-ocean deep convection from space, *Geophys. Res.*
- Herrmann, M., F. Sevault, J. Beuvier, and S. Somot (2010), What induced the exceptional 2005 convection event in the northwestern Mediterranean basin? Answers from a modeling study, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 115(C12), C12051, doi:10.1029/2010JC006162.
- Herrmann, M., F. Diaz, C. Estournel, P. Marsaleix, and C. Ulses (2013), Impact of atmospheric and oceanic interannual variability on the Northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 118(10), 5792–5813, doi:10.1002/jgrc.20405.
- Herrmann, M., C. Estournel, F. Adloff, and F. Diaz (2014), Impact of climate change on the northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 119(9), 5815–5836, doi:10.1002/2014JC010016.
- Heussner, S., X. Durrieu de Madron, A. Calafat, M. Canals, J. Carbonne, N. Delsaut, and G. Saragoni (2006), Spatial and temporal variability of downward particle fluxes on a continental slope: Lessons from an 8-yr experiment in the Gulf of Lions (NW Mediterranean), *Mar. Geol.*, 234(1), 63–92, doi:10.1016/j.margeo.2006.09.003.
- Hood, R., E. Laws, R. Armstrong, and N. Bates (2006), Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects, *Deep Sea Res.*
- Hopkins, J., S. A. Henson, S. C. Painter, T. Tyrrell, and A. J. Poulton (2015), Phenological characteristics of global coccolithophore blooms, *Global Biogeochem. Cycles*, 29(2), 239–253.
- Houpert, L., P. Testor, X. D. de Madron, S. Somot, F. D’Ortenzio, C. Estournel, and H. Lavigne (2014), Seasonal cycle of the mixed layer, the seasonal thermocline and the upper-ocean heat storage rate in the Mediterranean Sea derived from observations, *Prog. Oceanogr.*, 132, 333–352, doi:10.1016/j.pocan.2014.11.004.
- Houpert, L. et al. (2016), Observations of open-ocean deep convection in the northwestern Mediterranean Sea : Seasonal and interannual variability of mixing and deep water masses for the 2007-2013 period, *J. Geophys. Res. Ocean.*, doi:10.1002/2016JC011857.
- Huisman, J., P. van Oostveen, and F. J. Weissing (1999), Critical depth and critical turbulence: two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms, *Limnol. Oceanogr.*, 44(7), 1781–1787.

- Ignatiades, L., S. Psarra, V. Zervakis, K. Pagou, E. Souvermezoglou, G. Assimakopoulou, and O. Gotsis-Skretas (2002), Phytoplankton size-based dynamics in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean), *J. Mar. Syst.*, 36(1), 11–28, doi:10.1016/S0924-7963(02)00132-X.
- Ippc (2013), Working Group I Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report, Climate Change 2013: The Physical Science Basis, *Ippc, AR5*(March 2013), 2014, doi:10.1017/CBO9781107415324.Summary.
- IPCC (2014), *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*
- Ji, R., M. Edwards, D. L. Mackas, J. A. Runge, and A. C. Thomas (2010), Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions, *J. Plankton Res.*, 32(10), 1355–1368, doi:10.1093/plankt/fbq062.
- Johnson, K. S., and L. J. Coletti (2002), In situ ultraviolet spectrophotometry for high resolution and long-term monitoring of nitrate, bromide and bisulfide in the ocean, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 49(7), 1291–1305.
- Kara, A. B., P. A. Rochford, and H. E. Hurlburt (2000), An Optimal Definition for Ocean Mixed Layer Depth,
- Klausmeier, C., and E. Litchman (2001), Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns, *Limnol. Oceanogr.*
- L'Hévéder, B., L. Li, F. Sevault, and S. Somot (2013), Interannual variability of deep convection in the Northwestern Mediterranean simulated with a coupled AORCM, *Clim. Dyn.*, 41, 937–960, doi:10.1007/s00382-012-1527-5.
- Lacour, L., H. Claustre, L. Prieur, and F. D'Ortenzio (2015), Phytoplankton biomass cycles in the North Atlantic subpolar gyre: A similar mechanism for two different blooms in the Labrador Sea, *Geophys. Res. Lett.*, 42(13), 5403–5410.
- Lavigne, H., F. D'Ortenzio, H. Claustre, and A. Poteau (2012), Towards a merged satellite and in situ fluorescence ocean chlorophyll product, *Biogeosciences*, 9(6), 2111–2125.
- Lavigne, H., F. D'Ortenzio, C. Mignon, H. Claustre, P. Testor, M. R. d'Alcala, R. Lavezza, L. Houpert, and L. Prieur (2013), Enhancing the comprehension of mixed layer depth control on the Mediterranean phytoplankton phenology, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 118, 3416–3430, doi:10.1002/jgrc.20251.
- Lavigne, H., F. D'Ortenzio, M. Ribera D'Alcalà, H. Claustre, R. Sauzède, and M. Gacic (2015), On the vertical distribution of the chlorophyll a concentration in the Mediterranean Sea: a basin-scale and seasonal approach, *Biogeosciences*, 12(16), 5021–5039.
- Legendre, L., and J. Le Fèvre (1991), From Individual Plankton Cells To Pelagic Marine Ecosystems And To Global Biogeochemical Cycles, in *Particle Analysis in Oceanography*, pp. 261–300, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Letelier, R. M., D. M. Karl, M. R. Abbott, and R. R. Bidigare (2004), Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre,
- Lévy, M. (2008), The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence, in *Transport and Mixing in Geophysical Flows*, vol. 744, pp. 219–261.
- Lévy, M., L. Mémery, and G. Madec (1998), The onset of a bloom after deep winter convection in the northwestern Mediterranean sea: mesoscale process study with a primitive equation model, *J. Mar. Syst.*, 16(1), 7–21.
- Lévy, M., L. Mémery, and G. Madec (1999), The onset of the spring bloom in the MEDOC area: mesoscale spatial variability, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 46(7), 1137–1160.
- Licandro, P., F. Ibañez, and M. Etienne (2006), Long-term fluctuations (1974-99) of the salps *Thalia democratica* and *Salpa fusiformis* in the northwestern Mediterranean Sea: Relationships with hydroclimatic variability, *Limnol. Oceanogr.*, 51(4), 1832–1848, doi:10.4319/lo.2006.51.4.1832.

- Lindemann, C., and M. S. John (2014), A seasonal diary of phytoplankton in the North Atlantic, *Front. Mar. Sci.*
- Lionello, P., P. Malanotte-Rizzoli, and R. Boscolo (2006), The Mediterranean climate: an overview of the main characteristics and issues, *Dev. earth.*
- Llort, J., M. Lévy, J.-B. Sallée, and A. Tagliabue (2015), Onset, intensification, and decline of phytoplankton blooms in the Southern Ocean, *ICES J. Mar. Sci. J. du Cons.*, 72(6), 1971–1984, doi:10.1093/icesjms/fsv053.
- Loisel, H., E. Bose, D. Stramski, and K. Oubelkheir (2001), Seasonal variability of the backscattering coefficient in the Mediterranean Sea based on Satellite SeaWiFS imagery, *Geophysical.*
- Longhurst, A. R. (2010), *Ecological geography of the sea*, Book, Academic Press.
- Ludwig, W., E. Dumont, M. Meybeck, and S. Heussner (2009), River discharges of water and nutrients to the Mediterranean and Black Sea: Major drivers for ecosystem changes during past and future decades?, *Prog. Oceanogr.*, 80(3), 199–217, doi:10.1016/j.pocean.2009.02.001.
- Magazzù, G., and F. Decembrini (1995), Primary production, biomass and abundance of phototrophic picoplankton in the Mediterranean Sea: a review, *Aquat. Microb. Ecol.*, 9(1), 97–104, doi:10.3354/ame009097.
- Mahadevan, A., E. D’Asaro, C. Lee, and M. J. Perry (2012), Eddy-driven stratification initiates North Atlantic spring phytoplankton blooms, *Science (80-.)*, 337(6090), 54–58.
- Manca, B., M. Burca, A. Giorgetti, C. Coatanoan, M.-J. Garcia, and A. Iona (2004), Physical and biochemical averaged vertical profiles in the Mediterranean regions: an important tool to trace the climatology of water masses and to validate incoming data from operational oceanography, *J. Mar. Syst.*, 48(1), 83–116, doi:10.1016/j.jmarsys.2003.11.025.
- Mann, K. H., and J. R. N. Lazier (2006), *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans*, third edit., Book, Blackwell Publishing.
- Margalef, R. (1978), Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment, *Oceanol. acta*, 1(4), 493–509.
- Mariotti, A., Y. Pan, N. Zeng, and A. Alessandri (2015), Long-term climate change in the Mediterranean region in the midst of decadal variability, *Clim. Dyn.*
- Markaki, Z., M. D. Loÿe-Pilot, K. Violaki, L. Benyahya, and N. Mihalopoulos (2010), Variability of atmospheric deposition of dissolved nitrogen and phosphorus in the Mediterranean and possible link to the anomalous seawater N/P ratio, *Mar. Chem.*, 120(1), 187–194, doi:10.1016/j.marchem.2008.10.005.
- Marshall, J., and F. Schott (1999), Open ocean convection: Observations, theory, and models, *Rev. Geophys.*, 37(1), 1–64, doi:10.1029/98RG02739.
- Marty, J., and J. Chiavérini (2002), Seasonal and interannual variations in phytoplankton production at DYFAMED time-series station, northwestern Mediterranean Sea, *Deep Sea Res. Part II Top. Stud.*
- Marty, J. C., and J. Chiavérini (2010), Hydrological changes in the Ligurian Sea (NW Mediterranean, DYFAMED site) during 1995–2007 and biogeochemical consequences, *Biogeosciences*, 7(7), 2117–2128.
- Marty, J.-C., J. Chiavérini, M.-D. Pizay, and B. Avril (2002), Seasonal and interannual dynamics of nutrients and phytoplankton pigments in the western Mediterranean Sea at the DYFAMED time-series station (1991–1999), *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 49(11), 1965–1985, doi:10.1016/S0967-0645(02)00022-X.
- Mayot, N., F. D’Ortenzio, M. Ribera d’Alcalà, H. Lavigne, and H. Claustre (2016), Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites, *Biogeosciences*, 13, 1901–1917.
- McClain, C. (2009), A decade of satellite ocean color observations*, *Ann. Rev. Mar. Sci.*

- MEDOC Group (1970), Observation of Formation of Deep Water in the Mediterranean Sea, 1969, *Nature*, 227(5262), 1037–1040, doi:10.1038/2271037a0.
- Mélin, F., V. Vantrepotte, M. Clerici, D. D'Alimonte, G. Zibordi, J.-F. Berthon, and E. Canuti (2011), Multi-sensor satellite time series of optical properties and chlorophyll-*a* concentration in the Adriatic Sea, *Prog. Oceanogr.*, 91(3), 229–244.
- Mertens, C., and F. Schott (1998), Interannual variability of deep-water formation in the Northwestern Mediterranean, *J. Phys. Oceanogr.*, 28(7), 1410–1424, doi:10.1175/1520-0485(1998)028<1410:IVO DWF>2.0.CO;2.
- Michaels, A. F., A. H. Knap, R. L. Dow, K. Gundersen, R. J. Johnson, J. Sorensen, A. Close, G. A. Knauer, S. E. Lohrenz, and V. A. Asper (1994), Seasonal patterns of ocean biogeochemistry at the US JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study site, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 41(7), 1013–1038.
- Mignot, A., H. Claustre, J. Uitz, A. Poteau, F. D'Ortenzio, and X. Xing (2014), Understanding the seasonal dynamics of phytoplankton biomass and the deep chlorophyll maximum in oligotrophic environments: A Bio-Argo float investigation, *Global Biogeochem. Cycles*, 28(8), 856–876.
- Mihalopoulos, N., E. Stephanou, and M. Kanakidou (1997), Tropospheric aerosol ionic composition in the Eastern Mediterranean region, *Tellus B*.
- Milligan, G. W., and M. C. Cooper (1985), An examination of procedures for determining the number of clusters in a data set, *Psychometrika*, 50(2), 159–179, doi:10.1007/BF02294245.
- Millot, C. (1999), Circulation in the Western Mediterranean Sea, *J. Mar. Syst.*, 20(1), 423–442, doi:10.1016/S0924-7963(98)00078-5.
- Millot, C., and I. Taupier-Letage (2005), Circulation in the Mediterranean Sea, pp. 29–66, Springer Berlin Heidelberg.
- Millot, C., I. Taupier-Letage, and M. Benzohra (1990), The Algerian eddies, *Earth-Science Rev.*, 27(3), 203–219, doi:10.1016/0012-8252(90)90003-E.
- Miquel, J.-C., J. Martín, B. Gasser, A. Rodriguez-y-Baena, T. Toubal, and S. W. Fowler (2011), Dynamics of particle flux and carbon export in the northwestern Mediterranean Sea: A two decade time-series study at the DYFAMED site, *Prog. Oceanogr.*, 91(4), 461–481, doi:10.1016/j.pocean.2011.07.018.
- Mobley, C. D., and E. S. Boss (2012), Improved irradiances for use in ocean heating, primary production, and photo-oxidation calculations, *Appl. Opt.*, 51(27), 6549–6560.
- Morel, A. (1991), Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications, *Prog. Oceanogr.*, 26(3), 263–306, doi:10.1016/0079-6611(91)90004-6.
- Morel, A., and J. M. André (1991), Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean as derived and modeled from Coastal Zone Color Scanner observations, *J. Geophys. Res. Ocean.*, 96(C7), 12685–12698, doi:10.1029/91JC00788.
- Morel, A., and J. F. Berthon (1989), Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications, *Limnol. Oceanogr.*, 34(8), 1545–1562.
- Morel, A., Y. Huot, B. Gentili, P. J. Werdell, S. B. Hooker, and B. A. Franz (2007), Examining the consistency of products derived from various ocean color sensors in open ocean (Case 1) waters in the perspective of a multi-sensor approach, *Remote Sens. Environ.*, 111(1), 69–88.
- Moutin, T., and P. Raimbault (2002), Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise), *J. Mar. Syst.*
- Nieblas, A.-E., K. Drushka, G. Reygondeau, V. Rossi, H. Demarcq, L. Dubroca, and S. Bonhommeau (2014), Defining Mediterranean and Black Sea Biogeochemical Subprovinces and Synthetic Ocean Indicators Using Mesoscale Oceanographic Features, *PLoS One*, 9(10), e111251.

- Niewiadomska, K., H. Claustre, L. Prieur, and F. d'Ortenzio (2008), Submesoscale physical-biogeochemical coupling across the Ligurian current (northwestern Mediterranean) using a bio-optical glider, *Limnol. Oceanogr.*, *53*(5), 2210.
- O'Reilly, J. E., S. Maritorena, B. G. Mitchell, D. A. Siegel, K. L. Carder, S. A. Garver, M. Kahru, and C. McClain (1998), Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS, *J. Geophys. Res. Ocean.*, *103*(C11), 24937–24953, doi:10.1029/98JC02160.
- Obata, A., J. Ishizaka, and M. Endoh (1996), Global verification of critical depth theory for phytoplankton bloom with climatological in situ temperature and satellite ocean color data, *J. Geophys. Res.*, *101*(C9), 667,20620-20657.
- Oguz, T. et al. (2014), Fueling Plankton Production by a Meandering Frontal Jet: A Case Study for the Alboran Sea (Western Mediterranean), edited by I. Álvarez, *PLoS One*, *9*(11), e111482, doi:10.1371/journal.pone.0111482.
- Olita, A., R. Sorgente, A. Ribotti, L. Fazioli, and A. Perilli (2011a), Pelagic primary production in the Algero-Provençal Basin by means of multisensor satellite data: focus on interannual variability and its drivers, *Ocean Dyn.*, *61*(7), 1005–1016, doi:10.1007/s10236-011-0405-8.
- Olita, A., A. Ribotti, R. Sorgente, L. Fazioli, and A. Perilli (2011b), SLA–chlorophyll-a variability and covariability in the Algero-Provençal Basin (1997–2007) through combined use of EOF and wavelet analysis of satellite data, *Ocean Dyn.*, *61*(1), 89–102.
- Omand, M. M., E. A. D'Asaro, C. M. Lee, M. J. Perry, N. Briggs, I. Cetini, and A. Mahadevan (2015), Eddy-driven subduction exports particulate organic carbon from the spring bloom, *Science* (80-.), *348*(6231), 222–225, doi:10.1126/science.1260062.
- Organelli, E., A. Bricaud, D. Antoine, and J. Uitz (2013), Multivariate approach for the retrieval of phytoplankton size structure from measured light absorption spectra in the Mediterranean Sea (BOUSSOLE site), *Appl. Opt.*, *52*(11), 2257–2273.
- Pasqueron de Fommervault, O., F. D'Ortenzio, A. Mangin, R. Serra, C. Migon, H. Claustre, H. Lavigne, M. R. d'Alcalá, L. Prieur, and V. Taillandier (2015a), Seasonal variability of nutrient concentrations in the Mediterranean Sea: Contribution of Bio-Argo floats, *J. Geophys. Res. Ocean.*
- Pasqueron de Fommervault, O., C. Migon, F. D'Ortenzio, M. Ribera d'Alcalá, and L. Coppola (2015b), Temporal variability of nutrient concentrations in the northwestern Mediterranean Sea (DYFAMED time-series station), *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res.*, *100*, 1–12.
- Poulain, P.-M., R. Barbanti, J. Font, A. Cruzado, C. Millot, I. Gertman, A. Griffa, A. Molcard, V. Rupolo, and S. Le Bras (2007), MedArgo: a drifting profiler program in the Mediterranean Sea, *Ocean Sci.*, *3*(3), 379–395.
- Pujo-Pay, M., P. Conan, L. Oriol, V. Cornet-Barthaux, C. Falco, J.-F. Ghiglione, C. Goyet, T. Moutin, and L. Prieur (2011), Integrated survey of elemental stoichiometry (C, N, P) from the western to eastern Mediterranean Sea, *Biogeosciences*, *8*(4), 883–899.
- Purcell, J. E. (2005), Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review, *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, *85*(3), 461–476, doi:10.1017/S0025315405011409.
- Le Quéré, C. et al. (2005), Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models, *Glob. Chang. Biol.*, *0*(0), 051013014052005–???, doi:10.1111/j.1365-2486.2005.1004.x.
- Ramondenc, S., G. Madeleine, F. Lombard, C. Santinelli, L. Stemann, G. Gorsky, and L. Guidi (2016), An initial carbon export assessment in the Mediterranean Sea based on drifting sediment traps and the Underwater Vision Profiler data sets, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, doi:10.1016/j.dsr.2016.08.015.
- Ras, J., H. Claustre, and J. Uitz (2008), Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the Subtropical South Pacific Ocean: comparison between in situ and predicted data, *Biogeosciences*, *5*(2), 353–369.

- Redfield, A. C. (1934), *On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton*, book, University Press of Liverpool James Johnstone memorial volume.
- Revelante, N., and M. Gilmartin (1976), The effect of Po River discharge on phytoplankton dynamics in the northern Adriatic Sea, *Mar. Biol.*, 34(3), 259–271, doi:10.1007/BF00388803.
- Ribera d'Alcalà, M., G. Civitarese, F. Conversano, and R. Lavezza (2003), Nutrient ratios and fluxes hint at overlooked processes in the Mediterranean Sea, *J. Geophys. Res.*, 108(C9), 8106, doi:10.1029/2002JC001650.
- Richardson, T. L., and G. A. Jackson (2007), Small Phytoplankton and Carbon Export from the Surface Ocean, *Science (80-.)*, 315(5813).
- Rigual-Hernández, A. S., M. A. Bárcena, R. W. Jordan, F. J. Sierro, J. A. Flores, K. J. S. Meier, L. Beaufort, and S. Heussner (2013), Diatom fluxes in the NW Mediterranean: evidence from a 12-year sediment trap record and surficial sediments, *J. Plankton Res.*, 35(5), 1109–1125.
- Riley, G. (1946), Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank, *J. mar. Res.*
- Robinson, A. R., and M. Golnaraghi (1994), The Physical and Dynamical Oceanography of the Mediterranean Sea, in *Ocean Processes in Climate Dynamics: Global and Mediterranean Examples*, pp. 255–306, Springer Netherlands, Dordrecht.
- Robinson, A. R., W. G. Leslie, A. Theocharis, and A. Lascaratos (2001), Mediterranean Sea Circulation, in *Encyclopedia of Ocean Sciences*, pp. 1689–1705, Elsevier.
- Roether, W., B. Manca, B. Klein, and D. Bregant (1996), Recent changes in eastern Mediterranean deep waters, *Science (80-.)*.
- Romagnan, J.-B., L. Legendre, L. Guidi, J.-L. Jamet, D. Jamet, L. Mousseau, M.-L. Pedrotti, M. Picheral, G. Gorsky, and C. Sardet (2015), Comprehensive Model of Annual Plankton Succession Based on the Whole-Plankton Time Series Approach, *PLoS One*, 10(3), e0119219.
- Sakamoto, C. M., K. S. Johnson, and L. J. Coletti (2009), Improved algorithm for the computation of nitrate concentrations in seawater using an in situ ultraviolet spectrophotometer, *Limnol. Oceanogr. Methods*, 7(1), 132–143.
- Sallée, J., J. Llort, and A. Tagliabue (2015), Characterization of distinct bloom phenology regimes in the Southern Ocean, *ICES J.*
- San Feliu, J. M., and F. Muñoz (1971), Fluctuations d'une année à l'autre dans l'intensité de l'affleurement dans la Méditerranée occidentale, *Invest. pesq.*, 35(1), 155–159.
- Sathyendranath, S., J. Aiken, S. Alvain, and R. Barlow (2014), Phytoplankton functional types from Space., (*Reports of the*).
- Sathyendranath, S., R. Ji, and H. I. Browman (2015), Revisiting Sverdrup's critical depth hypothesis, *ICES J. Mar. Sci. J. du Cons.*, 72(6), 1892–1896, doi:10.1093/icesjms/fsv110.
- Sauzède, R., H. Lavigne, H. Claustre, and J. Uitz (2015), Vertical distribution of chlorophyll a concentration and phytoplankton community composition from in situ fluorescence profiles: a first database for the global ocean, *Earth Syst. Sci.*
- Schott, F., M. Visbeck, U. Send, J. Fischer, L. Stramma, and Y. Desaubies (1996), Observations of deep convection in the Gulf of Lions, northern Mediterranean, during the winter of 1991/92, *J. Phys. Oceanogr.*, 26(4), 505–524, doi:10.1175/1520-0485(1996)026<0505:OODCIT>2.0.CO;2.
- Send, U., J. Font, G. Krahnmann, C. Millot, M. Rhein, and J. Tintoré (1999), Recent advances in observing the physical oceanography of the western Mediterranean Sea, *Prog. Oceanogr.*, 44(1), 37–64, doi:10.1016/S0079-6611(99)00020-8.
- Severin, T., P. Conan, X. Durrieu de Madron, L. Houpert, M. J. Oliver, L. Oriol, J. Caparros, J. F. Ghiglione, and M. Pujo-Pay (2014), Impact of open-ocean convection on nutrients, phytoplankton biomass and activity, *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 94, 62–71, doi:10.1016/j.dsr.2014.07.015.

- Shabrang, L., M. Menna, C. Pizzi, H. Lavigne, G. Civitarese, and M. Gačić (2015), Long-term variability of the South Adriatic circulation and phytoplankton biomass in relation to large-scale climatic pattern, *Ocean Sci. Discuss.*, *12*, 203–226, doi:10.5194/osd-12-203-2015.
- Shiozaki, T., S. Ito, K. Takahashi, and H. Saito (2014), Regional variability of factors controlling the onset timing and magnitude of spring algal blooms in the northwestern North Pacific, *J.*
- Sieburth, J., and V. Smetacek (1978), Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions, *Limnol.*
- Siegel, D. A., S. C. Doney, and J. A. Yoder (2002), The North Atlantic spring phytoplankton bloom and Sverdrup's critical depth hypothesis, *Science (80-.)*, *296*(5568), 730–733.
- Siokou-Frangou, I., U. Christaki, M. G. Mazzocchi, M. Montresor, M. Ribera d'Alcalá, D. Vaqué, and A. Zingone (2010), Plankton in the open Mediterranean Sea: a review, *Biogeosciences*, *7*(5), 1543–1586, doi:10.5194/bg-7-1543-2010.
- Smith, R. O., H. L. Bryden, and K. Stansfield (2008), Observations of new western Mediterranean deep water formation using Argo floats 2004? 2006, *Ocean Sci.*, *4*(2), 133–149, doi:10.5194/os-4-133-2008.
- Somot, S., F. Sevault, and M. Déqué (2006), Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea for the twenty-first century using a high-resolution ocean circulation model, *Clim. Dyn.*, *27*(7–8), 851–879.
- Somot, S. et al. (2016), Characterizing, modelling and understanding the climate variability of the deep water formation in the North-Western Mediterranean Sea, *Clim. Dyn.*, 1–32, doi:10.1007/s00382-016-3295-0.
- Stabholz, M. et al. (2013), Impact of open-ocean convection on particle fluxes and sediment dynamics in the deep margin of the Gulf of Lions, *Biogeosciences*, *10*(2), 1097–1116, doi:10.5194/BG-10-1097-2013.
- Steele, J., and C. Yentsch (1960), The vertical distribution of chlorophyll, *J. Mar. Biol.*
- Sverdrup, H. U. (1953), On conditions for the vernal blooming of phytoplankton, *J. du Cons.*, *18*(3), 287–295.
- Takahashi, T., S. Sutherland, and C. Sweeney (2002), Global sea–air CO₂ flux based on climatological surface ocean pCO₂, and seasonal biological and temperature effects, *Deep Sea Res.*
- Taylor, J. R., and R. Ferrari (2011), Shutdown of turbulent convection as a new criterion for the onset of spring phytoplankton blooms,
- Testor, P., G. Meyers, C. Pattiaratchi, R. Bachmayer, D. Hayes, S. Pouliquen, L. Petit de la Villeon, T. Carval, A. Ganachaud, and L. Gourdeau (2010), Gliders as a component of future observing systems,
- The Mermex Group (2011), Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean, *Prog. Oceanogr.*, *91*(2), 97–166, doi:10.1016/j.pcean.2011.02.003.
- Thomalla, S. J., M.-F. Racault, S. Swart, and P. M. S. Monteiro (2015), High-resolution view of the spring bloom initiation and net community production in the Subantarctic Southern Ocean using glider data, *ICES J. Mar. Sci. J. du Cons.*, fsv105.
- Thomson, R. E., and I. V. Fine (2003), Estimating Mixed Layer Depth from Oceanic Profile Data, *J. Atmos. Ocean. Technol.*, *20*(2), 319–329, doi:10.1175/1520-426(2003)020<0319:EMLDFO>2.0.CO;2.
- Thorpe, R. B., and G. R. Bigg (2000), Modelling the sensitivity of Mediterranean Outflow to anthropogenically forced climate change, *Clim. Dyn.*, *16*(5), 355–368.
- Thyssen, M., G. J. Grégori, J.-M. Grisoni, M. L. Pedrotti, L. Mousseau, L. F. Artigas, S. Marro, N. Garcia, O. Passafiume, and M. J. Denis (2014), Onset of the spring bloom in the northwestern Mediterranean Sea: influence of environmental pulse events on the in situ hourly-scale dynamics of the phytoplankton community structure, *Front. Microbiol.*, *5*(387), 10.3389.

- Le Traon, P.-Y., F. D'Ortenzio, M. Babin, H. Claustre, S. Pouliquen, S. Le Reste, V. Thierry, P. Brault, M. Guigue, and M. Le Menn (2012), NAOS: preparing the new decade for Argo, *Mercat. Ocean. Q. Newsl.*, (45), 3–4.
- Tsiaras, K. P., V. H. Kourafalou, D. E. Raitsos, G. Triantafyllou, G. Petihakis, and G. Korres (2012), Inter-annual productivity variability in the North Aegean Sea: influence of thermohaline circulation during the Eastern Mediterranean Transient, *J. Mar. Syst.*, 96, 72–81, doi:10.1016/j.jmarsys.2012.02.003.
- Tsiaras, K. P., G. Petihakis, V. H. Kourafalou, and G. Triantafyllou (2014), Impact of the river nutrient load variability on the North Aegean ecosystem functioning over the last decades, *J. Sea Res.*, 86, 97–109, doi:10.1016/j.seares.2013.11.007.
- Uitz, J., H. Claustre, A. Morel, and S. B. Hooker (2006), Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll, *J. Geophys. Res.*, 111(C8), C08005, doi:10.1029/2005JC003207.
- Uitz, J., D. Stramski, B. Gentili, F. D'Ortenzio, and H. Claustre (2012), Estimates of phytoplankton class specific and total primary production in the Mediterranean Sea from satellite ocean color observations, *Global Biogeochem. Cycles*, 26(2), GB2024, doi:10.1029/2011GB004055.
- Ulses, C., P.-A. Auger, K. Soetaert, P. Marsaleix, F. Diaz, L. Coppola, M. J. Herrmann, F. Kessouri, and C. Estournel (2016), Budget of organic carbon in the North-Western Mediterranean Open Sea over the period 2004–2008 using 3-D coupled physical-biogeochemical modeling, *J. Geophys. Res. Ocean.*, doi:10.1002/2016JC011818.
- Vandromme, P., L. Stemmann, L. Berline, S. Gasparini, L. Mousseau, F. Prejger, O. Passafiume, J.-M. Guarini, and G. Gorsky (2011), Inter-annual fluctuations of zooplankton communities in the Bay of Villefranche-sur-mer from 1995 to 2005 (Northern Ligurian Sea, France), *Biogeosciences*, 8(11), 3143–3158, doi:10.5194/bg-8-3143-2011.
- Videau, C., A. Sournia, L. Prieur, and M. Fiala (1994), Phytoplankton and primary production characteristics at selected sites in the geostrophic Almeria-Oran front system (SW Mediterranean Sea), *J. Mar. Syst.*, 5(3), 235–250, doi:10.1016/0924-7963(94)90049-3.
- Vidussi, F., H. Claustre, and B. Manca (2001), Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter, *J.*
- Volk, T., and M. I. Hoffert (1985), Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes, pp. 99–110, American Geophysical Union.
- Volpe, G., B. B. Nardelli, P. Cipollini, R. Santoleri, and I. S. Robinson (2012), Seasonal to interannual phytoplankton response to physical processes in the Mediterranean Sea from satellite observations, *Remote Sens. Environ.*, 117, 223–235.
- Ward, B. A., S. Dutkiewicz, O. Jahn, and M. J. Follows (2012), A size-structured food-web model for the global ocean, *Limnol. Oceanogr.*, 57(6), 1877–1891, doi:10.4319/lo.2012.57.6.1877.
- Werdell, P., and S. Bailey (2005), An improved in-situ bio-optical data set for ocean color algorithm development and satellite data product validation, *Remote Sens. Environ.*
- Williams, R. G., and M. J. Follows (2003), Physical transport of nutrients and the maintenance of biological production, in *Ocean Biogeochemistry: a JGOFS Synthesis*, pp. 19–51, Springer Berlin Heidelberg.
- Williams, R. G., A. J. McLaren, and M. J. Follows (2000), Estimating the convective supply of nitrate and implied variability in export production over the North Atlantic, *Global Biogeochem. Cycles*, 14(4), 1299–1313.
- Wilson, C., and V. Coles (2005), Global climatological relationships between satellite biological and physical observations and upper ocean properties, *J. Geophys. Res. Ocean.*
- Wüst, G. (1961), On the vertical circulation of the Mediterranean Sea, *J. Geophys. Res.*, 66(10), 3261–3271, doi:10.1029/JZ066i010p03261.

Xing, X., H. Claustre, S. Blain, F. D'Ortenzio, D. Antoine, J. Ras, and C. Guinet (2012), Quenching correction for in vivo chlorophyll fluorescence acquired by autonomous platforms: A case study with instrumented elephant seals in the Kerguelen region (Southern Ocean), *Limnol. Ocean. Methods*, 10, 483–495.

Yentsch, C., and J. Garside (1986), *Patterns of phytoplankton abundance and biogeography*.

Zielinski, O., D. Voß, B. Saworski, B. Fiedler, and A. Körtzinger (2011), Computation of nitrate concentrations in turbid coastal waters using an in situ ultraviolet spectrophotometer, *J. Sea Res.*, 65(4), 456–460.

Annexe 1

Supporting Information for :

Impacts of the deep convection on the phytoplankton blooms in temperate seas: a multiplatform approach over a complete annual cycle (2012-2013 DEWEX experiment)



[Journal of Geophysical Research: Oceans]

Supporting Information for

[Impacts of the deep convection on the phytoplankton blooms in temperate seas: a multiplatform approach over a complete annual cycle (2012-2013 DEWEX experiment)]

[Nicolas Mayot¹, Fabrizio D'Ortenzio¹, Vincent Taillandier¹, Louis Prieur¹, Orens Pasqueron de Fommervault¹, Hervé Claustre¹, Anthony Bosse², Pierre Testor² and Pascal Conan³]

[¹Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, INSU-CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), 181 Chemin du Lazaret, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

²Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS-IRD-MNHN, Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentation et Approches Numériques (LOCEAN), IPSL, 75252 Paris, France.

³Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie Microbienne (LOMIC), Observatoire Océanologique, 66650 Banyuls-sur-mer, France.]

Contents of this file

Figures S1 to S2

Introduction

This supporting information document contains two supplementary figures.

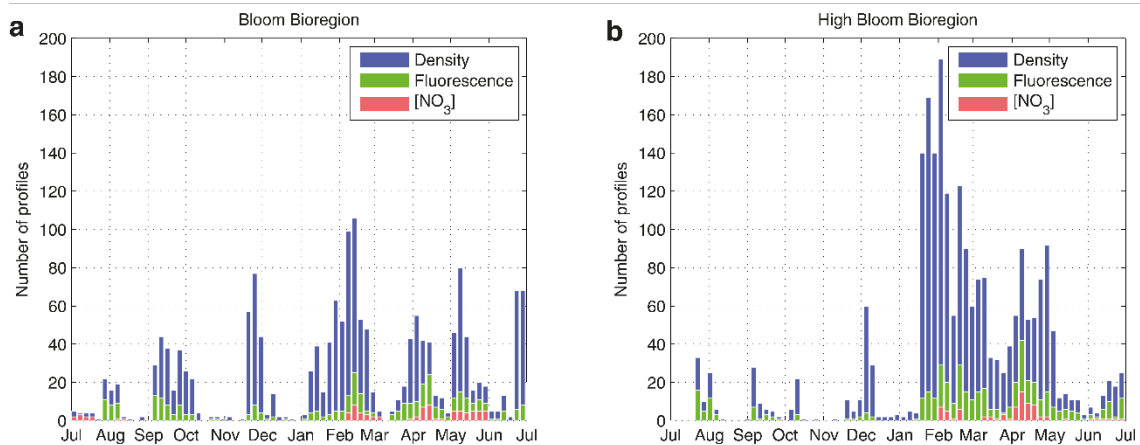


Figure S1. Temporal distribution (five days bin intervals) of the number of available density, fluorescence and [NO₃] profiles, from July 2012 to July 2013, (a) for the “Bloom” and (b) “High Bloom” bioregions.

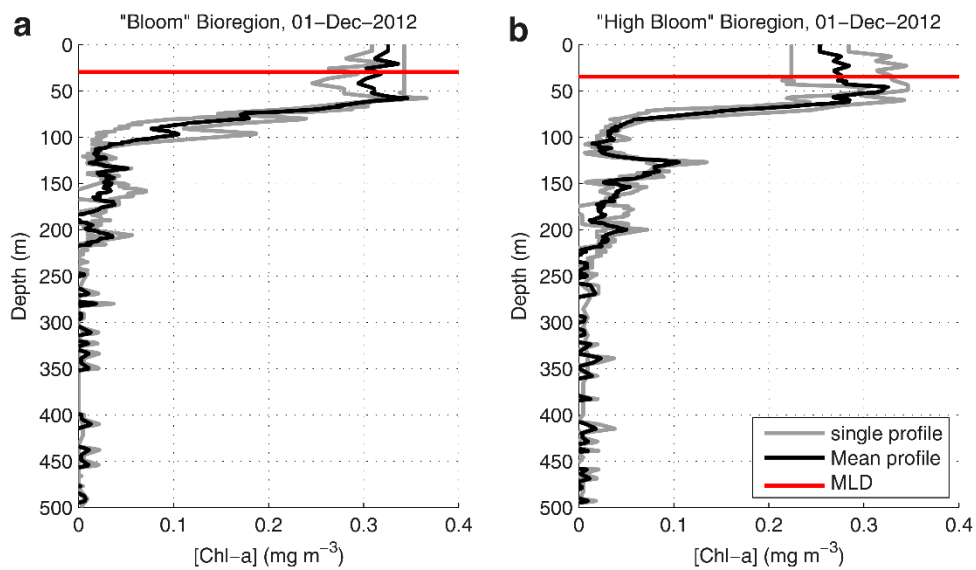


Figure S2. [Chl-a] profiles realized the 1st December 2012, (a) in the “Bloom” and (b) “High Bloom” bioregions. The dark profile represents the mean profile calculated from the single profiles in grey. The red line represents the mean MLD.

Annexe 2

Supporting Information for :

**Influence of the phytoplankton community structure on the
spring and annual primary production in the North-Western
Mediterranean Sea**



[Journal of Geophysical Research: Oceans]

Supporting Information for

[Influence of the phytoplankton community structure on the spring and annual primary production in the North-Western Mediterranean Sea]

[Nicolas Mayot¹, Fabrizio D'Ortenzio¹, Julia Uitz¹, Bernard Gentili¹, Joséphine Ras¹, David Antoine^{1,2} and Hervé Claustre¹]

[¹Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, INSU-CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV), 181 Chemin du Lazaret, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

²Remote Sensing and Satellite Research Group, Department of Physics, Astronomy and Medical Radiation Sciences, Curtin University, Perth, Western Australia, Australia]

Contents of this file

This supporting information document contains the description of the bio-optical primary production model used.

Introduction

To estimate the phytoplankton carbon production, the bio-optical primary production model of *Morel* [1991] is used. The principle of the model is to estimate the primary production (P) from a [Chl-a] profile measured, integrated between the surface to the depth of the productive layer (D, 1.5*Z_{eu}), in the duration of the day (L) and in the limits of the photosynthetic domain (λ₁-λ₂, 400 and 700 nm) with,

$$P = 12 \int_0^D \int_0^L \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} \text{PAR}(z, t, \lambda) [\text{Chl} - a](z, t) a^*(z, t, \lambda) \phi_c(z, t, \lambda) dZ dt d\lambda \quad (1)$$

With PAR (mol quanta m⁻² s⁻¹) the photosynthetically available radiation, [Chl-a] (g m⁻³) the chlorophyll-*a* concentration measured, a* (m⁻² [g Chl]⁻¹) the chlorophyll-specific absorption coefficient of phytoplankton, φ_c (mol C [mol quanta]⁻¹) the quantum yield of carbon fixation and 12 a factor to convert the mol of carbon into gram of carbon (g C). Here, the temporal dependency of the [Chl-a], a* and φ_c is not considered, their values will be considered similar for all the day, and a daily average of PAR (mol quanta m⁻² d⁻¹) retrieve from satellite is used, and propagated along the water column with a spectral attenuation coefficient of downwelling irradiance derive from the [Chl-a] profile measured [*Morel*, 1988].

By convention the photosynthesis rate (P) is normalized with respect to the phytoplankton biomass, P^B (here the [Chl-a] is used as a proxy of the biomass). Then, for a day and at a certain depth (z) the primary production can be obtain as,

$$P(z) = [\text{Chl} - a](z) \times P^B(z) \quad (2a)$$

$$P^B(z) = 12 \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} \text{PAR}(z, \lambda) a^*(z, \lambda) \phi_c(z, \lambda) d\lambda \quad (2b)$$

In the model of *Morel* [1991], the $a^*(\lambda)$ can be estimated from two parameters, its maximal value (a_{\max}^*) and its value normalized by its maximum value ($A^*(\lambda)$). This allows to use the photosynthetically usable radiation (PUR) rather than the PAR,

$$\text{PUR}(z) = (a_{\max}^*(z))^{-1} \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} \text{PAR}(z, \lambda) a^*(z, \lambda) d\lambda = \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} \text{PAR}(z, \lambda) A^*(z, \lambda) d\lambda \quad (3)$$

Therefore from the previous equation (3), P^B can be expressed as,

$$P^B(z) = 12 \text{PUR}(z) a_{\max}^*(z) \int_{\lambda_1}^{\lambda_2} \phi_c(z, \lambda) d\lambda \quad (5)$$

The action spectrum of the photosynthesis is also considered similar to the absorption spectrum [*Lewis et al.*, 1985]. Then, the wavelength dependency of ϕ_c is ignored, and its value is considered proportional to the amount of light usable by the phytoplankton (i.e. PUR). The ϕ_c is then determined according to its maximal value ($\phi_{c\max}$) and a factor represented by a function $f(x)$ defined in the interval $[1; 0]$, $\phi_c = \phi_{c\max} f(x)$. This function should depend on the total usable radiation PUR, and allows that the carbon fixation is maximum when x (the light level) tends to 0, and decrease towards 0 when x tends to infinity. For this, the formulation of [*Platt et al.*, 1980] is selected, with x that represents the light (PUR) in a dimensionless unit (normalized PUR),

$$x = \frac{\text{PUR}}{\text{KPUR}} \quad (6a)$$

$$f(x) = x^{-1} (1 - e^{-x}) e^{-\beta x} \quad (6b)$$

With KPUR (same unit as PUR) the light level at which the light-saturated regime starts, derived from the photosynthesis versus irradiance curve ("P vs I" curve, **Fig. 1**), and β ($\text{g C} [\text{g Chl}]^{-1} \text{h}^{-1} [\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}]^{-1}$) a parameter that allows a photoinhibition parametrization. Now, P^B can be expressed as,

$$P^B(z) = 12 a_{\max}^*(z) \phi_{c\max} \text{KPUR} [x \cdot f(x)] = \text{KPUR} \alpha^B [x \cdot f(x)] \quad (7)$$

With $[x \cdot f(x)]$ representing the normalized " P^B vs I" curve, and α^B ($\text{g C} [\text{g Chl-a}]^{-1} \text{h}^{-1} [\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}]^{-1}$) the initial angle of the curve. One of the key parameters of this curve is the maximum rate of carbon fixation (P_{\max}^B),

$$P_{\max}^B = \text{KPUR} a_{\max}^* 12 \phi_{c\max} [x \cdot f(x)]_{\max} \quad (8)$$

with $[x \cdot f(x)]_{\max} = \beta^\beta (1 + \beta)^{-(1 + \beta)}$ for $x = \log((1 + \beta)/\beta)$.

Annexe 3

Biard et al. (2016), In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean.

LETTER

doi:10.1038/nature17652

In situ imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean

Tristan Biard^{1,2}, Lars Stemann², Marc Picheral², Nicolas Mayot², Pieter Vandromme³, Helena Hauss³, Gabriel Gorsky², Lionel Guidi², Rainer Kiko³ & Fabrice Not¹

Planktonic organisms play crucial roles in oceanic food webs and global biogeochemical cycles^{1,2}. Most of our knowledge about the ecological impact of large zooplankton stems from research on abundant and robust crustaceans, and in particular copepods^{3,4}. A number of the other organisms that comprise planktonic communities are fragile, and therefore hard to sample and quantify, meaning that their abundances and effects on oceanic ecosystems are poorly understood. Here, using data from a worldwide *in situ* imaging survey of plankton larger than 600 μm , we show that a substantial part of the biomass of this size fraction consists of giant protists belonging to the Rhizaria, a super-group of mostly fragile unicellular marine organisms that includes the taxa Phaeodaria and Radiolaria (for example, orders Collodaria and Acantharia). Globally, we estimate that rhizarians in the top 200 m of world oceans represent a standing stock of 0.089 Pg carbon, equivalent to 5.2% of the total oceanic biota carbon reservoir⁵. In the vast oligotrophic intertropical open oceans, rhizarian biomass is estimated to be equivalent to that of all other mesozooplankton (plankton in the size range 0.2–20 mm). The photosymbiotic association of many rhizarians with microalgae may be an important factor in explaining their distribution. The previously overlooked importance of these giant protists across the widest ecosystem on the planet⁶ changes our understanding of marine planktonic ecosystems.

Oceanic ecosystems are inhabited by a variety of planktonic organisms spanning a wide size range, from nanometres (viruses) to metres

(for example, certain jellyfish). By feeding on small plankton, large zooplankton link primary production to higher trophic levels through the marine food web⁷ and affect carbon export and remineralization to deep oceans by producing fast-sinking particles (fecal pellets and dead bodies)⁸. Most of our knowledge of large zooplankton is based on studies of crustacea such as copepods and euphausiids^{3,4} that are abundant, important for the function of planktonic ecosystems, robust and relatively easy to collect with standard methods such as plankton net tows. As a result, the zooplankton compartment in ecosystem and biogeochemical models is often exclusively represented by the physiological characteristics of copepods⁹.

In contrast, the biology and ecology of planktonic Rhizaria, one of the main eukaryotic super-kingdoms, has been largely unexplored¹⁰. Rhizarians include small unicellular organisms such as Chlorarachniophyta and heterotrophic Cercozoa along with a wealth of larger cells, ranging in size from a few hundred micrometres to several centimetres and belonging to taxonomic groups such as the Radiolaria, Foraminifera and Phaeodaria. These giant (compared to the size of the vast majority of single-celled plankton) protists are predators, but some species are mixotrophs, hosting obligate intracellular microalgal symbionts (photosymbionts)¹¹. Most rhizarians produce mineral skeletons of calcium carbonate (Foraminifera) or silicate (polycystine radiolarians) that are often well preserved in marine sediments, making this group a focus for the development of paleoproxies¹². Others, such as Phaeodaria, Collodaria and Acantharia, possess more delicate

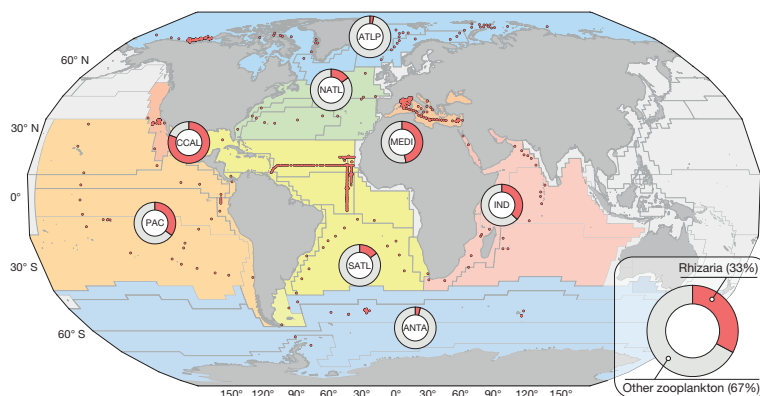


Figure 1 | Worldwide contribution of giant Rhizaria to zooplankton communities (>600 μm) in the top 500 m of the water column. Underwater Vision Profiler sampling stations are represented by red dots (694 stations; Extended Data Table 1). Relative contributions of the depth-integrated abundances are shown for the Rhizaria (red) and other

zooplankton (grey) as seen and quantified by UVP5. Bottom right panel, global average contribution for each group considered. Contributions are geographically divided according to Longhurst's Biomes and Provinces³⁰ (numerical values are shown in Extended Data Table 2a). Map made with Natural Earth data (<http://www.naturalearthdata.com>).

¹Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS, Laboratoire Adaptation et Diversité en Milieu Marin UMR7144, Station Biologique de Roscoff, 29688 Roscoff, France. ²Sorbonne Universités, UPMC Université Paris 06, CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV) UMR7093, Observatoire Océanologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France. ³GEOMAR Helmholtz Centre for Ocean Research Kiel, Wischhofstrasse 1–3, 24148 Kiel, Germany.

RESEARCH LETTER

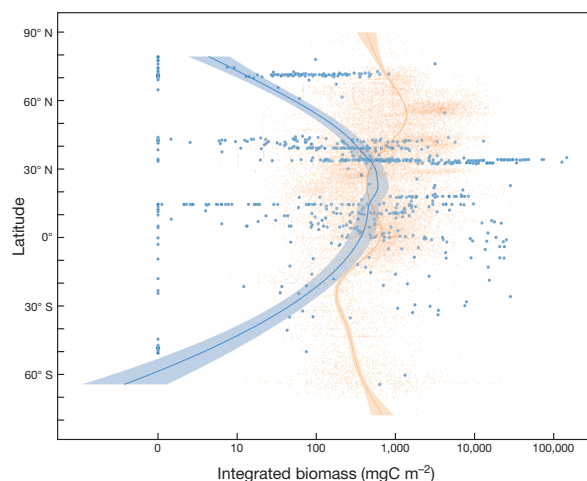


Figure 2 | Latitudinal distribution of depth-integrated biomass (0–200 m depth) of Rhizaria (blue, *in situ* optical assessment, this study; 848 sampling stations) and mesozooplankton (orange, plankton net-based assessments³¹; 26,918 samples). Loess regressions with polynomial fitting were computed to illustrate the latitudinal patterns. Shaded areas represent 95% confidence intervals. Biomass is plotted on a logarithmic scale.

skeletons and are not preserved in marine sediment records^{13,14}. A number of studies, ranging from sediment trap to environmental molecular surveys^{15–17}, have suggested that the Rhizaria are important for present-day oceanic ecosystems. Recent qualitative results from the *Tara* Oceans expedition demonstrated that the Collodaria, which are mainly large colonial rhizarians, are important components of plankton community structure¹⁸ and are significantly correlated with downward fluxes of carbon¹⁹. However, unlike crustacean plankton, which can be easily collected, delicate rhizarians are severely damaged by plankton nets, and other rhizarians, such as Acantharia, eventually dissolve upon preservation in regular fixatives (for example, formalin). Rhizaria are therefore inconsistently sampled^{13,14,20,21} and their global distribution and role in the ecosystem are not well understood. Although they are known to be abundant in specific areas of the oceans^{14,20,22}, their contribution to plankton communities has never been assessed on a global scale.

Using a non-destructive *in situ* imaging system (Underwater Vision Profiler; UVP5)²³, we quantified the respective contributions of Rhizaria and other zooplankton larger than 600 μm (meso- and macro-zooplankton, excluding smaller components of the plankton community) in a variety of pelagic ecosystems (Fig. 1, Extended Data Table 1 and Extended Data Fig. 1). Worldwide, in the upper 500 m of the water column, rhizarians comprised on average 33% of zooplankton observed (Fig. 1). Giant Rhizaria were more abundant in the large inter-tropical oceanic basins, the Mediterranean Sea, and the coastal upwelling off California, where they represented on average 35%, 47% and 81%, respectively, of zooplankton observed (Extended Data Table 2).

When converted to carbon biomass, the contribution of Rhizaria was highest between approximately 40° N and 20° S and was similar to the biomass of meso-zooplankton in the same latitudinal range⁵ (Fig. 2 and Extended Data Table 3). Overall, we estimate that the biomass of Rhizaria larger than 600 μm represents a standing stock of 0.089 Pg of carbon in the upper 200 m of the water column of the world ocean (Table 1). This biologically active carbon reservoir represents 29% of the combined meso- and macro-zooplankton biomass and 5.2% of the total oceanic biota carbon standing stock (Table 1). Despite the intrinsic uncertainties associated with such global assessments⁵, these values are consistent with previous estimates based on local studies²⁰.

The four main categories of Rhizaria discriminated in our analysis (Acantharia, Collodaria, Phaeodaria, and other Rhizaria; Extended Data Figs 2–4) exhibited distinct latitudinal biomass distributions (Extended Data Fig. 5). Overall, Phaeodaria and Collodaria were the most important contributors to rhizarian biomass, and Acantharia occurred at consistently low levels. However, most acantharian species are smaller than 600 μm and were therefore not quantified by our approach. The highest biomass of Collodaria and Acantharia occurred at low latitudes, whereas the biomass of Phaeodaria and other Rhizaria was more evenly distributed, suggesting that these orders of Rhizaria show distinct ecological preferences. In addition to latitudinal patterns, there was also a significant shift in taxonomic composition with depth (Fig. 3). In the top 100 m of the water column, photosymbiotic Collodaria contributed most to rhizarian biomass (Fig. 3a). Below, in the twilight zones of the oceans (depth 100–500 m), the asymbiotic phaeodarians were the most important contributors to rhizarian biomass at all latitudes (Fig. 3b). Considering that all Collodaria and most Acantharia investigated so far harbour symbiotic microalgae^{13,14,24}, we estimated that these groups typically contribute 0.18% (0.17% for Collodaria and 0.01% for Acantharia) of total primary production in oligotrophic waters (Extended Data Table 4). Only one study, performed in the oligotrophic Sargasso Sea, has estimated the contribution of Rhizaria to total primary production; this study showed that large photosymbiotic Rhizaria could account for 0.1–0.4% of total primary production²⁵. Even though the contribution of large photosymbiotic Rhizaria to total primary production is rather low, it occurs in the large size fraction, representing primary production directly available to large consumers and thereby shortcutting trophic levels of marine food webs¹⁴. Our sampling was restricted to organisms >600 μm and therefore excluded the abundant smaller species of rhizarians²⁴ and the top 5 m of the water column, where rhizarians can be highly abundant^{14,24,25}. Our estimates of rhizarian abundance and biomass should therefore be considered as conservative and further efforts are required to refine the emerging image of the global rhizarian contribution to biomass, primary productivity and other biogeochemical processes in the oceans.

The previously overlooked contribution of giant rhizarian biomass to plankton communities changes our perception of the oligotrophic tropical oceans. These oceans represent one of the largest ecosystems on the planet, occupying nearly 40% of the Earth's surface⁶, and are important biomes for the functioning of the biosphere. The use of appropriate tools provides new insights into global zooplankton community structure in the ocean, for instance, demonstrating that the

Table 1 | Carbon standing stock of giant Rhizaria in the 0–100, 0–200 and 0–500 m depth layers of the oceans

Depth layer (m)	Number of sampling stations	Rhizarian integrated biomass (mg C m ⁻²)				Global rhizarian biomass (Pg C)	Contribution to global:		
		Min	Max	Median	IQR		Carbon standing stock	Biomass of meso- and macro-zooplankton	Biomass of meso-zooplankton
0–100	877	0	23,910	34.43	247	0.012	-	-	-
0–200	848	0	146,400	245	1,219	0.089	5.2% (0.6–22%)	29% (4–68%)	31% (5–69%)
0–500	694	0	115,091	564	1,608	0.204	-	-	-

Estimates of global giant rhizarian carbon biomass were derived from median values assuming an ocean surface of $3.61 \times 10^{14} \text{ m}^2$. Giant rhizarian biomass contributions to global carbon and meso- and macro-zooplankton standing stocks were calculated on the basis of the median values for the 0–200 m depth layer (that is, only matching data available globally) published in ref. 5. The ranges of contribution were computed using the first and third quartiles of rhizarian integrated biomass. IQR, interquartile range. Global biomass estimates are expressed in petagrams of carbon (1 Pg = 10^{15} g). Detailed computational processes are provided in the Methods.

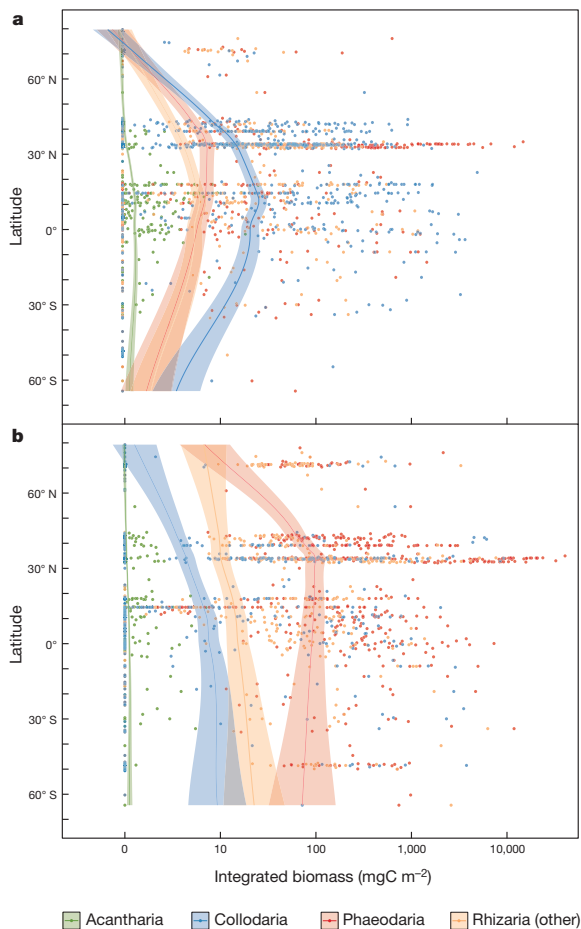


Figure 3 | Latitudinal distribution of depth integrated biomass ($\text{mg carbon (mg C) m}^{-2}$) for the different rhizarian taxa identified. a, Biomass integrated in the top 100 m of the water column (877 sampling stations). b, Biomass integrated between 100 and 500 m depth (694 sampling stations). Latitudinal trends are represented by computing Loess regressions with a polynomial fitting. Shaded areas represent 95% confidence intervals.

abundance of photosymbiotic Rhizaria declines less markedly than that of other, non-photosymbiotic, zooplankton along a trophic gradient (Extended Data Fig. 6), and thus emphasizing the idea that photosymbiosis allows these large organisms to thrive in otherwise hostile oligotrophic environments^{11,26}. To date, large rhizarians have been omitted from biogeochemical flux budgets, but they may be efficient vectors for fluxes to the deep ocean via both primary production and vertical flux and could be important components of the biological pump¹⁵. Along with other cryptic, fragile and transparent creatures such as gelatinous plankton organisms, whose abundance probably remains poorly quantified²¹, rhizarians may thus contribute to carbon budgets in the dark mesopelagic ocean. The measured activity of microbial remineralization in the dark mesopelagic ocean exceeds the estimated carbon input, emphasizing the need to understand the synergy between microbes and large zooplankton to understand the processes that control the oceanic carbon sink^{27,28}. Along with better spatio-temporal descriptions of the occurrence of specific taxa (for example, Phaeodaria in the California coastal upwelling), accurate estimates of poorly known processes such as grazing, growth and biomineralization of Rhizaria and the photophysiology and carbon fixation of their symbionts are

required to allow us to include this significant component of the oceanic biota in ecological and biogeochemical models at both local and global scales.

Online Content Methods, along with any additional Extended Data display items and Source Data, are available in the online version of the paper; references unique to these sections appear only in the online paper.

Received 11 May 2015; accepted 10 March 2016.

Published online 20 April 2016.

- Behrenfeld, M. J. *et al.* Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* **444**, 752–755 (2006).
- Beaugrand, G., Edwards, M. & Legendre, L. Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 10120–10124 (2010).
- Buitenhuis, E. *et al.* Biogeochemical fluxes through mesozooplankton. *Glob. Biogeochem. Cycles* **20**, GB2003 (2006).
- Rombouts, I. *et al.* Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proc. R. Soc. Lond. B* **276**, 3053–3062 (2009).
- Buitenhuis, E. T. *et al.* MAREDAT: towards a world atlas of MARine Ecosystem DATA. *Earth Syst. Sci. Data* **5**, 227–239 (2013).
- Polovina, J. J., Howell, E. A. & Abecassis, M. Ocean's least productive waters are expanding. *Geophys. Res. Lett.* **35**, L03618 (2008).
- Banase, K. Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES J. Mar. Sci.* **52**, 265–277 (1995).
- Wilson, S. E., Ruhl, H. A. & Smith, K. L. Zooplankton fecal pellet flux in the abyssal northeast Pacific: A 15 year time-series study. *Limnol. Oceanogr.* **58**, 881–892 (2013).
- Le Quéré, C. *et al.* Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Glob. Change Biol.* **11**, 2016–2040 (2005).
- Burki, F. & Keeling, P. J. Rhizaria. *Curr. Biol.* **24**, R103–R107 (2014).
- Stoecker, D. K., Johnson, M. D., de Vargas, C. & Not, F. Acquired phototrophy in aquatic protists. *Aquat. Microb. Ecol.* **57**, 279–310 (2009).
- De Wever, P., Dumitrica, P., Caulet, J. P., Nigrini, C. & Caridroit, M. *Radiolarians in the Sedimentary Record* (Taylor & Francis, 2001).
- Suzuki, N. & Not, F. in *Marine Protists* (eds Ohtsuka, S., Suzuki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. & Not, F.) 179–222 (Springer Japan, 2015).
- Anderson, O. R. *Radiolaria* (Springer, 1983).
- Lampitt, R. S., Salter, I. & Johns, D. Radiolaria: Major exporters of organic carbon to the deep ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* **23**, GB1010 (2009).
- Fontanez, K. M., Eppley, J. M., Samo, T. J., Karl, D. M. & DeLong, E. F. Microbial community structure and function on sinking particles in the North Pacific Subtropical Gyre. *Front. Microbiol.* **6**, 469 (2015).
- de Vargas, C. *et al.* Eukaryotic plankton diversity in the sunlit global ocean. *Science* **348**, 1261605 (2015).
- Lima-Mendez, G. *et al.* Top-down determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* **348**, 1262073 (2015).
- Guidi, L. *et al.* Plankton community and gene networks associated with carbon export in the global ocean. *Nature* (in the press).
- Dennett, M. R., Caron, D. A., Michaels, A. F., Gallager, S. M. & Davis, C. S. Video plankton recorder reveals high abundances of colonial Radiolaria in surface waters of the central North Pacific. *J. Plankton Res.* **24**, 797–805 (2002).
- Remsen, A., Hopkins, T. L. & Samson, S. What you see is not what you catch: a comparison of concurrently collected net, Optical Plankton Counter, and Shadowed Image Particle Profiling Evaluation Recorder data from the northeast Gulf of Mexico. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **51**, 129–151 (2004).
- Stemmann, L. *et al.* Global zoogeography of fragile macrozooplankton in the upper 100–1000 m inferred from the underwater video profiler. *ICES J. Mar. Sci.* **65**, 433–442 (2008).
- Picheral, M. *et al.* The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *Limnol. Oceanogr. Methods* **8**, 462–473 (2010).
- Michaels, A. F. Vertical distribution and abundance of Acantharia and their symbionts. *Mar. Biol.* **97**, 559–569 (1988).
- Caron, D. A., Michaels, A. F., Swanberg, N. R. & Howse, F. A. Primary productivity by symbiont-bearing planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda. *J. Plankton Res.* **17**, 103–129 (1995).
- Taylor, F. J. R. in *The Ecology of Marine Protozoa* (ed. Capriulo, G. M.) 323–340 (Oxford Univ. Press, 1990).
- Hernld, G. J. & Reinthaler, T. Microbial control of the dark end of the biological pump. *Nature Geosci.* **6**, 718–724 (2013).
- Giering, S. L. C. *et al.* Reconciliation of the carbon budget in the ocean's twilight zone. *Nature* **507**, 480–483 (2014).
- Pesant, S. *et al.* Tara Oceans Data: A sampling strategy and methodology for the study of marine plankton in their environmental context. *Sci. Data* **2**, 150023 (2015).
- Longhurst, A. *Ecological Geography of the Sea* (Academic, 2010).
- Moriarty, R. & O'Brien, T. D. Distribution of mesozooplankton biomass in the global ocean. *Earth Syst. Sci. Data* **5**, 45–55 (2013).

RESEARCH LETTER

Acknowledgements Thanks to J.-O. Irisson for help with the R language and statistical analysis and I. Probert and J. Dolan for comments and English proofreading. The following people were involved in cruise organization: T. Moutin (BOUM), M. Landry and M. Ohman (CCE LTER), S. Blain (KEOPS II), V. Smetacek and W. Naqvi (LOHAFEX), J. Karstensen (M96), M. Babin (Malina), L. Coppola (Moose GE), P. Brandt (MSM22) and M. Visbeck (MSM23). The following people were involved in plankton image sorting: L. Burdorf (CNRS LOV), C. Desnos (CNRS LOV), A. Forest (Tackuvit), G. IdAoud (CNRS LOV), M. P. Jouandet (MIO Pytheas), J. Poulain (CEA), J. Baptiste Romagnan (CNRS LOV), F. Roullier (CNRS LOV), S. Searson (CNRS LOV), B. Serranito (EBMA-PROTEE) and N. Vasset (CNRS LOV). This study is a contribution from the CCE-LTER program, supported by the U.S. National Science Foundation. For the *Tara* Oceans expedition we thank the CNRS (in particular Groupement de Recherche GDR3280), European Molecular Biology Laboratory (EMBL), Genoscope/CEA, VIB, Stazione Zoologica Anton Dohrn, UNIMIB, Fund for Scientific Research – Flanders, Rega Institute, KU Leuven and the French Ministry of Research. We also thank A. Bourgois and E. Bourgois, the Veolia Environment Foundation, Région Bretagne, Lorient Agglomération, World Courier, Illumina, the EDF Foundation, FRB, the Prince Albert II de Monaco Foundation, the *Tara* schooner and its captains and crew. We are also grateful to the French Ministry of Foreign Affairs for supporting the expedition and to the countries who granted sampling permission. *Tara* Oceans would not exist without continuous support from 23 institutes (<http://oceans.taraexpeditions.org>). The authors further declare that all data reported herein are fully and freely available from the date of publication,

with no restrictions, and that all of the samples, analyses, publications, and ownership of data are free from legal entanglement or restriction of any sort by the various nations in whose waters the *Tara* Oceans expedition sampled. Data described herein are available at PANGAEA (<http://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.842227>), and the data release policy regarding future public release of *Tara* Oceans data is described in ref. 29. Funding was from DESIR project Emergence-UPMC from Université Pierre et Marie Curie, JST-CNRS exchange program, CHAIRE CNRS/UPMC Vision, Investissements d'Avenir' programmes OCEANOMICS (ANR-11-BTBR-0008), DFG through SFB754 (GEOMAR and Kiel University) and Future Ocean (Kiel University and GEOMAR). This article is contribution number 38 from *Tara* Oceans.

Author Contributions F.N. and L.S. designed the study. M.P., T.B., R.K., P.V., H.H., N.M. and G.G. acquired and extracted raw data. T.B. produced the morphological classification of the rhizarian UVP images. T.B., L.S. and L.G. performed statistical analyses. R.K. and T.B. calculated the primary production contributions. F.N. and T.B. wrote the manuscript and produced display items. L.S., R.K., L.G., M.P., H.H. and G.G. discussed the results and commented on the manuscript.

Author Information Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints. The authors declare no competing financial interests. Readers are welcome to comment on the online version of the paper. Correspondence and requests for materials should be addressed to L.S. (stemmann@obs-vlfr.fr) or F.N. (not@sb-roscoff.fr).

METHODS

Sampling sites. Rhizarian distribution was observed with the Underwater Vision Profiler 5 (UVP5) deployed at 877 stations distributed across all oceans (11 cruises corresponding to 1,454 profiles). Out of these stations, 694 were sampled down to 500 m depth (Fig. 1 and Extended Data Table 1). Stations encompassed regions with a broad range of oceanographic structures (upwelling, boundary currents, large tropical gyres, etc.) from oligotrophic to eutrophic ecosystems. Sampling effort occurred throughout the year between 2008 and 2013 and covered latitudes from 65° S to 75° N. The majority of stations (72%) were sampled between 5° S and 40° N (Extended Data Fig. 1).

UVP5 deployments and raw data collection. The UVP5 images large plankton (equivalent spherical diameter, ESD > 600 µm; ref. 23). The UVP5 sampling volume varied from 0.5 to 1 l and images were recorded every 5 to 20 cm along vertical profiles, leading to an observed volume of 5 m³ for a 500 m depth profile. Mounted on a CTD rosette frame, the UVP5 starts recording below 5 m, ultimately leading to an underestimation in the quantification of objects just beneath the sea surface. Images produced by the UVP5 were extracted using the ZooProcess software³². For all objects, the major and minor axes of the best fitting ellipses were measured. A computer-assisted method was used to classify all organisms. Image identification was possible for objects larger than 600 µm. All images (total number ~1.8 million) were checked by experts to discriminate Rhizaria (~36,000 images) from other plankton and detritus. In the present dataset, the maximum ESD recorded was 7 cm (for a ctenophore); among Rhizaria only, the maximum ESD was 2.5 cm (for a colonial colloidarian) (Extended Data Figure 4). Thereafter, Rhizaria were classified into finer taxonomic levels for all profiles included in this work.

Refining the rhizarian image categories. The entire UVP5 image collection was scanned to infer the diversity of images associated with the Rhizaria. Using taxonomic expertise, ten categories were created and affiliated to known rhizarian taxa (Extended Data Fig. 2). Differences in shapes and grey level were used to distinguish between categories. Phaeodaria were divided into three categories: PhaL, PhaSe and PhaSt. The PhaSe category (Extended Data Fig. 2a) are small grey spheres (<5 mm) with a tiny black nucleus inside. The black dot is usually found in the centre of the sphere, but its position can vary. The edges of the sphere are darker than the interior (this is an important differentiating criterion from solitary colloidarians). PhaSe phaeodarians can be found in aggregates consisting of tens of specimens. The PhaSt category (Extended Data Fig. 2b) are dark grey spheres with a large black or white nucleus. The interior of the sphere is entirely grey, unlike other phaeodarian categories. Tiny spines surround the sphere. Images of the PhaL category (Extended Data Fig. 2c) are characterized by multiple long spine-like extensions originating from a dark centre. This dark centre can be a simple black dot or a grey sphere with a dark nucleus. Acantharians (Acan; Extended Data Fig. 2e) possess short- to medium-sized spines surrounding a black centre. The most important criterion to distinguish acantharians from phaeodarians in the PhaL category in the UVP5 images is the symmetry of the spines, which is characteristic of acantharian cells. Colloidarians were divided into five categories, including colonial and solitary specimens. Large colloidarian colonies (Col; Extended Data Fig. 2j) are easily recognizable by their large size (often over 3 mm; Extended Data Fig. 4) and pigmented appearance. The colony shape is variable and can be spherical, stretched, an assemblage of spheres, and so on. A pale halo often surrounds the colony and is helpful for identifying colloidarian colonies. The SolGlob category of solitary colloidarians (Extended Data Fig. 2i) are large, spherical-to-oval organisms with a homogenous grey (or dark-grey) surface. The central sphere is surrounded by a blurry halo generated by a network of pseudopodial extensions. The SolB and SolG categories of solitary colloidarians (Extended Data Fig. 2f, h) are large spherical organisms with a dense central part (black/dark grey and grey, respectively). A gradient of grey is observed from the central part to the outer part of the cell. As the outermost part of this halo is almost transparent, the edges of the organism are not always visible. The grey level of the central part is the main distinguishing criterion between the two categories. The last category of solitary colloidarians (SolF; Extended Data Fig. 2g) also comprises large spherical organisms with a grey central part surrounded by a dark-grey fuzzy structure. A gradient of grey is observed from the central part to the outer part of the cell. The fuzzy structure around the central part is the main criterion that distinguishes these organisms from other solitary categories. Not all rhizarian images fitted into the categories defined above. The category Rhiz (Extended Data Fig. 2d) comprised rhizarians that could not be precisely fitted into the previous categories, such as Foraminifera, which also belong to the super-group Rhizaria but mostly fall below the size threshold of our camera system.

Qualitative calibration of the newly defined categories was performed on plankton samples collected gently in Villefranche-sur-Mer bay (France, 43°41'10" N, 7°19'00" E) using a Regent net (680 µm mesh size) and off California (Californian Current Ecosystem) using a 333 µm mesh size plankton net hauled at a maximum

speed of 0.5 m s⁻¹ to minimize damage to the specimens. Live rhizarian specimens (Collocladia and Phaeodaria) were handpicked from the samples and then transferred into 0.2 µm filtered seawater. Each specimen was identified and photographed. The UVP5 was immersed in an aquarium filled with 0.2 µm filtered seawater. Freshly isolated specimens were dropped one by one on top of the illuminated volume of water to capture *in situ* images. Comparison between *ex situ* and *in situ* images confirmed the categories defined for the UVP5 image collection (Extended Data Fig. 3).

Data analysis. Analyses of rhizarian data included five steps: (i) vertical binning of each profile into four depth layers (0–100 m, 0–200 m, 100–500 m and 0–500 m). These layers were selected on the basis of photic properties and availability of published matching plankton datasets for comparison and to maximize the number of sampling stations considered in our dataset. Then, for each depth layer, we calculated (ii) the integrated abundance and (iii) biomass of all Rhizaria, and (iv) the primary production by photosymbiotic Rhizaria. (v) The results were averaged according to the different biogeochemical regions. All analyses were performed in R (ref. 33) with the package ggplot2 (ref. 34).

(i) For each sampling station with several vertical profiles, all profiles were summed to construct one single profile. Stations were divided into two categories according to maximum deployment depth. The UVP5 recorded images down to 100 m depth in 877 stations, and down to 500 m depth in 694 stations (Extended Data Table 1). Sample volume was on average 1.74 ± 0.59 m³ between 0 and 100 m depth and 2.95 ± 0.81 m³ between 100 and 500 m depth.

(ii) Mean integrated abundances and relative contributions of Rhizaria were calculated for the 0–500 m layer. To assess the contribution of Rhizaria to the entire zooplankton community, the abundance of other planktonic groups identified during the image process was computed. All other zooplankton imaged by the UVP5 were distinguished from non-living particles by semi-automatic annotation validated by experts; these organisms included copepods, crustaceans (shrimp-like, amphipod, cladoceran), gelatinous zooplankton (jellyfishes, ctenophores, siphonophores, salps), chaetognaths, appendicularia, molluscs, annelids and fish larvae. Other particles (detritus, aggregates, etc.) and phytoplankton (large diatoms, *Trichodesmium*, etc.) were removed from the computation.

(iii) Biomass estimations for the different rhizarian categories were inferred from organism measurements (major and minor axes of the best fitting ellipse) generated during ZooProcess image processing. These axes were used for biomass calculation instead of the Equivalent Spherical Diameter (ESD), as the use of the latter leads to an overestimation of biomass for large and elongated organisms (such as long colonial colloidarians). Biovolume was first calculated from geometric shapes for all categories except colonial colloidarians: spheres for Acantharia, prolate ellipsoid for all other categories (Extended Data Table 3). Areas (A_e) of a prolate ellipsoid were determined for colonial colloidarians as follows:

$$A_e = 2\pi \left(\frac{\text{minor}}{2} \right)^2 + \frac{2\pi \left(\frac{\text{Major}}{2} \times \frac{\text{minor}}{2} \right)}{e} \arcsin(e) \quad (1)$$

where e is the eccentricity of an ellipse:

$$e = \frac{\sqrt{\left(\frac{\text{Major}}{2} \right)^2 - \left(\frac{\text{minor}}{2} \right)^2}}{\left(\frac{\text{Major}}{2} \right)} \quad (2)$$

Biovolumes and surface areas were then converted to biomass using carbon conversion factors from the literature^{20,35,36} (Extended Data Table 3).

(iv) Primary production of photosymbiotic rhizarians was estimated individually for all Acantharia and Collocladia observed between 0 and 500 m depth. While all colloidarian species investigated have been described as photosymbiotic^{13,14}, the vast majority of large acantharian specimens found in the upper water column are known to harbour symbionts^{24,25}. Individual primary production (iPP) was estimated for each photosymbiotic rhizarian as a function of the biovolume²⁵:

$$\log(\text{iPP}) = 0.62 \times \log(\text{Biov}) - 4.33 \quad (3)$$

where Biov is the biovolume of the holobiont estimated from a prolate ellipsoid.

Assuming a reference temperature (T_{ref}) of 23.5 °C (ref. 25), we applied a Q_{10} temperature coefficient of 1.88 (ref. 37) to correct for temperature effects on photosynthetic production and yield temperature-corrected individual primary production (iPP_T):

$$\text{iPP}_T = \text{iPP} \left[1.88^{\left(\frac{T_{\text{ref}} - T_{\text{ctd}}}{10} \right)} \right]^{-1} \quad (4)$$

where T_{ctd} is the *in situ* temperature measured by the CTD at the depth of each organism.

RESEARCH LETTER

The 490 nm light attenuation coefficient $K_d(490)$ (m^{-1}) and photosynthetic active radiation (PAR; mol photons per m^2 per day) were used to estimate the available instantaneous radiation at depth. Satellite-derived average daily PAR, net primary production (NPP), chlorophyll a ($\text{Chl}_{d_{\text{sat}}}$) and $K_d(490)$ (8-day averages at 4-km resolution) were downloaded from the Oregon University database (<http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>). Average values for each station were calculated for the position occupied $\pm 0.1^\circ$ if the occupation date fell within the 8-day window of the satellite observation. The PAR attenuation coefficient $K_d(\text{PAR})$ was calculated according to Morel³⁸ as:

$$K_d(\text{PAR}) = 0.0864 + 0.884 K_d(490) - 0.00137[K_d(490)]^{-1} \quad (5)$$

The average instantaneous radiation available at the surface ($i\text{PAR}_s$ in μmol photons per m^2 per s) during daytime was calculated as:

$$i\text{PAR}_s = \left(\frac{\text{PAR}}{\text{daylength}} \right) / 3,600 \times 10^6 \quad (6)$$

with daylength in h per day. From this data, the instantaneous radiation available at a specific depth z ($i\text{PAR}_d$) was calculated as:

$$i\text{PAR}_d = e^{(K_d(\text{PAR})z)} i\text{PAR}_s \quad (7)$$

The primary productivity measurements for radiolarians and acantharians used in equation (3) were conducted at surface light conditions near Bermuda²⁵. These conditions are likely to be saturating light conditions for symbiotic rhizarians³⁹. Very little photophysiological information is available for photosymbiotic Rhizaria. To calculate the decrease in primary productivity with decreasing light availability, the fraction of primary productivity possible at a given $i\text{PAR}$ ($f\text{PP}_{i\text{PAR}}$) was calculated from the light saturation intensity ($I_k = 165 \mu\text{mol}$ photons per m^2 per s) observed for *Globigerinoides sacculifer*, a photosymbiotic planktonic Foraminifera³⁹ according to the hyperbolic tangent function for the light dependency of photosynthesis in marine phytoplankton⁴⁰ as:

$$f\text{PP}_{i\text{PAR}} = \tanh\left(\frac{i\text{PAR}_d}{I_k}\right) \quad (8)$$

The individual primary productivity at a given depth was then calculated as:

$$i\text{PP} = i\text{PP}_T \times f\text{PP}_{i\text{PAR}} \quad (9)$$

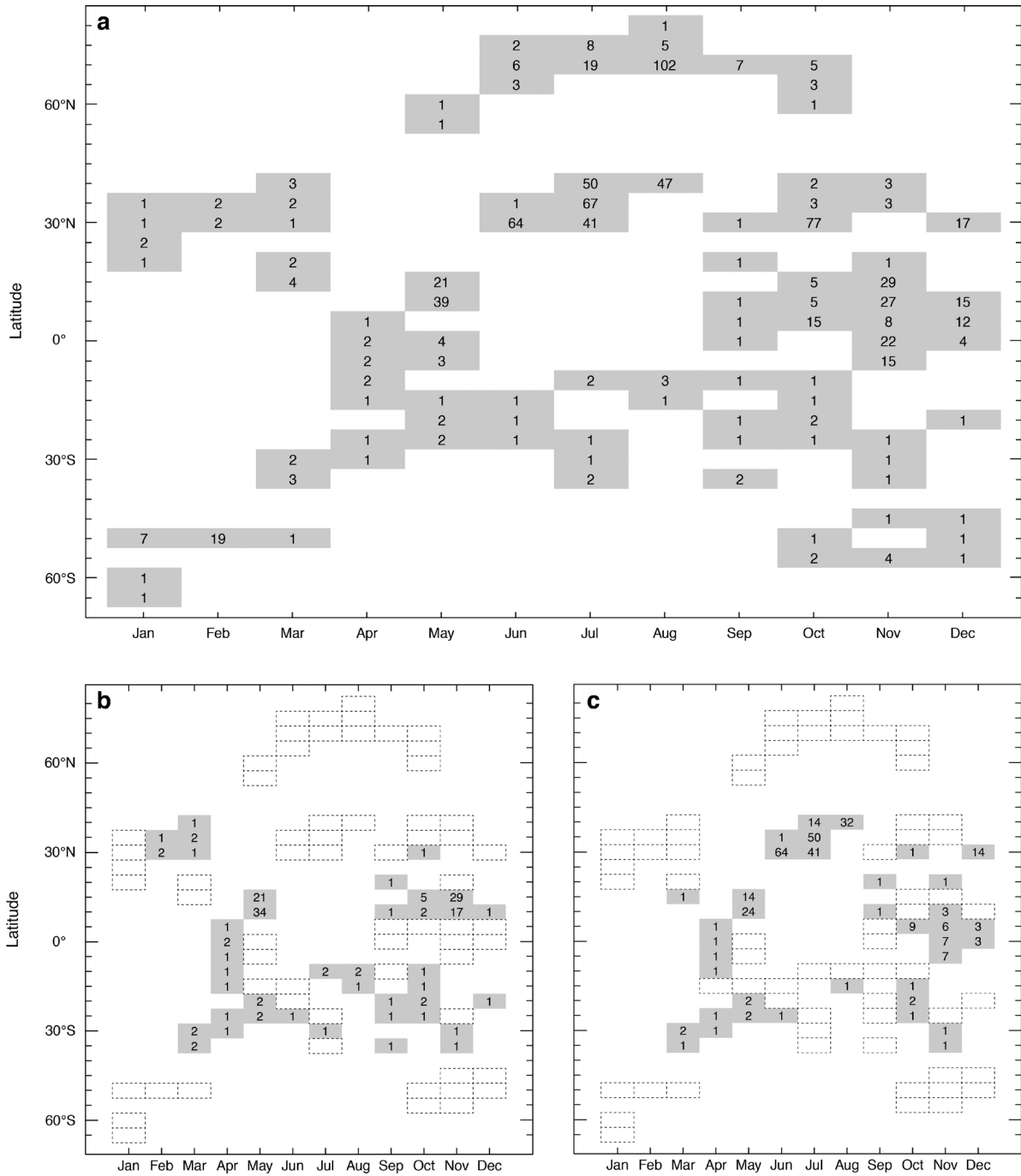
Finally, given the paucity of information available, it should be noted that we used size–primary productivity relations for acantharians and colloidarians from just one study²⁵ and the dependency of photosynthesis on light availability from a planktonic Foraminifera for these calculations.

(v) Each UVP5 station was finally affiliated to one of 33 Longhurst's biogeochemical provinces and assembled in the biomes defined by Longhurst³⁰ (Extended Data Tables 1 and 2). Only 29 stations were sampled within Longhurst's coastal provinces (FKLD, BRAZ, CARM, CHIL, GUIA, NWCS, ARAB, REDS and EAFR). The bottom depth at these stations was always more than 500 m and they were not located on the continental shelf or continental slope. All these coastal province stations were therefore merged with their adjacent oceanic biomes, and the Antarctic Biome included both the Antarctic Polar Biome and the Antarctic Westerly Winds Biome. The merging of sampling stations located in Longhurst's coastal provinces with their adjacent biomes did not affect the contribution of Rhizaria to zooplankton communities in these biomes. Indeed, when considered separately, the average Rhizaria contribution for coastal provinces reached similar values as for the global dataset (33.81%). Two provinces, the Mediterranean Sea (MEDI) and the California Upwelling Coastal (CCAL) provinces, were treated separately from their respective biomes (Atlantic Coastal and Pacific Coastal biomes) because both were densely sampled and showed high rhizarian abundances compared to the other provinces in the same biomes.

Global estimates. Global estimates of rhizarian biomass were computed for three different layers (Table 1) assuming an ocean surface of $3.61 \times 10^{14} \text{m}^2$. All estimates were derived from median biomass values to prevent overestimates using mean values, the latter being highly influenced by locally high biomass values (for example, the California Current). Low and high estimates of global rhizarian biomass were

computed using the first and third quartile, respectively. We compared the global rhizarian biomass to independent data on the global average estimates of meso- and macro-zooplankton biomass in the first 200 m of the oceans⁵. The contribution of Rhizaria to global plankton biomass was established using 11 different plankton functional types (PFTs)⁵, including autotrophic and heterotrophic PFTs. The median derived biomass for each plankton group was considered in the top 200 m and summed to provide an estimate of the plankton carbon standing stock. Despite uncertainties inherent to any global estimates (for example, carbon conversion factors, sampling coverage; ref. 5) we intended to provide a conservative contribution of Rhizaria to the different plankton components. The relative contribution of global rhizarian biomass to global plankton carbon standing stock was therefore calculated as the global rhizarian biomass divided by the sum of the published reference estimate for global plankton biomass⁵ and the global rhizarian biomass. **Possible impact of sampling coverage on rhizarian biomass distribution pattern.** The global patterns observed in this study are inevitably associated with the sampling effort and geographic coverage (Extended Data Fig. 1). Some oceanic areas and/or seasons were more intensely sampled than others, creating heterogeneity in the dataset. For instance, the Mediterranean Sea and the California Current were sampled intensely. Although we sampled 33 of 51 Longhurst's provinces, our spatial coverage was partial. To assess the possible influence of sampling coverage on latitudinal pattern of rhizarian biomass distribution, we used the *sample* function (implemented in R version 3.2.0) to obtain a random subset of our dataset and tested the latitudinal pattern of this dataset against the original dataset. We selected five latitude intervals of 30° (between 90°N and 60°S) and randomly extracted 20 sampling stations from each with bootstrap resampling. The difference between the resampled dataset ($n = 100$ sampling stations) and the original entire dataset ($n = 694$ sampling stations) was tested with a non-parametric Mann–Whitney U -test and no significant difference was observed ($P = 0.155$). **Data accessibility.** The data described herein are publicly available at PANGAEA^{41–43}.

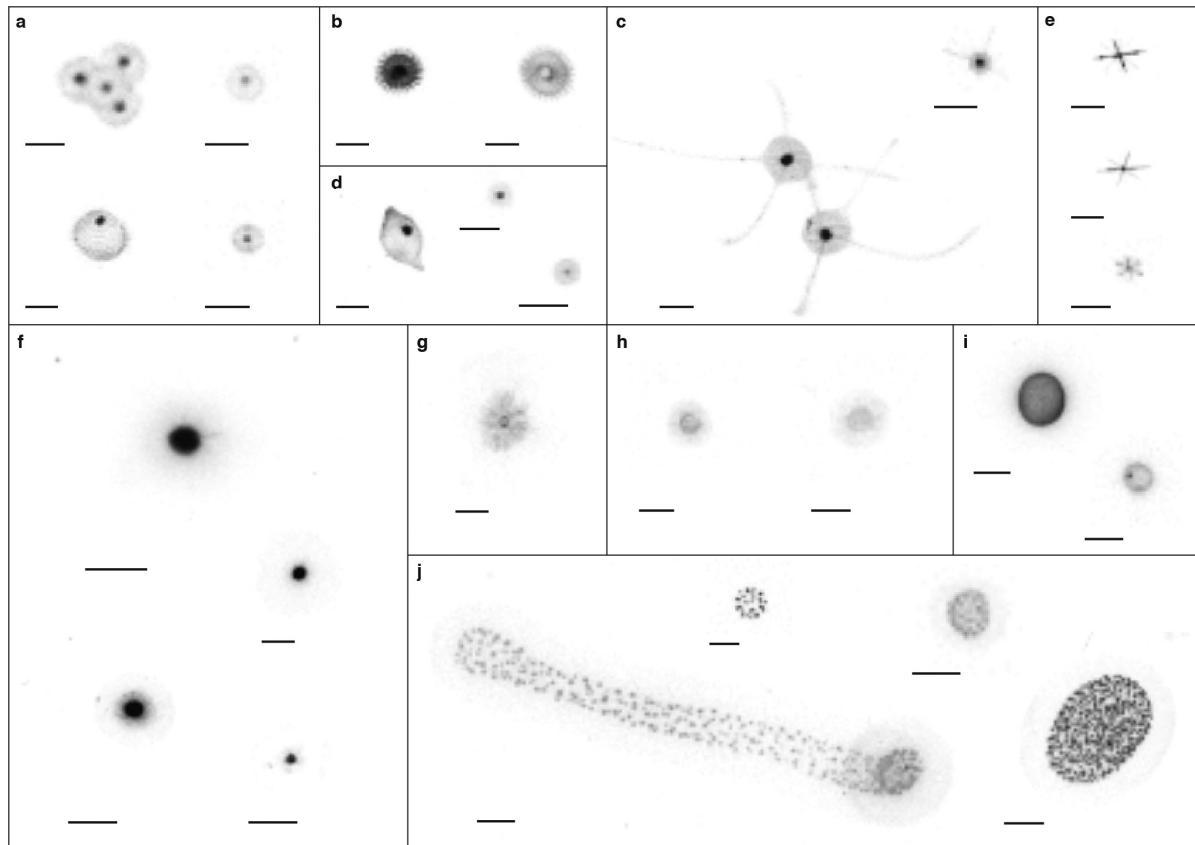
32. Gorsky, G. *et al.* Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *J. Plankton Res.* **32**, 285–303 (2010).
33. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing* (2014).
34. Wickham, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (Springer Science & Business Media, 2009).
35. Michaels, A. F., Caron, D. A., Swanberg, N. R., Howse, F. A. & Michaels, C. M. Planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda: abundance, biomass and vertical flux. *J. Plankton Res.* **17**, 131–163 (1995).
36. Beers, J. R. & Stewart, G. L. in *The Ecology of the Plankton off La Jolla, California, in the Period April through September, 1967, Part VI* (eds Strickland, J. D. H., Solorzano, L. & Eppley, R. W.) **17**, 67–87 (Bull. Scripps Inst. Oceanogr., 1970).
37. Bissinger, J. E., Montagnes, D. J. S., Sharples, J. & Atkinson, D. Predicting marine phytoplankton maximum growth rates from temperature: Improving on the Eppley curve using quantile regression. *Limnol. Oceanogr.* **53**, 487–493 (2008).
38. Morel, A. Examining the consistency of products derived from various ocean color sensors in open ocean (Case 1) waters in the perspective of a multi-sensor approach. *Remote Sens. Environ.* **111**, 69–88 (2007).
39. Jørgensen, B. B., Erez, J., Revsbech, N. P. & Cohen, Y. Symbiotic photosynthesis in a planktonic foraminiferan, *Globigerinoides sacculifer* (Brady), studied with microelectrodes. *Limnol. Oceanogr.* **30**, 1253–1267 (1985).
40. Jassby, A. D. & Platt, T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **21**, 540–547 (1976).
41. Biard, T. *et al.* Abundance of large protists from the Infrakingdom Rhizaria in the global ocean. PANGAEA. <http://dx.doi.org/10.1594/PANGAEA.858136> (2016).
42. Biard, T. *et al.* Biomass of large protists from the Infrakingdom Rhizaria in the global ocean. PANGAEA <http://dx.doi.org/10.1594/PANGAEA.858156> (2016).
43. Biard, T. *et al.* Environmental context of a compilation about the distribution of large protists from the Infrakingdom Rhizaria in the global ocean. PANGAEA <http://dx.doi.org/10.1594/PANGAEA.858158> (2016).
44. Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. & Falkowski, P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* **281**, 237–240 (1998).
45. Richardson, T. L. & Jackson, G. A. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science* **315**, 838–840 (2007).



Extended Data Figure 1 | Sampling effort of the Underwater Vision Profiler surveys used in our study, represented across latitudes and months of the year. Rectangles identify latitude intervals of 5° affiliated to a given month. Numbers inside rectangles indicate the number of stations sampled. **a**, Sampling effort for the full dataset. **b**, Sampling

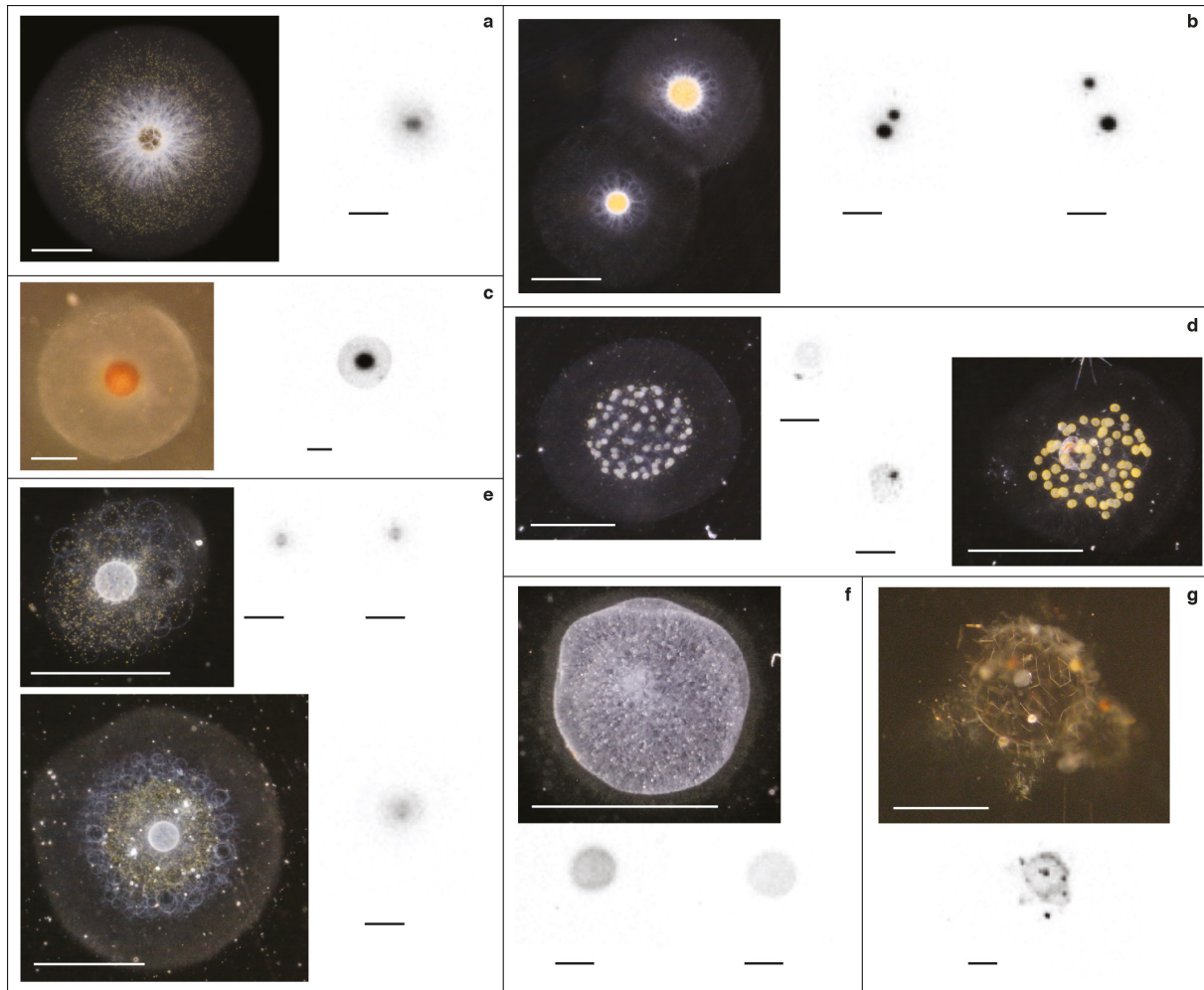
stations identified as belonging to one of Longhurst’s gyral biogeochemical provinces. **c**, Sampling stations identified as belonging to oligotrophic waters ($Chl_{d_{sat}} < 0.1 \text{ mg m}^{-3}$; ref. 44). White rectangles with dashed edges highlight sampling stations not belonging to a gyre nor oligotrophic waters.

RESEARCH LETTER



Extended Data Figure 2 | Images of the different rhizarian categories obtained with the UVP5. a–c, Phaeodaria: (a) phaeodarian spheres (PhaSe), (b) phaeodarian spheres with thorn edges (PhaSt) and (c) phaeodarians with long extensions (PhaL). d, Unidentified rhizarians (Rhiz). e, Acantharia (Acn). f–j, Collodaria: (f) solitary collodarians

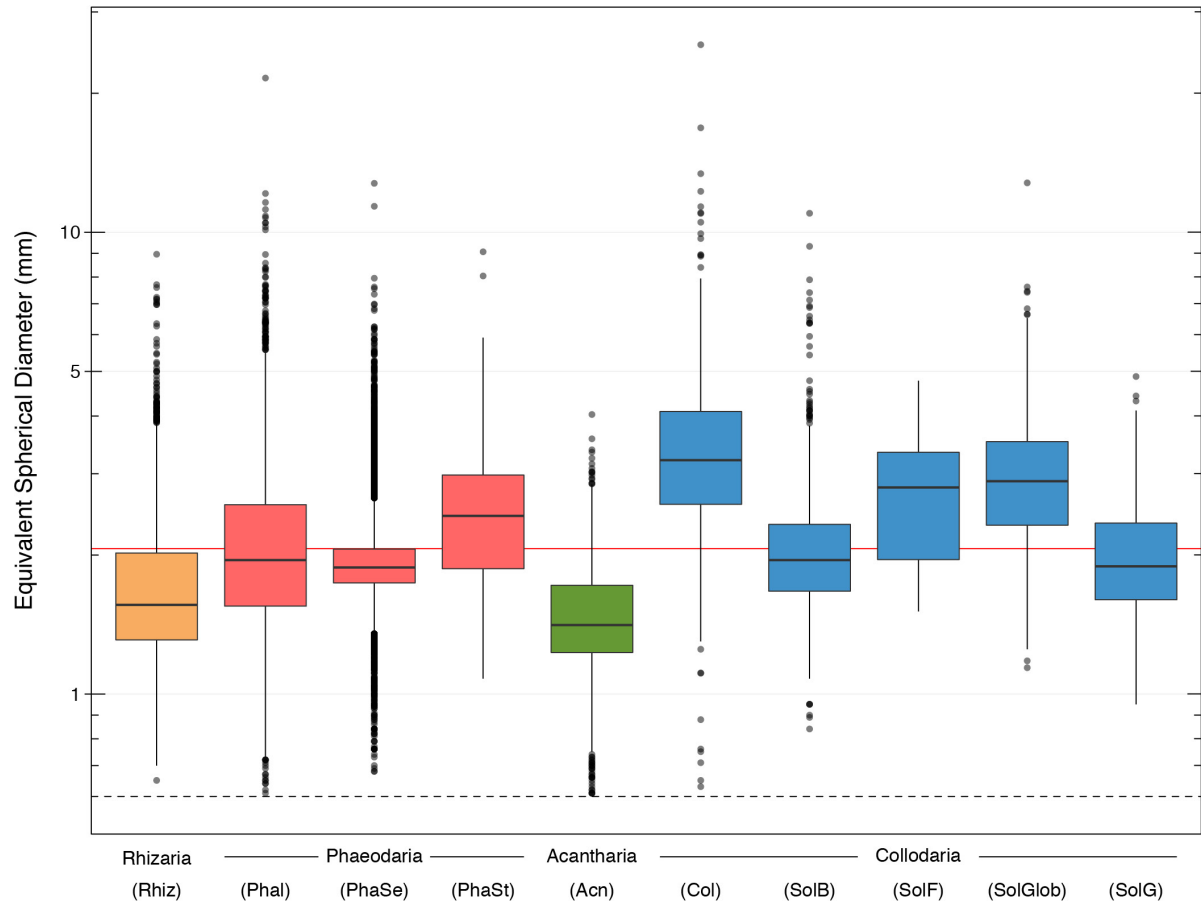
with a dark central capsule (SolB), (g) solitary collodarians with a fuzzy central capsule (SolF), (h) solitary collodarians with a grey central capsule (SolG), (i) solitary collodarians with a globule-like appearance (SolGlob) and (j) colonial collodarians (Col). Detailed descriptions of the different categories are provided in the Methods. Scale bars, 2 mm.



Extended Data Figure 3 | Calibration of rhizarian categories through comparison of single specimen images acquired by UVP5 and optical microscopy. Optical microscopy images and UVP5 images were obtained from the same specimens. **a**, *Thalassicolla caerulea* (SolB). **b**, **c**, Unidentified solitary collodarian species with dark central capsules

(SolB). **d**, Small collodarian colonies (Col). **e**, *Procyttarium primordialis* (two solitary collodarians with a white central capsule; SolG). **f**, *Physematium muelleri* (a solitary collodarian with a granular and opaque surface, similar to SolG). **g**, The Phaeosphaeridae family of Phaeodaria (PhaSe). Scale bars, 2 mm.

RESEARCH LETTER



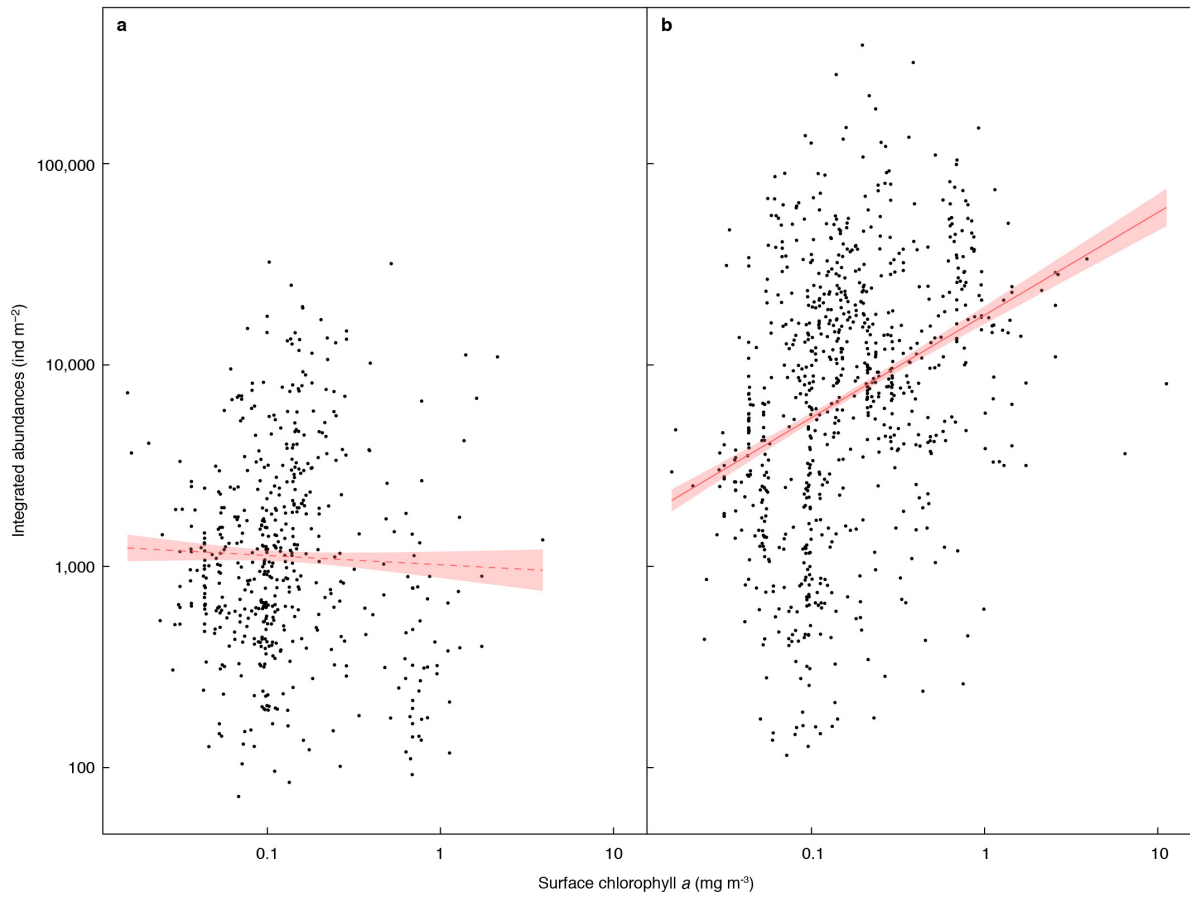
Extended Data Figure 4 | Size distribution of rhizarian categories in the UVP5 dataset. The dashed line represents the 600- μm size threshold of the camera. The overall mean equivalent spherical diameter (ESD) is 2.06 mm (red line). Dark horizontal lines represent the mean, boxes

represent the first and third quartiles for data distribution around the mean and the whiskers denote the lowest and highest values within 1.5 IQR from the first and third quartiles. Outlier values are represented by dots.



Extended Data Figure 5 | Latitudinal biomass distribution (mg C m^{-2}) of the different rhizarian taxa identified (Acantharia, Collodaria, Phaeodaria and other Rhizaria) integrated over the top 500 m of the oceans (694 sampling stations). Loess regressions with polynomial fitting were computed to illustrate the latitudinal trends. Shaded areas represent 95% confidence intervals.

RESEARCH LETTER



Extended Data Figure 6 | Variation in UVP5 depth-integrated abundances (0–100 m depth) as a function of the MODIS surface chlorophyll *a* extracted from satellite data (Oregon University Database). Solid and dashed red lines indicate significant and non-significant linear regressions, respectively. The shaded areas represent the standard error. **a**, The integrated abundance of photosymbiotic Rhizaria ($n = 521$) was not significantly linearly

dependent on chlorophyll *a* concentrations ($F = 0.622$, $R^2_{\text{adj}} = -0.0007$, $P = 0.431$). We assume that all colloidarian species are photosymbiotic^{13,14} and that the majority of large acantharian cells found in the photic layer are known to harbour symbionts^{24,25}. **b**, The integrated abundance of other zooplankton (including asymbiotic Rhizaria; $n = 793$) decreased linearly along a trophic gradient ($F = 94.51$, $R^2_{\text{adj}} = 0.106$, $P < 10^{-16}$).

Extended Data Table 1 | Sampling cruise information, number of stations sampled, and number of UVP5 deployments (for example, profiles) used to generate the dataset analysed in this study

Sampling Cruise Name	Year	Chief Scientists	Biomes	(0-100 m)		(100-500 m)	
				Sampling Stations	Profiles	Sampling Stations	Profiles
BOUM	2008	T. Moutin	Mediterranean Sea* (MEDI)	183	183	151	151
KEOPS II	2011	S. Blain	Antarctic Biome (ANTA)	7	7	7	7
LOHAFEX	2009	V. Smetacek	Antarctic Biome (ANTA)	27	27	21	21
CCE-LTER	2008	M. Landry M. Ohman	California Upwelling Coastal* (CCAL)	75	75	58	58
M96	2013	J. Karstensen	Atlantic Trade Wind Biome (SATL)	60	77	58	59
MALINA	2009	M. Babin	Atlantic Polar Biome (ATPL)	119	119	54	54
MOOSE-GE	2012	L. Coppola	Mediterranean Sea* (MEDI)	87	87	79	79
MSM22	2012	P. Brandt	Atlantic Trade Wind Biome (SATL)	108	108	80	80
MSM23	2012	M. Visbeck	Atlantic Trade Wind Biome (SATL)	45	45	45	45
	2009		Mediterranean Sea* (MEDI)	27	46	24	29
	2010		Indian Ocean Trade Wind Biome (IND)	23	94	22	80
	2010		Atlantic Trade Wind Biome (SATL)	16	82	14	55
	2011		Antarctic Biome (ANTA)	3	6	3	5
<i>Tara Oceans</i>	2011	<i>Tara Oceans Consortium</i>	Pacific Trade Wind Biome (PAC)	34	218	33	140
	2011		California Upwelling Coastal* (CCAL)	4	30	4	26
	2012		Atlantic Trade Wind Biome (SATL)	2	17	2	13
	2012		Atlantic Westerly Winds Biome (NATL)	12	92	12	73
	2013		Atlantic Westerly Winds Biome (NATL)	1	9	1	9
<i>Tara Arctic</i>	2013	<i>Tara Oceans Consortium</i>	Atlantic Polar Biome (ATPL)	44	132	26	72
Total				877	1,454	694	1,056

Biogeochemical biomes are defined according to ref. 30.

*This province was treated separately from its biome because it showed a strong pattern of rhizarian abundance compared to the other provinces in the same biome.

RESEARCH LETTER

Extended Data Table 2 | Respective contributions of Rhizaria and other zooplankton abundances to the zooplankton community (>600 µm) integrated for the top 0–500 m of the water column**a**

Longhurst's Biogeochemical Biomes	Number of sampling stations	Number of profiles	Zooplankton community / Sampling station (ind m ⁻²)	Contribution to zooplankton community (%)	
				Rhizaria	Other zooplankton
Atlantic Polar Biome (ATLP)	80	126	206,905	3	97
Antarctic Biome (ANTA)	31	33	126,802	4	96
Atlantic Westerly Winds Biome (NATL)	13	82	434,501	15	85
Atlantic Trade Wind Biome (SATL)	199	252	273,721	15	85
Pacific Trade Wind Biome (PAC)	33	140	354,035	35	65
Indian Ocean Trade Wind Biome (IND)	22	80	68,911	37	63
Mediterranean Sea* (MEDI)	254	259	21,269	47	53
California Upwelling Coastal* (CCAL)	62	84	556,582	81	19
Average proportion				33	67

b

Sampling station category	Number of sampling stations	Contribution to zooplankton community (%)	
		Rhizaria	Other zooplankton
'Gyre'	144	17	83
'Non-gyre'	550	17	83
Oligotrophic area	273	21	79
Non-oligotrophic area	408	17	83

a, Contributions in the different Longhurst's biogeochemical biomes. **b**, Contributions computed by removing sampling stations from the California coastal upwelling, for gyre/non-gyre and oligotrophic/non-oligotrophic (Chla < 0.1 mg m⁻³; ref. 44) categories.

*This province was treated separately from its biome because it showed a strong pattern of rhizarian abundance compared to the other provinces in the same biome.

Extended Data Table 3 | Carbon conversion factors used to assess biomass for the rhizarian categories discriminated

Category	Parameter estimated	Carbon conversion factors*	Conversion factors references
Acantharia (Acn)	Biovolume	0.0026 mgC mm ⁻³	(40)
Collodaria_colony (Col)	Surface Area	133 ngC cc ⁻¹	(20,40)
Collodaria_solitary_black (SolB)	Biovolume	0.28 mgC mm ⁻³	(40)
Collodaria_solitary_fuzzy (SolF)	Biovolume	0.28 mgC mm ⁻³	(40)
Collodaria_solitary_globule (SolGlob)	Biovolume	0.009 mgC mm ⁻³	(40)
Collodaria_solitary_grey (SolG)	Biovolume	0.28 mgC mm ⁻³	(40)
Phaeodaria_leg (PhaL)	Biovolume	0.08 mgC mm ⁻³	(41)
Phaeodaria_sphere_eye (PhaSe)	Biovolume	0.08 mgC mm ⁻³	(41)
Phaeodaria_sphere_thorn (PhaSt)	Biovolume	0.08 mgC mm ⁻³	(41)
Rhizaria_other (Rhiz)	Biovolume	0.08 mgC mm ⁻³	(41)

*Carbon contents are expressed as a function of the biovolume (mg C mm⁻³) or as a function of the number of central capsules (cc) in colonial colloidarians.

RESEARCH LETTER

Extended Data Table 4 | Net primary production of photosymbiotic giant rhizarians (Collodaria and Acantharia) and their contribution to total and >2- μ m net primary production in the global ocean and oligotrophic regions

	NPP per surface (mgC d ⁻¹ m ⁻²)			Contribution to global NPP (%)	Contribution in the oligotrophic regions (%)	
	Min	Max	Mean (\pm SEM)		To total NPP	To the >2 μ m size fraction
Photosymbiotic Rhizaria (0-500 m)	0	5.64	0.26 (\pm 0.03)	0.071 (\pm 0.007)	0.18 (\pm 0.03)	0.59 (\pm 0.08)

Global rhizarian NPP was derived from mean estimates (\pm s.e.m., computed from variation in rhizarian abundance in our dataset) assuming a total ocean surface of 3.61×10^{14} m² of which nearly 56% is considered oligotrophic (that is, 2.04×10^{14} m²; ref. 6). The rhizarian NPP contribution to global and oligotrophic regions was calculated from total NPP estimates of 48.5 Pg C and 11 Pg C per year, respectively⁴⁴. Contribution in the oligotrophic regions was estimated by extracting mean rhizarian NPP estimates in sampling stations where the Chl_{a,sat} was <0.1 mg m⁻³ (ref. 44). Contribution to the >2- μ m size fraction assumed that pico-phytoplankton contributed up to 70% in oligotrophic regions⁴⁵.

Résumé

Le phytoplancton est un élément primordial dans les réseaux trophiques marins et il est un acteur principal dans les cycles biogéochimiques de la planète. Cependant, des incertitudes subsistent autour des facteurs environnementaux influençant sa saisonnalité ainsi que sa capacité à se développer (i.e. la production primaire). L'objectif majeur de cette thèse est d'étudier la réponse du phytoplancton à la variabilité interannuelle des facteurs environnementaux en Mer Méditerranée. Plus précisément, il s'agit de déterminer l'influence de ces derniers sur la saisonnalité du phytoplancton, sur sa distribution spatiale, la structuration de sa communauté, et sur sa capacité de production.

Dans un premier temps, la variabilité interannuelle des cycles annuels de biomasses phytoplanctoniques observables en Méditerranée a été analysée. Certaines régions, tel que les zones de formation d'eau dense, présentent une variabilité interannuelle importante. L'une des régions les plus variables est la zone de formation d'eau dense en Méditerranée Nord-Occidentale. Une approche multi-outils basée sur des observations, notamment in situ, a été mise en place pour l'étude des variations spatiale et temporelle de la saisonnalité du phytoplancton dans cette région. Le rôle crucial du mélange vertical et de la disponibilité en lumière sur la saisonnalité du phytoplancton a été évalué. Il est démontré qu'une couche de mélange profonde pendant l'hiver (lié à la convection profonde) augmente l'intensité du bloom phytoplanctonique printanier, due à une présence plus importante dans la communauté phytoplanctonique de micro-phytoplancton (principalement des diatomées). En conséquence, le taux de production primaire printanier augmente, notamment la part de la production phytoplanctonique liée aux diatomées. Enfin, ces modifications de la communauté phytoplanctonique et de la production provoquent, à l'échelle de la région Nord-Ouest, une augmentation du stock de carbone organique produit au printemps.

Abstract

The phytoplankton are essential for the oceanic trophic webs and for biogeochemical cycles on Earth. However, uncertainties remain about the environmental factors influencing its seasonality, and its growing efficiency (i.e. primary production). The main objective of this thesis is to characterize the responses of the phytoplankton to the interannual variability of the environmental factors, in the Mediterranean Sea. More precisely, we aim to assess the influence of the environmental factors on phytoplankton seasonality, its spatial distribution, and the associated community structure and rates of primary production.

The interannual variability of the phytoplankton annual cycles are analyzed in the Mediterranean Sea, thus highlighting the regions associated with annual cycle variability, like the ones where deep-water formation events occur recurrently. One of these regions is the North-Western Mediterranean Sea. A multiplatform approach based on in situ observations is implemented to analyze the spatial and temporal variability of the phytoplankton seasonality in this particular region. The influences of mixed layer depth and the light availability on phytoplankton seasonality are assessed. An intense deepening of the mixed layer (related to the deep convection) increases the magnitude of the phytoplankton spring bloom. Moreover, the strong deepening of mixed layer seems to induce favorable conditions for an important accumulation of micro-phytoplankton (composed of diatoms mainly). In turn, the phytoplankton production rate increases, mostly, the primary production rate of diatoms. Finally, at the scale of the North-Western Mediterranean Sea, the shift in the phytoplankton community structure and in production induces an increase of the organic carbon stock produced during spring.