



HAL
open science

Observer les coccolithophores de l'espace

Laurie Perrot

► **To cite this version:**

Laurie Perrot. Observer les coccolithophores de l'espace. Sciences de la Terre. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2017. Français. NNT : 2017BRES0032 . tel-01696232

HAL Id: tel-01696232

<https://theses.hal.science/tel-01696232>

Submitted on 30 Jan 2018

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 de bretagne
occidentale

UNIVERSITE

BRETAGNE

LOIRE

THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE présentée par
OCCIDENTALE **Laurie Perrot**

sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Biologie marine

École Doctorale des Sciences de la Mer

Préparée au laboratoire Dynamique des
Environnements Côtiers (DYNECO)-PELAGOS
Ifremer

Observer les coccolithophores de l'espace

Thèse soutenue le 30 mars 2017

devant le jury composé de :

Laurent BARILLÉ

Professeur, Université de Nantes / *Rapporteur*

Christine DUPUY

Professeur, Université de la Rochelle / *Rapporteur*

Xavier CARTON

Professeur, Université de Bretagne Occidentale / *Examineur*

Marie BOYÉ

Chercheur, Université Pierre et Marie Curie / *Examineur*

Luc BEAUFORT

Chercheur, CEREGE / *Examineur*

Francis GOHIN

Chercheur, IFREMER / *Directeur de thèse*

Diana RUIZ-PINO

Maître de conférence, Université Pierre et Marie Curie / *Co-directrice de thèse*

Résumé

L'algorithme SPM Ifremer est utilisé ici pour quantifier les blooms de coccolithophores, ayant une forte capacité de rétrodiffusion, dans la zone Atlantique Nord-Est. Bien qu'il existe une forte discontinuité dans le produit Calcite, et un facteur 4 entre les deux produits, ceux-ci restent fortement corrélés et le produit SPM apparaît mieux adapté pour quantifier les blooms de coccolithophores sur notre zone d'étude.

L'identification des blooms de coccolithophores est établie par une méthode spectrale, permettant de discriminer la fraction de SPM correspondant aux coccolithes du signal total de SPM non-algal. L'identification des pixels de blooms permet d'évaluer la variabilité des blooms sur 18 ans du Golfe de Gascogne jusqu'au sud de l'Irlande. Les blooms suivent le talus avec une progression vers le nord et une synchronisation des blooms. La variabilité interannuelle indique une légère décroissance globale des blooms sur toute la zone.

Les données des campagnes PELGAS dans le Golfe de Gascogne ont mis en évidence la forte corrélation entre le produit SPM et la turbidité sur les blooms de coccolithophores. Ce paramètre peut être considéré comme un bon proxy pour le suivi des blooms et pour la description de leur structure verticale. Les données hydrologiques in situ montrent une occurrence des blooms dans un environnement moins stratifié, des températures plus froides et une salinité plus élevée.

La sensibilité de la méthode satellite face à la présence réelle de blooms de coccolithophores a pu être évaluée grâce aux observations in situ des campagnes menées dans le Golfe de Gascogne et en Patagonie. Cette sensibilité reste variable car dépendante de nombreux facteurs intrinsèques aux blooms, liés à la proportion coccolithes/coccosphères, à la composition taxonomique des blooms ou à l'état des cellules.

Remerciements

Ces trois années et demi de thèse au sein du laboratoire Dyneco-Pelagos n'auraient pu se faire sans l'aide et la contribution de nombreuses personnes. Je tiens à remercier toutes ces personnes qui de près ou de loin, m'ont permis d'aborder ce travail sous l'angle de la télédétection, et de l'océanographie de terrain. Je remercie avant tout l'IFREMER et le CNES qui ont co-financé ces trois ans de thèse. Je tiens également à remercier le GIS-COOC qui a permis la rencontre de mes directeurs de thèse pour l'émergence de ce projet.

Je remercie mon directeur de thèse Francis Gohin, pour son aide apportée tout au long de la thèse qui m'a permis de réaliser ce travail grâce à son regard d'expert en télédétection, et pour son enthousiasme. Merci à Luis pour l'investissement consacré à ce travail, pour les nombreuses relectures, et pour sa bonne humeur légendaire. Pour compléter cette équipe « télédétection », merci également à Philippe pour l'aide apportée.

Je remercie également ma co-directrice Diana Ruiz-Pino. Les passages au Locean ont toujours permis d'approfondir mes connaissances en océanographie avec beaucoup de pédagogie. Merci pour le temps consacré à la formation de l'océanographie de terrain et à l'organisation de la campagne TIC-MOC pour laquelle j'ai pu embarquer. J'ai eu occasion de travailler avec l'équipe du CSIC de Barcelone durant cette campagne, que je remercie, ainsi que toutes les équipes ayant participé à ce projet pour cette expérience scientifique et humaine très enrichissante.

Je ne pouvais espérer un meilleur accueil au laboratoire d'ODTÜ à Erdemli lors de mon séjour temporaire en juillet 2016, merci à toutes les personnes rencontrées dans cette équipe dynamique.

De manière générale, je remercie tout le laboratoire de Dyneco-Pelagos et à son accueil chaleureux, ça a été un réel plaisir de travailler dans cette équipe. Merci à Daniel pour l'initiation aux analyses HPLC et à Luis pour les analyses et l'initiation à la chémotaxonomie.

Merci à toi Pascale, et Nicolas, pour l'aide précieuse apportée durant la campagne PELGAS 2016, et le temps consacré à l'observation des coccolithophores.

Je remercie également toute l'équipe PELGAS, Martin, Paul, Aurélie, une partie de ce travail n'aurait pu se faire sans leur précieuse collaboration.

Je remercie Virginie et Amélia, pour m'avoir permis de participer au programme Phenomer et merci à Gilles et à son dynamisme pour m'avoir permis de participer aux activités de médiation de

l'Ifremer.

Merci aux autres doctorants brestois rencontrés pendant ces trois années, Tristan, Réjanne, Khadidja, Bérengère, Nico, Pierre et Gabriel, à l'équipe du bureau de Merscidoc, et tous les autres, nos routes se recroiseront sans aucun doute. Ces années passés à Brest n'auraient pas été les mêmes sans Vladimir et la troupe de jongleurs qui ont été d'un grand soutien pour l'intégration à la vie brestoïse, merci à toutes ces nouvelles rencontres.

Sommaire

Remerciements	3
Sommaire	5
Table des figures	9
Introduction générale	14
Chapitre 1 : Quantification des blooms de coccolithophores	28
1. Introduction.....	28
2. Matériel et méthodes.....	29
2.1. La réflectance marine des capteurs SeaWiFS et MODIS.....	29
2.2. L'algorithme SPM Ifremer.....	30
2.3. Les images de SPM interpolées (krigeage).....	33
2.4. L'algorithme Calcite.....	34
3. Résultats.....	35
3.1. Comparaison des SPM sur des mesures de turbidité et de masse de particules des campagnes PELGAS.....	35
3.2 Comparaison des SPM au produit Cacite.....	43
3.2.1 Comparaison au produit Calcite 3-bandes à partir des observations sur une efflorescence de coccolithophoridés en Manche.....	43
3.2.2 Comparaison des produits SPM (Ifremer) et Calcite (NASA).....	47
4. Discussion et conclusion.....	50
Chapitre 2 : Identification des blooms de coccolithophores	53
1.Introduction.....	53
2.Méthode générale.....	54
2.1 Première étape : la sélection d'images.....	56
2.2 Deuxième étape : calcul du spectre de radiance de référence.....	57
2.3 Troisième étape : méthode fuzzy et quantification des pixels de coccolithes.....	60
3. Comparaison de la méthode Fuzzy aux autres algorithmes.....	65
3.1 Concentration SPM_{fc} versus concentration en Calcite de l'algorithme NASA.....	65

3.2 Comparaison de la méthode Fuzzy et PHYSAT.....	68
4. Discussion : la méthode fuzzy appliquée aux SPM, un indice relatif.....	69
5. Conclusion.....	71

Chapitre 3 : Variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores dans l'océan Atlantique Nord-Est à partir d'une série temporelle de 18 ans d'images de radiance spectrale satellite72

1.Introduction.....	72
2.Données et méthodes.....	75
2.1 Utilisation de la méthode fuzzy pour les données satellite.....	75
2.2 La continuité des données entre SeaWiFS et MODIS.....	75
3.Analyses de la série temporelle de 18 ans.....	76
3.1 Variabilité saisonnière.....	76
3.2 Variabilité interannuelle.....	81
4.Discussion.....	85
5.Conclusion.....	88

Chapitre 4 – 1ère partie : Coccolith-derived turbidity and hydrological conditions in May in the Bay of Biscay90

1. Introduction.....	92
2. Material and Methods.....	94
2.1 Remote-sensing data.....	94
2.2 PELGAS observations.....	95
2.3 Calculated variables.....	96
3. Results.....	98
3.1 Satellite data.....	98
3.1.1 Interpolation on the coccolithophore blooms.....	98
3.1.2 Interannual variability of SPM and Chl-a between 2012 and 2015.....	99
3.2 In situ data.....	102
3.2.1 Turbidity and fluorescence profiles in May (2012-2015).....	102
3.2.2 Comparison between satellite SPM, in situ turbidity, SPM and PIM	

(Particulate Inorganic Matter).....	104
3.3 Stratification.....	106
3.3.1 Density, temperature and salinity profiles.....	106
3.3.2 Stratification index Ind_i	109
3.3.3 Turbidity profiles and coccolithophore blooms in the water column.....	111
3.4 PELGAS nutrients.....	112
4. Discussion.....	112
4.1 Using satellite-derived SPM and in situ turbidity as proxies for monitoring the coccolithophore blooms.....	112
4.2 Impact of stratification on coccolithophore blooms.....	114
5. Conclusion.....	117
Chapitre 4 – 2ème partie : Apport des données in situ de la campagne PELGAS 2016.....	119
1. Introduction.....	119
2. Données et méthodes.....	119
2.1 Données satellite.....	119
2.2 Les données in situ.....	120
3. Résultats.....	121
3.1 Données de SPM.....	121
3.2 Observations in situ des coccolithophores.....	123
3.3 Turbidité in situ.....	127
3.4 Stratification de la masse d'eau en 2016.....	131
4. Discussion-Conclusion.....	134
Chapitre 5 : Sensibilité de la méthode satellite.....	137
1. Introduction.....	137
2. Matériel et méthodes.....	138
2.1 Campagnes PELGAS 2016.....	138
2.2 Campagne MODYCOT 1998.....	139
2.3 Campagnes ARGAU 2 et ARGAU 3.....	140

Sommaire

2.4 Campagne TIC-MOC.....	141
2.5 Données satellite.....	142
3. Résultats.....	144
3.1 MODYCOT 1998.....	144
3.2 PELGAS 2016.....	146
3.3 ARGAU 2 et ARGAU 3.....	152
3.4 TIC-MOC.....	159
4. Discussion-Conclusion.....	162
Discussion générale.....	167
Perspectives.....	176
Références.....	178

Table des figures

Fig. 1. Cycle de vie haplodiphasique des coccolithophoridés

Fig. 2. Morphologie de l'alternance haploïde-diploïde et noms qui ont été attribués à la même espèce à cause de leur morphologie différente (selon Young et al., 2003).

Fig. 3. Image d'*Emiliana huxleyi* (MEB) et schéma de sa structure cellulaire

Fig. 4. Cycles de vie pour *Emiliana huxleyi* selon Green et al., 1996

Fig. 5. Images composites satellitaire de calcite entre 1979 et 1984 et entre 1997 et 2003.

Table 1.1. Les longueurs d'onde des réflectances spectrales de SeaWiFS et MODIS

Fig. 1.1. Schéma de la réflectance marine

Fig. 1.2. Variabilité saisonnière des SPM krigées ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) dans le Golfe de Gascogne en 2013.

Fig. 1.3. La zone Coccolithe aux abords du talus continental où les SPM au printemps peuvent être attribuées très majoritairement aux coccolithes.

Table 1.2. Moyennes spatiales de 6 paramètres (Turbidité, TSPM, SPM, SPM algale, TSPM in-situ, MIP) de la zone Coccolithe.

Fig. 1.4. Comparaison entre la turbidité in situ et les TSPM dans la zone Coccolithe.

Fig. 1.5. Comparaison entre les TSPM in situ ($\text{TSPM}_{\text{in situ}}$) et la turbidité in situ en 2013.

Table 1.3. Moyennes des paramètres satellite et in situ hors zone Coccolithe de 2012 à 2014.

Fig. 1.6. TSPM satellite versus TSPM in situ et SPM (non-algales) satellite versus MIP en 2013 sur la zone Coccolithe.

Fig. 1.7. Turbidité satellite (NTU) versus turbidité in situ (NTU) en 2013 sur la zone Coccolithe.

Fig. 1.8. Coefficient $b_b(546)$ en m^{-1} le 30 juillet 1999 tirée de Gordon et al. (2001).

Fig. 1.9. Concentration en coccolithes mL^{-1} : a) et en Calcite ($\text{moles}\cdot\text{m}^{-3}$) ; b) tirées de Gordon et al. (2001).

Fig. 1.10. Coefficients de rétrodiffusion b_b , en m^{-1} , calculé à partir des concentrations en SPM et en Calcite le 30 juillet 1999.

Fig. 1.11. Calcite et SPM le 25 avril 2013.

Fig. 1.12. Comparaison SPM et Calcite le 25 avril 2013.

Table 1.3. La rétrodiffusion à 550 nm exprimée en SPM, Calcite et coccolithes détachés.

Fig. 2.1. Schéma général de la méthode d'identification et de quantification des blooms de coccolithophores.

Fig. 2.2. Bloom de coccolithophores dans la zone d'étude Nord-Est Atlantique, au 25 avril 2013.

Fig. 2.3. Sélection des spectres de radiance de la base de données de spectres BD1 selon le critère de normalisation par nLw(490) et nLw (488) pour les capteurs a) SeaWiFS ; b) MODIS.

Fig. 2.4. Spectres de radiance (nLw) sélectionnés pour la base de données BD2 dans l'application de la méthode fuzzy.

Fig. 2.5. Application de la méthode fuzzy pour le 25 Avril 2013.

Fig. 2.6. Test de sensibilité sur le nombre de pixels de coccolithes pixels du 25 Avril 2013.

Fig 2.7. Application de la méthode fuzzy pour le 11 janvier 2014.

Fig. 2.8. Concentration en SPM versus concentration en Calcite en avril 2013.

Fig. 2.9. Moyennes mensuelles de surface de bloom de coccolithophores obtenus à partir de la méthode fuzzy et PHYSAT d'avril à août entre 1998 et 2003.

Fig. 3.1. Zone d'étude Atlantique Nord-Est avec un bloom de coccolithophores au 25 Avril 2013 observé par 3 produits satellite différents.

Fig. 3.2. Régression entre les bilans journaliers de coccolithes SPM_{fc} ($g.m^{-3}$) MODIS et SeaWiFS d'avril à août 2003 ($R^2=0.89$).

Fig. 3.3. Moyennes mensuelles des concentrations SPM_{fc} entre avril et juin.

Fig. 3.4. Nombre moyen de pixels de coccolithes pour la zone d'étude Atlantique Nord-Est et les 4 sous-zones (1998-2015).

Fig. 3.5. Variabilité interannuelle par quinze jours (1998-2015) du nombre de pixels de coccolithes d'avril à août et des anomalies de la série temporelle pour les sous-zones.

Fig. 3.6. Variabilité interannuelle des pixels de coccolithes et des pixels clairs sur la zone d'étude, Atlantique Nord-Est (1998-2015).

Fig. 4A.1. Transects and sampling stations (black triangles) performed during PELGAS cruises.

Fig. 4A.2. Diagram of the integration of turbidity profiles (NTU) between surface and MLD and DGL.

Fig. 4A.3. The 11 daily satellite SPM images between May 3-13 for interpolating by kriging the SPM image of May 8, 2013 (in black square).

Fig. 4A.4. Interannual variability of SPM and the core "Coccolith area".

Fig. 4A.5. Time series of SPM (red line) and Chl-a (blue line) between 2012 and 2015 over the core Coccolith area.

Fig. 4A.6. In situ data along transects from PELGAS cruises.

Fig. 4A.7. Correlations in the core Coccolith area between satellite SPM, in situ SPM, in situ PIM and turbidity in surface.

Fig. 4A.8. Averages of in situ a) density, b) temperature and c) salinity profiles from PELGAS stations in the core Coccolith area in 2012 (dashed blue lines), 2013 (dashed red lines), 2014 (dashed green lines) and 2015 (dashed black lines).

Tab. 4A.1. Averages by year of satellite-derived SPM (g.m^{-3}), in situ surface turbidity (NTU), in situ SPM (g.m^{-3}), in situ PIM (g.m^{-3}), surface in situ Chl-a (mg.m^{-3}), nutrients (μM), in situ SST($^{\circ}\text{C}$), in situ salinity and density from stations in the core Coccolith area between 2012 and 2015.

Fig. 4A.9. Index of integration of stratification (Ind_i) for the stations of PELGAS cruises.

Tab. 4A.2. Averages of Index of integration of stratification (Ind_i) in the core Coccolith area and for the transect.

Tab. 4A.3. Averages of integration of turbidity profiles from coccolithophore bloom stations, integration from surface to the MLD (criterion of $\Delta\sigma=0.1$) and the corresponding percentage of total integration, integration from MLD to the density gradient layer (DGL) depth (criterion of maximum slope of density gradient) and the corresponding percentage of total integration.

Fig. 4B.1. Plan d'échantillonnage de la campagne PELGAS 2016 dans le Golfe de Gascogne avec la zone Coccolithe indiquée en noir.

Fig. 4B.2. Images de SPM krigés dans le Golfe de Gascogne entre le 30 avril et le 30 mai 2016.

Fig. 4B.3. Images krigées de SPM (algorithme OC5) de la zone nord du Golfe de Gascogne pendant la campagne PELGAS 2016.

Table 4B.1. Présence des différents genres et espèces de coccolithophores pour les stations 309, 310, 311, 332, 333 et 334 en surface observés au MEB durant la campagne PELGAS 2016.

Table 4B.2. Observations des espèces dominantes au MEB et comptages des cellules (L^{-1}) au MO pour les stations 312,311, 310, 309, 334, 333 et 332 en surface et au maximum de fluorescence (Max) durant la campagne PELGAS 2016.

Fig. 4B.4. Images au MEB des 3 genres/espèces dominants de coccolithophores observés durant la campagne PELGAS 2016.

Fig. 4B.5. Turbidité in situ de surface (a) et satellite (b) en (NTU) pendant la campagne PELGAS 2016 dans le Golfe de Gascogne.

Fig. 4B.6. Radiales (R1, R2, R3, R4) traversant le bloom de coccolithophores et les profils de turbidité in situ (NTU) correspondants.

Fig. 4B.7. Nombre de cellules de coccolithophores (L^{-1}) vs Turbidité in situ (NTU) des stations des radiales R1, R2, R3 et R4.

Fig. 4B.8. SST (°C) et salinité in situ de surface avec la position des radiales R1, R2, R3 et R4 de la campagne PELGAS 2016.

Fig. 4B.9. Profils des paramètres hydrologiques de la campagne PELGAS 2016 sur la zone Coccolithe (profils cyan), moyenne des profils de la zone Coccolithe (profils bleus), moyenne des profils des stations du bloom de coccolithophores (profils rouges).

Fig. 4B.10. Indice Ind_i de stratification pour la campagne PELGAS 2016.

Table 4B.3. Moyennes d'intégration des profils de turbidité des stations du bloom de coccolithophores : intégration totale, intégration entre la surface et la MLD (TMLD), le pourcentage de l'intégration totale correspondant, intégration entre la MLD et la DGL (TGLD) et le pourcentage de l'intégration totale correspondant.

Fig. 5.1. Images de SPM krigé du 21 et 26 mai et positions des stations échantillonnées de 2 radiales pendant la campagne PELGAS 2016.

Fig. 5.2. Stations échantillonnées lors de la campagne MODYCOT 1998.

Fig. 5.3. Stations échantillonnées lors de la campagne TIC-MOC en mars 2015.

Fig. 5.4. Le plateau patagonien du 9/01/2010.

Fig. 5.5. Variabilité interannuelle du nombre de pixels de coccolithes entre 1998 et 2014.

Fig. 5.6. Abondances en coccosphères et image en fausses couleurs RGB lors du bloom de coccolithophoridés en avril 1998 lors de la campagne MODYCOT.

Fig. 5.7. Concentration en SPM (g.m^{-3}) versus données in situ (lithes. mL^{-1} et coccospheres. mL^{-1}) en avril 1998 dans le Golfe de Gascogne.

Fig. 5.8. Images au MEB des espèces de coccolithophores identifiés durant la campagne PELGAS 2016.

Table 5.1. Stations des radiales R1 et R2 en surface (surf.) et au maximum de fluorescence (prof.) avec : dénombrement de coccosphères et de coccolithes (L^{-1}), turbidité (NTU) et dominance des espèces de coccolithophores.

Fig. 5.9. Concentration de surface de la campagne PELGAS 2016 pour les radiales R1 et R2.

Fig. 5.10. Corrélation entre coccosphères et coccolithes (R1+R2, surface et profondeur) lors de la campagne PELGAS 2016.

Fig. 5.11. Campagne PELGAS 2016 : a) Abondances en coccosphères vs. turbidité in situ (NTU) et b) abondances de coccolithes vs. turbidité des stations des radiales R1 et R2.

Fig. 5.12. Campagne PELGAS 2016 : a) Abondances en coccolithes et b) coccosphères vs. SPM des stations des radiales R1 et R2 (surface).

Fig. 5.13. Campagne PELGAS 2016 : Turbidité satellite vs. Turbidité in situ dans la zone Coccolithe.

Fig. 5.14. Distribution spatiale des abondances en coccosphères et en coccolithes de la campagne a-b) ARGAU 2 (2002) et c-d) ARGAU 3 (2003).

Fig. 5.15. Pourcentage de 4 groupes de coccolithophores de la campagne ARGAU 2 et abondances de coccolithes (x10) et coccosphères par station.

Fig. 5.16. Concentrations entre SPM et abondances de : a) coccosphères et b) de coccolithes, durant la campagne ARGAU 2.

Fig. 5.17. Corrélations entre SPM et abondances en coccolithes et coccosphères pour la campagne ARGAU 2.

Fig. 5.18. Pourcentage de 4 groupes principaux de coccolithophores de la campagne ARGAU 3 et les abondances en coccosphères et coccolithes par station.

Fig. 5.19. Concentrations en SPM (g.m^{-3}) durant la campagne ARGAU 3 et abondances de : a) coccosphères (L^{-1}) et b) coccolithes (L^{-1}).

Fig. 5.20. Corrélations entre SPM et abondances en coccolithes et coccosphères pour la campagne ARGAU 3.

Fig. 5.21. Concentrations entre SPM durant la campagne TIC-MOC et abondances de coccosphères.

Fig. 5.22. Concentration du pigment 19'-Hexanoyloxyfucoxanthine (19HF) en ng.L^{-1} et dominance de coccolithophoridés (%) sur le plateau patagonien durant la campagne TIC-MOC.

Fig. 5.23. Série temporelle de la contribution de quatre groupes phytoplanctoniques (coccolithophoridés [haptophycées-Phaeo], cryptophycées, diatomées, cyanophycées) au signal de fluorescence en flux continue issu du fluoroprobe de la campagne TIC-MOC.

Table 5.2. Synthèse des résultats d'abondances des campagnes étudiées.

Table 5.3. Synthèse des résultats des corrélations entre SPM satellite et abondances de coccolithes, coccosphères et de leur somme.

Table 5.4. Synthèse des valeurs en abondances en coccolithes et coccosphères constatées dans les régressions SPM-Abondances pour une valeur $\text{SPM}=1 \text{ g.m}^{-3}$.

Introduction

Les coccolithophores font partie de la famille nanophytoplanctonique (3-20 μm) des Haptophycées, de la classe des Prymnesiophycées (Hibberd, 1976). Une des caractéristiques principale des coccolithophores est leur production d'écailles composées de carbonate de calcium (CaCO_3 , calcite), les coccolithes, formant la « coquille » de la cellule, la coccosphère. Les fortes abondances de ces organismes nano-eucaryotes, depuis des millions d'années, ont contribué à la formation des sédiments qui peuvent compter plusieurs centaines de mètres d'épaisseur. Ces sédiments, visibles par exemple dans les falaises des bords de la Manche, comme celles du littoral du pays de Caux ou de Douvres, présentent une couleur blanche éclatante du fait de leur composition.

Les coccolithes mesurent quelques microns et peuvent se détacher de la cellule, la coccosphère, dans l'eau. Les coccolithes forment une sorte d'écailles qui recouvrent la cellule durant certaines étapes du cycle de vie des coccolithophores, comme pour *Emiliana huxleyi* (Klaveness, 1972). La forme des coccolithes est utilisée pour la classification taxonomique des coccolithophores, bien que certaines espèces montrent un polymorphisme des coccolithes, ou des types différents de coccolithes selon l'étape du cycle de vie de la cellule (Parke and Adams, 1960). L'apparition du microscope électronique et plus récemment la génétique ont bouleversé les anciens classements et des réajustements dans la classification sont fréquents.

La production des coccolithes est liée au cycle de division cellulaire du coccolithophore. Le processus de production des coccolithes reste un mécanisme complexe qui n'est pas encore bien connu, notamment par rapport aux paramètres qui contrôlent certaines formes particulières et la taille des coccolithes produits. Plusieurs types de coccolithes peuvent être présents chez une même espèce selon l'étape du cycle de vie de la cellule, les holococcolithes [HOL] et les hétérococcolithes. Le cycle de vie diffère selon le groupe de coccolithophore considéré et le type de reproduction (végétatif ou sexué) et les conditions qui induisent certaines étapes du cycle de vie restent encore mal connues. Les coccolithophoridés présentent, comme en général les prymnésiofycées, des phases haplodiplophasiques (Fig. 1.). Les holococcolithes sont développés lors de la phase haploïde et les hétérococcolithes lors de la phase diploïde (Suprha et al., 2016). Si les hétérococcolithes sont formés par des cristaux d'aragonite organisés radialement, les holococcolithes sont composés par des cristaux de petite taille, en générale inférieure à 0.5 μm .

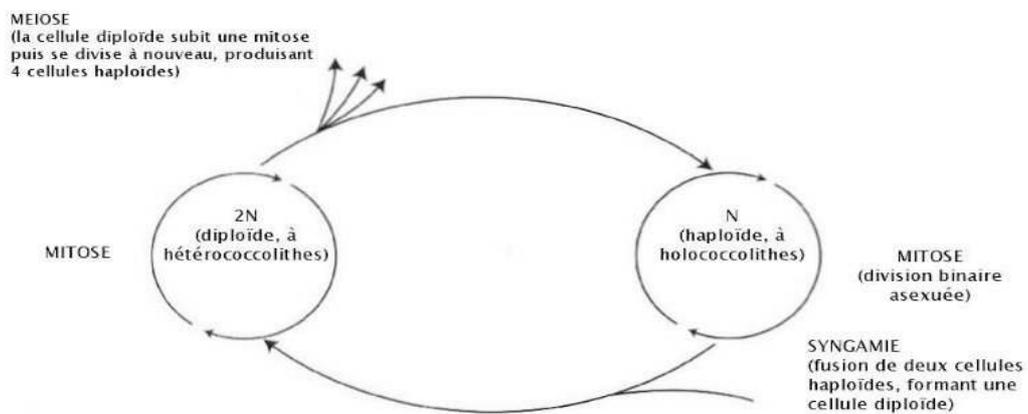


Fig. 1. Cycle de vie haplodiplophasique des coccolithophoridés

Par le passé les deux phases de développement ont été considérés comme des espèces différentes par manque de connaissance de leur cycle de vie : ce qui a considérablement retardé les études de leur écologie dans le milieu marin (Fig. 2).

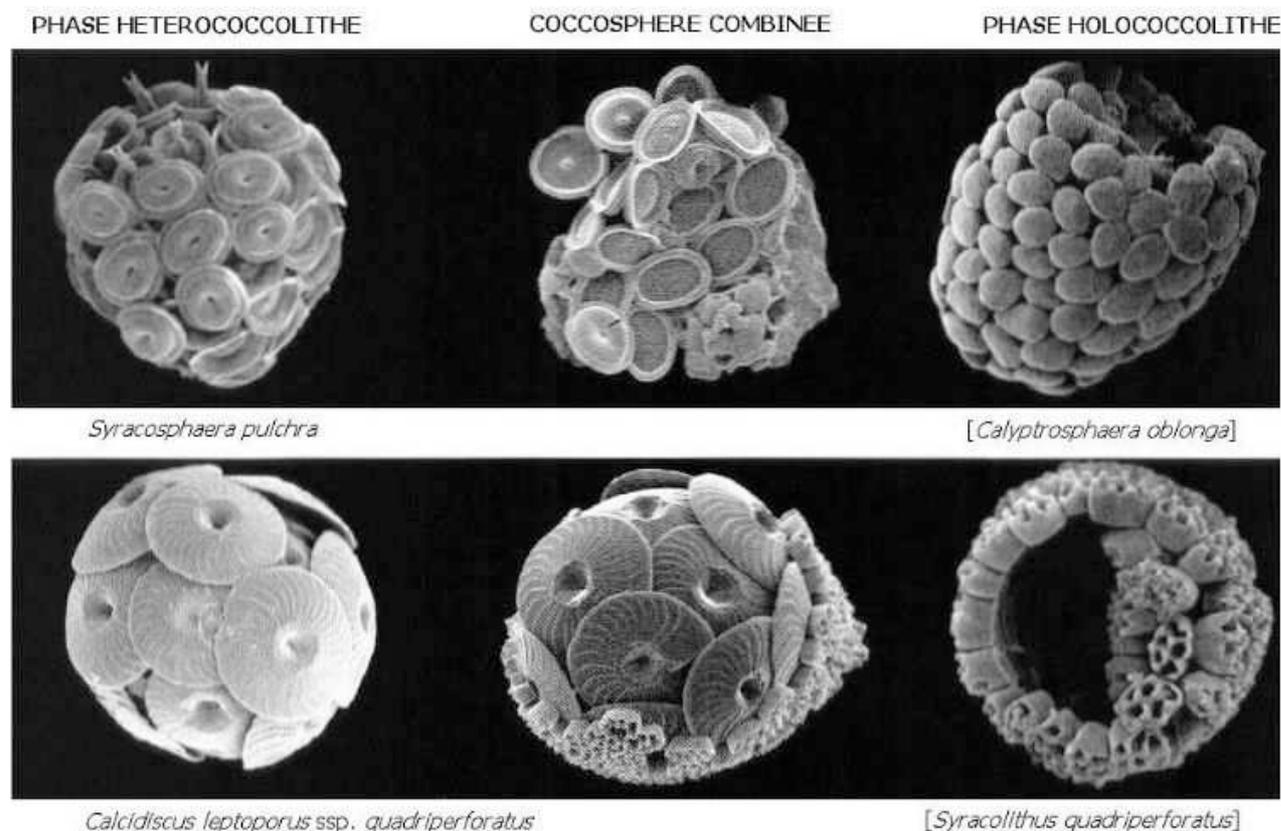


Fig. 2. Morphologie de l’alternance haploïde-diploïde et noms qui ont été attribués à la même espèce à cause de leur morphologie différente (selon Young et al., 2003).

Ce groupe phytoplanctonique a une répartition d’espèces selon la latitude, avec une diversité plus élevée dans les gyres subtropicaux et les milieux chauds oligotrophes (Winter et al., 1994). Les coccolithophores sont majoritairement représentés par *Emiliana huxleyi* qui est le plus important en nombre dans l’océan moderne (Paasche et al., 2001), observé dans toutes les eaux marines du globe, des eaux antarctiques jusqu’aux eaux équatoriales (Fig. 3.). Cette espèce peut représenter jusqu’à 50 % des abondances dans les communautés marines (Quéguiner, 2013), et bien au-delà au moment des blooms identifiés depuis l’espace par les capteurs embarqués (Holligan et al., 1983 ; Westbroek et al., 1993).

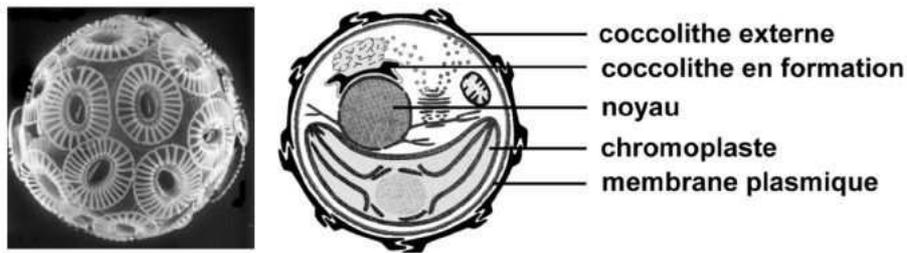


Fig. 3. Image d'*Emiliana huxleyi* (MEB) et schéma de sa structure cellulaire

Selon Green et al., 1996, *Emiliana huxleyi* présente une alternance de phases complexes : les cellules recouvertes de coccolithes, diploïdes et immobiles (cellules-C), les cellules nues sans coccolithes (cellules-N), des cellules flagellées (mobiles) qui possèdent des écailles organiques mais ne produisent pas de coccolithes (cellules-S) (cf Fig. 4.).

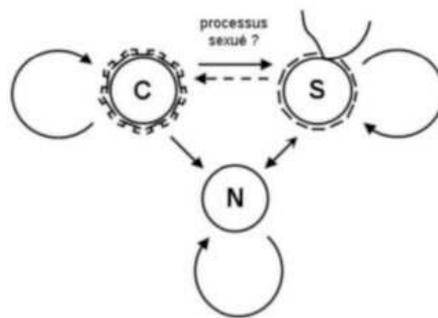


Fig. 4. Cycles de vie pour *Emiliana huxleyi* selon Green et al., 1996

Des études récentes suggèrent une stratégie de passage de la division cellulaire à la forme sexuée pour mieux combattre les attaques virales (Frada et al., 2008) qui impactent les dynamiques de blooms (Jacquet S. et al., 2002 ; Vardi et al., 2012). Cette stratégie a été nommée The Cheshire Cat : la forme haploïde serait plus résistante aux virus que la forme diploïde. Ce phénomène pourrait donc être à l'origine de la phase dissipative de coccolithes et de la production de blooms visibles depuis l'espace. Cependant, toutes les espèces de coccolithophoridés ne sont pas concernées par cette stratégie de survie.

1. Les coccolithophoridés au cœur du changement climatique

Les coccolithophores ont un rôle-clef dans les flux océaniques de carbone (Brown et Yoder, 1994) : la calcification par les organismes phytoplanctoniques compte pour environ 2/3 de la

calcification globale (Milliman, 1993) et les coccolithophores représentent environ 50 % de la pompe océanique de carbone dans l'océan ouvert (Shutler et al., 2013). A l'échelle globale, les blooms de coccolithophores sont étudiés pour la production de CaCO_3 et de diméthylsulfide (DMS) qui impacte les variations de CO_2 et l'albédo (Balch et al., 2005). En effet, le DMS, qui se transforme en dioxyde SO_2 , puis en sulfate SO_4 , finit par condenser en aérosols qui agissent comme des noyaux et favorisent la formation des gouttes de pluie et des nuages. Par ce processus, les coccolithophoridés participent au bilan de l'albédo de la planète, ajouté à l'effet miroir produit par les blooms renvoyant vers l'espace une partie de la radiation reçue.

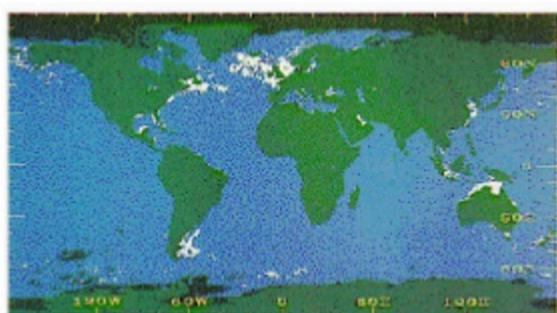
Les stocks de carbone et de calcite ainsi que les flux de CO_2 produits par les coccolithophores ont également des rétro-actions climatiques. Le carbonate de calcium joue un rôle important dans le transport de carbone dans l'océan profond (Armstrong et al., 2002 ; Klaas and Archer, 2002) : dans la couche de surface, ce producteur primaire pompe du CO_2 par le processus de photosynthèse, produit du CO_2 par le processus de calcification des coccolithes, selon la réaction (1), et produit de la calcite qui sédimente vers le plancher océanique (Sabine et al., 2004). Le carbonate de calcium joue également un rôle de ballast pour la matière organique particulaire en transportant le carbone organique en profondeur (Iglesias-Rodrigues et al., 2002).



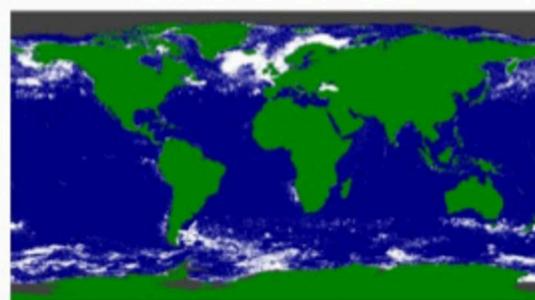
Aujourd'hui, des hypothèses contradictoires sont mises en avant par rapport à l'évolution des blooms de coccolithophores pendant l'ère anthropogénique. En effet, sous l'hypothèse d'une augmentation de l'acidification (le pH diminue avec l'augmentation du CO_2) dans la couche de surface des océans (Orre et al., 2005), la calcification, le développement et l'extension des blooms de coccolithophores pourraient être impactés positivement ou négativement (Doney et al., 2009 ; Beaufort et al., 2011). D'une part l'abondance des coccolithophores diminuerait, du fait de l'acidification due au changement climatique, avec une diminution de la calcification engendrant une diminution de CO_2 libéré dans l'eau (Gattuso et al., 1999b Riebesell et al., 2000 ; Zondervan et al., 2001 ; Barker et al., 2003). Ziveri et al. (2014) a par ailleurs montré l'impact de l'acidification des eaux marines sur les coccolithophores en profitant des résurgences proches des volcan en Méditerranée. De nombreux projet proposent l'étude des conséquences de cette acidification, tel le projet CALHIS (campagnes TIC-MOC) auquel

nous avons contribué. D'autre part les coccolithophores auraient une rétroaction positive sur le CO₂ atmosphérique lors des blooms par le processus de calcification qui provoquerait une augmentation des valeurs de pCO₂ (Taylor et al., 1991 ; Holligan et al., 2010). En effet, la pompe biologique réduit le pCO₂ dans la couche de surface et facilite le retrait diffusif du CO₂ atmosphérique. A l'inverse, la précipitation du carbonate de calcium augmente le pCO₂ et alimente son dégazage. Sur les 100 derniers millions d'années, ces deux flux de carbone ont été modulés par l'abondance relative des diatomées et des coccolithophores, consécutifs aux rétro-actions sur le CO₂ atmosphérique et le climat (Cermeno et al., 2008).

La deuxième hypothèse, suggérant une augmentation de l'abondance des coccolithophores est illustrée par la Fig. 5. Celle-ci montre des images composites de calcite, résultat d'images combinées issues du Coastal Zone Color Scanner (CZCS) et de SeaWiFS (Sea-Viewing Wide Field-of-View Sensor) entre deux périodes de six années (1979-1984 et 1997-2003), indiquant une surface de calcite plus importante pour la période 1997-2003. Ces deux images montrent que la réaction de la dynamique des coccolithophores aux changements environnementaux, et les conséquence du processus d'acidification sur les coccolithophores restent encore mal connus (Tyrell et al., 2008).



CSCZ 1979-1984 (Brown and Yoder 1994)



SeaWiFs 1997-2003 (Brown NASA-USA c.p)

Fig. 5. Images composites satellitaires de calcite entre 1979 et 1984 et entre 1997 et 2003.

Ces deux hypothèses pourraient dépendre de la réponse physiologique des coccolithophores, et de l'étendue future de leur habitat en lien avec les changements physiques et biologiques de leur environnement. En utilisant les données de CPR (Continuous Plankton Recorder), Rivero-Calle et al. (2015) ont montré ainsi que l'apparition des coccolithophores dans l'Atlantique Nord a augmenté entre 2 et 20 % entre 1965 et 2010. Une comparaison globale de

l'imagerie du CZCS (1978-1986) et de SeaWiFS (1997-2004) ont fait apparaître la progression des coccolithophores dans les eaux sub-arctiques (Smyth et al., 2004).

Il y a également des preuves provenant des échantillons de plancton, des pièges à sédiment, et des images satellitaires montrant que le coccolithophore *Emiliana huxleyi* s'étend vers les pôles dans les 2 hémisphères depuis deux décennies (Winter et al, 2014 ; Harada et al., 2012).

Globalement, ce groupe de phytoplancton reste donc mal connu, notamment par rapport à la distribution de ses blooms. Les facteurs environnementaux qui contrôlent les efflorescences (Holligan, 2007) restent encore mal connus ainsi que leur dynamique, leur évolution spatiale et temporelle, face aux changements climatiques et au processus d'acidification.

Dans le but d'évaluer les rétro-actions des coccolithophores dans un contexte de changement climatique, il est nécessaire de connaître la phénologie et la variabilité à long terme des blooms. La détermination de la tendance des blooms sur un long terme, décrite par la variabilité saisonnière et interannuelle, nécessite une discrimination du signal des coccolithophores à partir des matériaux optiquement actifs ayant des propriétés de forte rétrodiffusion, tels que les blooms importants de phytoplancton, les récifs coralliens et les particules minérales des eaux côtières (Brown et al., 1994).

Il est courant de nos jours de diversifier les méthodes d'étude du milieu marin. Pour les coccolithophoridés, il est possible d'utiliser la télédétection avec les images satellite, les méthodes in situ avec les identifications et dénombrements au microscope optique et électronique à balayage (MEB) des coccosphères et des coccolithes, l'approche pigmentaire, la cytométrie et la génétique. L'identification des espèces par microscopie est basé sur la forme et la dimension des coccosphères et des coccolithes, ce qui est proche de ce qui est identifié depuis l'espace, car c'est bien les plaques calcaires qui produisent la rétrodiffusion de la lumière. Pour la chémotaxonomie, le processus est différent : la méthode est basée sur les rapports multi-pigmentaires permettant de quantifier la biomasse chlorophyllienne de différentes classes algales. Le pool pigmentaire des cellules haploïdes et diploïdes des coccolithophores est le même (van Lenning et al., 2004), ce qui veut dire que nous pouvons ne pas avoir des plaques calcaires dans la mer, tout en ayant des fortes quantités de coccolithophoridés dans leur forme haploïde.

2. Les coccolithes et coccosphères : des particules en suspension observables comme les autres ?

L'observation des coccolithophoridés depuis l'espace a démarré avec le début du déploiement des capteurs de Couleur de l'Eau, tant leur signal est visible depuis l'espace. Omniprésentes dans les océans du globe, les efflorescences des coccolithophoridés se développent à une échelle que seuls les satellites défilants à orbite polaire peuvent couvrir. L'approche par télédétection fournit une large couverture spatiale et temporelle (deux décennies) permettant d'analyser à large échelle la variabilité des blooms de ce phytoplancton produisant du calcaire. Leur concentration peut être estimée grâce à leur poids en calcite ou le nombre de moles de calcite par mètre cube (Ackleson et al., 2012). *Emiliana huxleyi* a ainsi été observée depuis le lancement de CZCS (Coastal Zone Color Scanner) en 1978, le long de la marge nord-ouest européenne entre 40°N et 60°N (Holligan et al., 1983).

Les premiers travaux effectués par Holligan (1983) avec les images CZCS ont montré de plus grandes valeurs de réflectance pour les pixels à l'intérieur d'eaux riches en coccolithophores, et Brown and Yoder (1994) ainsi que Brown (1995) décrivent les premières recherches sur la détection de ces blooms. L'utilisation d'une technique de classification de réflectance pour l'océan global (Ackleson et al., 1994 ; Merico et al., 2003) a permis d'identifier les limites associées à cette méthode, incluant la présence de faux-positifs provenant de plusieurs sources : des erreurs de correction atmosphérique, du CDOM (Colored Dissolved Oceanic Matters) et surtout des matières en suspension non-algales (eaux turbides). L'application de masques standards de coccolithes ont également été testés, mais ne sont pas applicables dans certaines régions (Holligan et al., 2010) et suggèrent des ajustements régionaux pour détecter les blooms. Par ailleurs, les seuils utilisés par la NASA pour l'algorithme standard SeaWiFS masquant les coccolithophores sont estimés comme trop élevés pour les blooms dans certaines zones (Iida, 2002). Le développement de la méthode Physat (Alvain et al., 2008) propose un algorithme de classification de 4 groupes de phytoplancton à l'échelle globale océanique, à partir des données de réflectance de SeaWiFS. Ce type d'algorithme établit la dominance entre 4 classes de taille de phytoplancton à partir de climatologies, et non pas la phénologie de chaque groupe. Des algorithmes de ratios de bandes spectrales ont été utilisés pour la détection de certains blooms toxiques dominés par les dinoflagellés dans des régions

spécifiques, dans le sud du Benguela (Bernard et al., 2005), par un algorithme empirique basé sur le ratio 665 et 709 nm de MERIS. D'autres méthodes ont été mises au point sur certaines espèces d'efflorescences toxiques, telle que *Karenia brevis*, basées sur un indice de bloom prenant en compte un ratio de différences de bandes spectrales (665-681 nm) sur une somme normalisée de 2 bandes de réflectance (Amin et al., 2009). Ces méthodes liées à certains blooms toxiques fonctionnent sur des zones bien spécifiques.

2.1. L'algorithme Calcite ou PIC (Particulate Inorganic Carbon) de la NASA

Parmi les produits de base obtenus à partir des réflectances marines et distribués par la NASA se trouve la concentration en Carbone Inorganique Particulaire correspondant à la concentration en moles de carbonate de calcium par m^{-3} . Ce produit élaboré dans une démarche volontariste de la NASA est issu de la fusion de deux méthodes, l'une dite « deux-bandes » (Balch et al., 2005) et l'autre dite « trois-bandes » (Gordon et al., 2001). Le premier propose une concentration en PIC calculée à partir des réflectances dans les courtes longueurs d'onde (440 et 550 nm), à travers l'utilisation d'une Table de Correspondance ou Look-Up-Table (LUT) et le second à partir de trois bandes dans les grandes longueurs d'onde (670, 765 et 865 nm). L'utilisation d'une LUT dans les courtes longueurs d'onde permet d'évaluer simultanément la chlorophylle-a (bien reliée à la réflectance dans le bleu à 440nm) et le PIC. Le second est particulièrement adapté aux fortes concentrations en PIC lorsque la réflectance à 550 nm sature. L'algorithme du PIC de la NASA, en mole de Carbone par m^{-3} peut être transformé en concentration de calcite. Ce produit a été spécifiquement développé pour les coccolithes et fait partie du panel des produits standards diffusés par la NASA, et jusqu'ici personne n'a mis en avant une méthode concurrente.

2.2 L'algorithme des Matières en Suspension non-algales de l'Ifremer : une alternative possible à l'algorithme NASA ?

Indépendamment de l'estimation du PIC attaché aux coccolithes, des algorithmes de matières en suspension, empiriques (comme celui de Loisel et al., 2014) ou semi-analytiques (comme ceux de Nechad et al., 2010, Han et al., 2017) ont été développés par de nombreuses équipes

dans le monde dans le but d'évaluer les concentrations en matières en suspension totales, en visant particulièrement les zones côtières. L'Ifremer a de son côté développé un algorithme semi-analytique des matières en suspension non-algales (Gohin et al., 2005 ; Gohin, 2011). Le caractère non-algal du produit signifie qu'il représente les matières en suspension non lié au phytoplancton et à ses dérivés dans le milieu. En effet, il est destiné aux modélisateurs travaillant au développement de modèles biogéochimiques et auxquels il fournit un proxy pour calculer le coefficient d'atténuation de la lumière descendante diffuse dans les longueurs d'onde de la photosynthèse, le K_{PAR} , dû uniquement à la part minérale des matières en suspension présentes dans l'eau de surface. Ce produit est disponible à l'Ifremer depuis 1998, suite au lancement de SeaWiFS en août 1997. Les données quotidiennes des capteurs SeaWiFS, MODIS-AQUA, VIIRS et MERIS sont depuis disponibles quotidiennement sous forme de produits projetés géométriquement avec ou sans interpolation multi-capteurs sur une grille à 1.2 km² couvrant le plateau nord-ouest européen et ses abords. Ces données sont souvent utilisées pour forcer les modèles en lumière disponible dans la couche euphotique (Huret et al., 2005) ou pour valider les modèles hydrosédimentaires (Sykes et Barciela, 2012 ; Van der Molen et al., 2016 ; 2017) ou les modèles mixtes (Edwards et al., 2012 ; Van der Molen et al., 2016). Il est actuellement proposé dans le cadre du projet européen de surveillance CMEMS (Copernicus Marine Environment Monitoring Service) en tant que produit non-algal SPM (Suspended Particulate Matters). Nous conserverons ce titre raccourci, SPM, pour nommer ce produit dans la suite de notre travail.

Les coccolithes, sont alors visibles sur les cartes des SPM grâce à leur forte capacité de rétrodiffusion. Si l'on se place du point de vue de l'algorithmie optique de la Couleur de l'Eau, et de la production de cartes de SPM, les coccolithes sont des particules comme les autres. Bien que le cycle de vie des coccolithophores, les différentes espèces, les détachements plus ou moins important de coccolithes soient des facteurs de complexification de l'analyse, ils apparaissent dans des eaux relativement claires du plateau continental ouest-européen, et ne sont pas à priori plus complexes que les agrégats organo-minéraux que l'on trouve sur le plateau continental et au-dessus des petits fonds. Une meilleure connaissance des coccolithophores, leurs propriétés optiques et phénologie, peut donc permettre d'améliorer à terme le produit SPM, ne serait-ce que par une reconnaissance des pixels « coccolithes » qu'il serait possible de masquer sur le produit SPM. Réciproquement, l'estimation des coccolithes

peut se faire sans aucun doute à partir de l'algorithme semi-analytique des SPM, en particulier par l'adaptation aux coccolithophoridés du coefficient de rétrodiffusion par unité de masse qui est au coeur de la méthode. Cet algorithme serait donc adapté suivant les endroits et les saisons à trois types de particules non-algales : les petites particules minérales remises en suspension provoquées par les tempêtes hivernales, les agrégats et flocs post efflorescence (été et automne) avec de plus grosses particules, moins rétrodiffusantes que les premières pour une même masse, et enfin les coccolithes, que l'on attend comme particulièrement rétrodiffusants du fait de leur section efficace de rétrodiffusion.

Ce travail de thèse est loin d'être le premier à aborder la question des propriétés optiques des coccolithophoridés et leur observation depuis l'espace (thèse de Merien Davy, 2003), mais il se caractérise par l'utilisation d'une méthode algorithmique développée sur le plateau continental et visant principalement à estimer le contenu des particules en suspension ou dans les panaches des fleuves.

Dès l'origine de cette thèse, il fut envisager d'utiliser ces produits SPM sur les coccolithophoridés en tant qu'alternative au produit PIC, non pas parce que le produit était intrinsèquement meilleur mais parce que l'on disposait d'une vaste base de données interpolées ou non. Par ailleurs, nous verrons dans le chapitre 1 que cet algorithme est très semblable à celui de la NASA bien que développé indépendamment. Il fonctionne aussi avec le passage d'une estimation issue du canal à 555 nm (vert) à une estimation issue du canal dans le rouge (670 nm). Il utilise aussi une LUT, mais pour estimer a priori la concentration en chlorophylle-a dont on déduira la part d'absorption et de diffusion liée à la composante « phytoplancton » dans la réflectance marine totale. Ces similitudes dans les méthodes sont très rassurantes mais on verra dans le chapitre 1, traitant des méthodes que l'algorithme Ifremer est plus facilement paramétrable et adaptable à tous types de particules et qu'il est plus continu.

3. Discriminer les pixels « coccolithes »

Dans le chapitre 2, nous développerons une méthode de classification des pixels pour identifier les pixels où les coccolithes sont présents. On utilisera pour cela la méthode dite

Fuzzy (Moore et al., 2009), qui procure non pas une classification binaire mais un indice de proximité avec un référent optique typique des coccolithophores, afin de discriminer le signal des coccolithophores dans le signal de SPM pour quantifier les blooms.

4. Estimer les variabilités spatiales et temporelles des efflorescences aux abords du talus du plateau continental ouest-européen

Dans le chapitre 3, cette méthode sera appliquée à une série de 18 années d'observation de la Couleur de l'Eau entre 1998 et 2003 de radiances SeaWiFS et MODIS sur le plateau Nord-Est Atlantique du Golfe de Gascogne jusqu'au sud de l'Irlande. Cette zone productive en blooms de coccolithophores à la fin du printemps (Holligan et al., 1983 ; Tyrrell and Merico, 2004 ; Harlay et al., 2010 ; Schiebel et al., 2011 ; Van Oostende et al., 2012 ; Morozov et al., 2013 ; Poulton et al., 2014). La méthode de discrimination des pixels de coccolithes permettra de discriminer la fraction de coccolithes du signal total de SPM présent sur le plateau continental, afin d'évaluer la variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores.

5. Comment le signal observé de l'espace est-il relié aux observations de la turbidité de surface et comment celle-ci se prolonge-t-elle en profondeur dans des observations à la mer dans le Golfe de Gascogne ?

Depuis de nombreuses années les campagnes PELGAS ont lieu au cours du mois de mai dans le Golfe de Gascogne suivant un réseau de radiales standardisé, depuis la côte espagnole jusqu'à la pointe de la Bretagne. L'objectif de ces campagnes est d'évaluer entre autres la biomasse d'anchois disponible au printemps pour répondre aux demandes d'évaluation de l'Union Européenne, et d'étudier le fonctionnement de l'écosystème pélagique dans son ensemble afin de comprendre les interactions de l'anchois avec son environnement. Depuis 2012, un turbidimètre installé sur le profileur fournit des informations sur la turbidité de la

colonne d'eau et donc sur la diffusion par les particules. A proximité du talus et plus au large, il n'y a plus en mai de particules minérales autres que les coccolithes pour générer la turbidité. Ces informations nous seront donc précieuses pour, d'une part, valider le produit SPM et, d'autre part, évaluer en profondeur la présence des coccolithes. Les campagnes PELGAS sont extrêmement riches d'informations physiques et biologiques, y compris sur le compartiment du mésozooplancton. Ces campagnes, mobilisant une cinquantaine de scientifiques et de marins à bord du navire Thalassa, fournissent un panel d'observations sur le milieu au printemps lorsque les anchois se reproduisent. Longtemps nous avons cherché à définir à partir des données satellite (température de surface, irradiance solaire, vent, chlorophylle) un indicateur synthétique de l'état du milieu lors de cette période printanière cruciale dans la vie du milieu pélagique du Golfe de Gascogne. L'abondance des coccolithes et la turbidité pourraient-ils fournir un de ces indicateurs si ces paramètres sont reliés à une stratification saisonnière plus ou moins marquée ? C'est dans cet esprit que nous proposerons à travers ce chapitre une publication s'intégrant pleinement dans un numéro « special issue » du journal *Progress in Oceanography* sur les apports des campagnes PELGAS à la connaissance du Golfe de Gascogne. Le chapitre quatre sera composé de deux parties, la première présentant l'article soumis basé sur les années 2012-2015, et la seconde développant les résultats de l'année 2016 qui fut celle des prélèvements et analyses de coccolithophores. Dans cette deuxième partie nous vérifierons certaines hypothèses avancées sur le lien entre l'intensité de la stratification et l'abondance des coccolithophores. Nous verrons également le lien entre la turbidité, le signal de SPM, l'abondance et la diversité des coccolithophores.

6. Quelle est la sensibilité de l'algorithme SPM aux différentes espèces de coccolithophores et quelle abondance cellulaire ou en coccolithes détachés entraîne une hausse suffisante de la turbidité et des SPM pour détecter un signal ?

Les analyses floristiques de la campagne PELGAS 2016 nous poussent à aborder dans le chapitre cinq la détection quantitative des coccolithophores, suivant les espèces et le rapport des coccolithes détachés par rapport aux coccosphères. Pour cela, nous considérerons

également les turbidités mesurées et les données des campagnes en Atlantique sud sur le plateau argentin, TIC-MOC (2015), ARGAU 2 (2002) et ARGAU 3 (2003). Comme la zone Atlantique Nord-Est, le plateau continental patagonien est une région très productive dont l'importance dans le cycle du carbone a été montrée (Schloss et al., 2007 ; Dogliotti et al., 2014), et riche en blooms de coccolithophores durant l'été austral (Brown and Podesta, 1997 ; Signorini et al., 2006 ; Garcia et al., 2011 ; Poulton et al., 2013). Les observations in situ de coccolithophores sont plutôt rares dans la région du plateau patagonien, les différentes campagnes offrent ici l'opportunité d'évaluer la sensibilité du signal satellite de SPM à l'abondance de coccolithophores et à la composition taxonomique des blooms.

Dans l'ensemble de cette thèse, nous n'entrerons pas dans le détail des propriétés optiques inhérentes des coccolithophoridés que nous n'avons pas mesurées, mais privilégierons la rétrodiffusion par cellule ou par coccolithes. C'est en effet par ce paramètre, bien relié à la turbidité, que nous pourrons à l'avenir ajuster les estimations de l'algorithme SPM à l'évolution éventuelle de répartition des espèces de coccolithophoridés dans le Golfe de Gascogne.

Chapitre 1

Quantification des blooms de coccolithophores

1. Introduction

Le produit de référence pour la détection des coccolithophores depuis le satellite est le PIC (Particulate Inorganic Carbon), également appelé 'Calcite'. Il est fourni par la NASA comme produit standard de niveau 2 (L2).

L'algorithme SPM de l'Ifremer suit la même approche algorithmique que la calcite. Les produits de SPM (Gohin, 2005, 2011), dans le cadre du projet européen Copernicus Marine Environment Monitoring Service (CMEMS), ont été utilisés sur le plateau continental ouest-européen pour différents objectifs. On peut mentionner parmi ces derniers la validation de modèles sédimentaires (Sykes and Barciela, 2012 ; Van der Molen et al., 2016, Ford et al., 2016), l'évaluation de l'impact des vagues sur la disponibilité de la lumière dans la colonne d'eau et leurs conséquences sur le développement du phytoplancton (Gohin et al., 2015) ainsi que la définition de régions hydro-météorologiques (Capuzzo et al., 2013). Le produit SPM a aussi été utilisé pour forcer la capacité d'ingestion de l'huître du Pacifique *Crassostera gigas* dans un modèle de croissance appliqué aux eaux européennes (Thomas et al., 2016). Les coccolithes étant des plaques de calcite qui agissent optiquement de manière identique aux SPM, les images de SPM peuvent fournir un jeu de données utile pour analyser la variabilité des blooms de coccolithophores. Les coccolithes détachés peuvent biaiser les SPM lorsque la radiance marine est traitée avec une procédure standard (Gohin et al, 2005, 2011) ; il y a donc une nécessité à analyser l'effet des coccolithophores sur le produit de SPM.

Ce chapitre compare dans un premier temps le produit satellite SPM au produit satellite calcite (NASA). Pour évaluer la robustesse du produit SPM, celui-ci sera également comparé à des données in situ de matières en suspension, de matières inorganiques particulières et de turbidité.

2. Matériel et méthodes

2.1 La réflectance marine des capteurs SeaWiFS et MODIS

Le produit de base issu des capteurs de la Couleur de l'Eau est la réflectance de remote-sensing (Rrs) provenant des capteurs SeaWiFS (Sea Wide Field-of-view Sensor) et MODIS (MODerate resolution Imaging Sensor)/AQUA de la NASA. La Figure 1.1 présente le schéma de la réflectance marine. Le terme Rrs définit le rapport de la luminance nL_w (appelée aussi radiance) quittant l'eau, normalisée avec le soleil à la verticale et sans atmosphère, par rapport à l'irradiance E_0 entrant pour un soleil au zenith. Les radiances et réflectances de remote-sensing sont dites spectrales car définies sur un ensemble de longueurs d'onde dans le domaine du visible (cf Table 1.1), avec une résolution spatiale dépendante de la gamme de longueurs d'onde. Les données de SeaWiFS couvrent la période 1998-2003 et celles de MODIS/AQUA de 2003 à 2017, à une résolution spatiale de 1km.

Table 1.1. Les longueurs d'onde des réflectances spectrales de SeaWiFS et MODIS

SeaWiFS	412	443		490	510	555			670		765	865
MODIS	412	443	469	488	531	547	555	645	667	678	748	869

Les données de base, dites L0, sont les données acquises par le capteur embarqué donc à pleine résolution mais sans traitement. Les données L1A sont elles, géoréférencées avec indication de la date d'acquisition et des données auxiliaires de calibration ; c'est par exemple le cas des données au sommet de l'atmosphère.

Les données L2 sont des données géophysiques dérivées des L1 avec la même résolution de base et souvent groupées en ensemble comme la réflectance de remote-sensing Rrs, la chlorophylle-a, le carbone inorganique particulaire (PIC), etc... Les données L3 sont des données L2 projetées sur une grille durant une certaine durée (un jour, une semaine). Les données L4 sont des données interpolées multi-capteurs.

Nos données de base sont les images L3 de réflectance, SPM et PIC obtenues par un traitement quotidien à l'Ifremer par projection des images L2 sur une grille dite Atlantique, à

1.2 km de résolution. Ces données sont ensuite interpolées dans un produit L4 par krigeage afin de combler les données manquantes dues aux nuages.

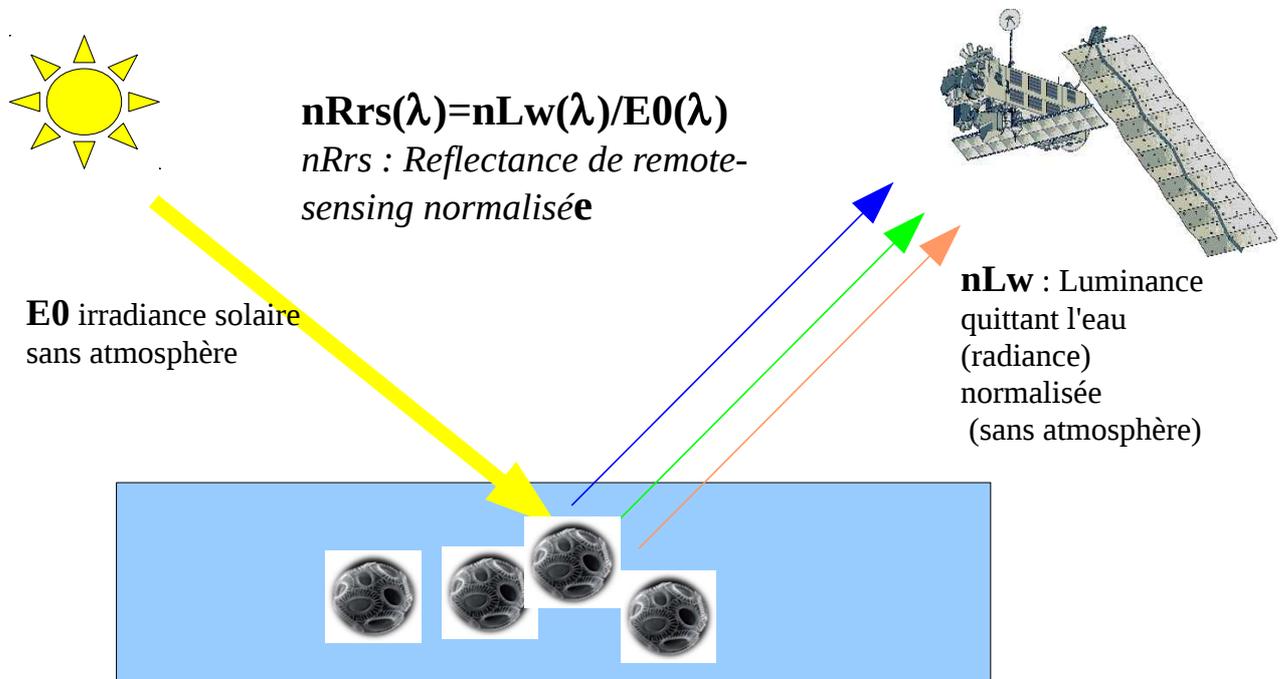


Fig. 1.1. Schéma de la réflectance marine

2.2 L'algorithme SPM Ifremer

Les données satellite journalières de matières en suspension non-algales SPM (définies par le terme SPM par la suite) et de chlorophylle-a (définie par le terme Chl-a par la suite) issues de l'algorithme Ifremer, sont utilisées ici pour suivre les blooms de coccolithophores. Le modèle semi-analytique utilisé pour retrouver les SPM à partir de la réflectance satellite est décrit dans Gohin et al. (2005) et Gohin (2011). Cet algorithme permet d'obtenir les SPM par inversion de la radiance marine en tenant compte d'une connaissance à priori de la Chl-a obtenue par la méthode OC5 (Gohin et al., 2002).

La méthode OC5 d'estimation de la Chl-a est empirique, et provient de l'application de deux Look-Up Tables (LUT), basées sur la radiance spectrale nLw. Cette méthode est dérivée de l'algorithme OC4/SeaWiFS de la NASA (Gohin et al., 2002).

Les valeurs de SPM sont estimées à partir des radiances à 550 nm et 670 nm, après une

première estimation de la concentration en Chl-a.

Selon les niveaux de SPM estimés, la concentration finale est conservée à 550 nm si la concentration de SPM à 550 nm est inférieure à 4 g.m^{-3} et celle à 670 nm inférieure à 3.9 g.m^{-3} ; ce qui est le cas pour les eaux relativement claires. Dans le cas contraire, la concentration de SPM à 670 est conservée. Ces calculs sont réalisés en deux étapes. En cas de valeur négative pour les deux longueurs d'onde, la valeur de SPM est mise à 0.05 g.m^{-3} .

La première étape permet d'estimer un terme intermédiaire de réflectance R' à partir de la radiance normalisée (nLw), selon l'équation suivante (1.1) :

$$R' = \alpha_0 + \alpha_1 nLw \quad (1.1)$$

Avec α_0 et α_1 deux constantes définies pour les deux longueurs d'onde (550 nm et 670 nm).

Le terme intermédiaire de réflectance R' est relié aux coefficients d'absorption et de rétrodiffusion par l'équation (1.2) :

$$R' = \frac{b_b}{a + b_b} \quad (1.2)$$

Dans l'équation (1.2), a et b_b définissent respectivement les coefficients d'absorption et de rétrodiffusion (dépendants de la longueur d'onde). Ces coefficients peuvent être exprimés à partir des différents composants : l'eau pure, la concentration en Chl-a, indicateur de la biomasse phytoplanctonique, et la concentration en SPM, par l'équation (1.3) :

$$b_b = b_{bw} + (b_{bchl} * Chl) + (b_{bsp} * SPM) \quad \text{et} \quad a = a_w + a_{chl} * Chl + a_p * SPM \quad (1.3)$$

Les coefficients identifiés par “*” dans l'équation (1.3) représentent les Propriétés Optiques Inhérentes (IOPs) spécifiques aux masses de la Chl-a et de SPM ; le terme “w” caractérise l'eau pure. La contribution spécifique des matières organiques dissoutes (CDOM), autrement appelées les « substances jaunes », est ignorée dans l'algorithme.

Après les substitutions réalisées dans l'équation (1.3), la dernière étape consiste à exprimer la concentration de SPM par inversion de l'équation (1.2) :

$$SPM = \frac{R' [a_w + b_w + (a_{chl} * + b_{chl} *) Chl] - [b_{bw} + b_{bchl} * Chl]}{b_{bp} * - (a_p * + b_{bp} *) R'} \quad (1.4)$$

Les constantes α_0 et α_1 ont été obtenues par minimisation de la variance des erreurs dérivée de l'équation (1.4) appliquée à jeu de données de SPM côtières et aux spectres de réflectance (cf Gohin et al., 2005). Bien que la méthode soit empirique, les valeurs de $b_{bp}[550]$ et $b_{bp}[670]$ ont été fixées à partir de la littérature, respectivement à 0.0074 et 0.0058 $m^2.g^{-1}$. Les coefficients b_{bchl} et a_{chl} proviennent également de la littérature. Ils sont appliqués dans l'équation (1.3) à la Chl-a obtenue précédemment à partir de l'algorithme OC5 (Gohin, 2002).

La fraction algale de SPM (SPM_{algal}) est exprimée par l'équation (1.5), issue de Morel (1988) :

$$SPM_{algal} = 0.234 \times Chl^{0.57} \quad (1.5)$$

La valeur totale de SPM (appelée TSPM par la suite) est calculée, pour compléter le terme de SPM non-algale (appelée SPM), en prenant en compte la valeur de la Chl-a satellite dans l'équation (1.5). La valeur de TSPM est obtenue par l'équation (1.6) :

$$TSPM = SPM + 0.234 \times Chl^{0.57} \quad (1.6)$$

La TSPM peut aussi être convertie en Turbidité sur les eaux côtières d'Europe de l'ouest par la formule (1.7) suivante (Gohin, 2011) :

$$Turbidité = 0.54 \times TSPM \quad \text{pour des capteurs en NTU (Nephelometric Turbidity Unit)} \quad (1.7)$$

Il est important de noter que, la turbidité étant un paramètre optique relié à la rétrodiffusion, celle-ci est mieux estimée de l'espace que les matières en suspension. Jafar Sidik et al. (soumis) ont montré qu'à la bouée de Liverpool en Mer d'Irlande, la SPM (MODIS) Ifremer

était mieux reliée à la turbidité in situ qu'aux SPM in situ. Le rapport Turbidité/SPM, comme b_{bp}^* dans les équations 1.3, varie en effet saisonnièrement suivant le type de particules.

2.3 Les images de SPM interpolées (krigeage)

Le processus de krigage est utilisé quotidiennement à l'Ifremer et dans le cadre de Copernicus pour interpoler les données de SPM journalières, en prenant en compte les données des cinq jours avant et cinq jours après la date considérée (Saulquin et al., 2011).

Les images interpolées de SPM permettent de schématiser la succession des SPM minérales et des coccolithophoridés lors de l'année 2013 (Fig. 1.2), qui peut se résumer de la façon suivante : i) le signal de SPM est supérieur à 5 g.m^{-3} , suivant l'intensité des tempêtes, dans la zone côtière et sur le talus du golfe en période hivernale (Fig. 1.2a) ; ii) ce signal disparaît de la zone du talus au printemps (Fig. 1.2b) ; iii) le signal atteint des concentrations supérieures à 5 g.m^{-3} au milieu du talus pendant la période de bloom de coccolithophores (Fig. 1.2c) ; et iv) finalement le signal diminue en période estivale (30 juin, Fig. 1.2d) pour retrouver les niveaux de concentration de la période pré-bloom.

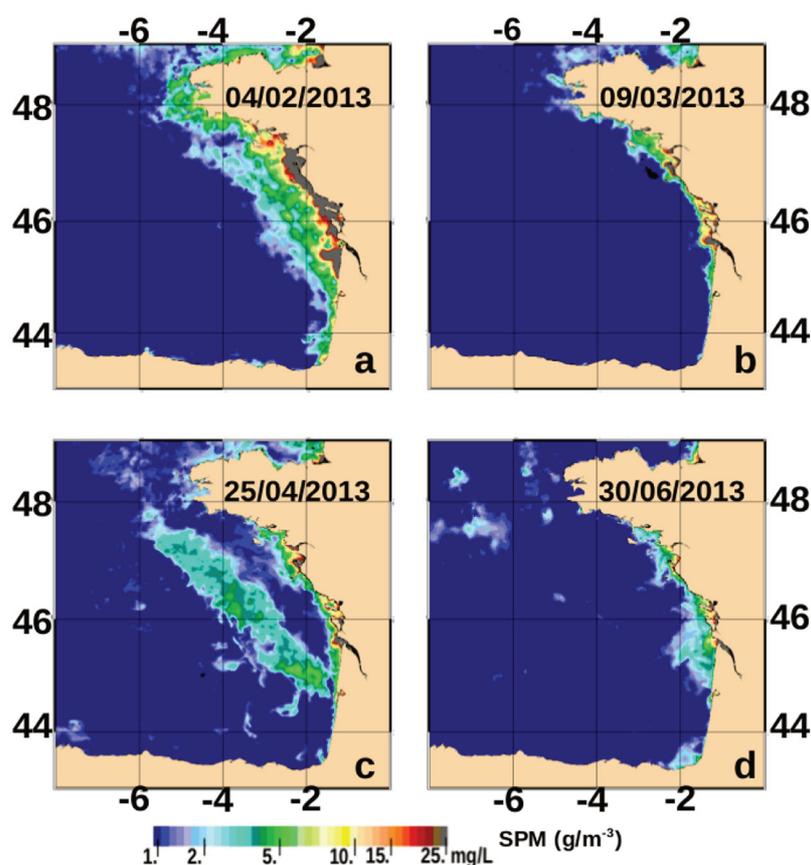


Fig. 1.2.

Variabilité saisonnière des SPM krigées ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) dans le Golfe de Gascogne en 2013 : a) en période hivernale (4 février 2013) ; b) en période pré-bloom de coccolithophores (9 mars 2013) ; c) en période de bloom (25 avril 2013) et d) en période post-bloom (30 juin 2013).

Les données interpolées journalières de SPM seront très utilisées dans le chapitre 3, dans les comparaisons aux mesures in situ des campagnes PELGAS. Elles fourniront des images complètes libérées des contraintes de la couverture nuageuse.

2.4 L'algorithme Calcite

L'algorithme Calcite de la NASA (Balch et al., 2005) reste une référence dans la quantification par satellite de la production de calcite des blooms de coccolithophores à travers le carbone inorganique particulaire (PIC, en $\text{moles}\cdot\text{m}^{-3}$). Ce produit fait partie du panel standard de niveau 2 (L2) des produits des capteurs NASA de la Couleur de l'Eau. Deux

algorithmes de calcite appliqués pour obtenir la concentration en PIC. Le premier est basé sur une Look-Up-Table (LUT), calculée à partir des radiances marines (nL_w) à 443 et 550 nm des produits L2 NASA, et référencé comme l'algorithme '2-bandes' (Balch et al., 2005). Il est appliqué dans le cas de concentration faible à modérée.

Les deux longueurs d'onde en entrée de la LUT, dans le bleu et le vert, permettent d'identifier, pour les faibles concentrations en coccolithes, la part du signal due au pigment chlorophyllien et celle due aux coccolithes. Cette méthode commute sur une méthode '3-bandes' basée sur l'utilisation de plus grandes longueurs d'onde lorsque les concentrations deviennent fortes. En effet, le signal dans le vert va saturer lorsque la turbidité due aux coccolithes augmente. C'est d'ailleurs pour cette même raison que l'algorithme SPM Ifremer effectue le changement de canal. La méthode '3-bandes' est un algorithme semi-analytique basé sur les radiances dans le rouge et le proche-infra-rouge (670, 765 et 865 nm pour SeaWiFS) pour estimer la rétro-diffusion à 546 nm (Gordon et al., 2001). Elle utilise les réflectances au sommet de l'atmosphère (produit L1) et de ce fait calcule elle même les corrections atmosphériques. Restant dans les grandes longueurs d'onde, ces dernières sont relativement robustes malgré la simplicité relative de la méthode. L'algorithme '3-bandes' permet d'obtenir le coefficient de rétro-diffusion $b_b[546]$, et la concentration de calcite est alors estimée par division du coefficient $b_b[546]$ par un coefficient de rétro-diffusion spécifique à la masse de calcite établi à priori.

La méthode '3-bandes' est appliquée lorsque l'algorithme '2-bandes' ne fonctionne pas, généralement pour les cas de forte turbidité et de concentrations élevées correspondant à des eaux très réfléchissantes.

3. Résultats

3.1 Comparaison des SPM sur des mesures de turbidité et de masse de particules des campagnes PELGAS

Les campagnes PELGAS ont lieu chaque année dans le Golfe de Gascogne à la fin du printemps, entre le 27 avril et le 23 mai en 2012, entre le 28 avril et le 22 mai en 2013 et entre

le 26 avril et le 3 juin en 2014. Durant les campagnes, des radiales sont établies de la côte vers le talus, avec 87 stations réalisées en 2012, 72 stations en 2013 et 94 stations en 2014. Parmi les paramètres physiques et biologiques du milieu mesurés se trouvent les matières en suspension totales (TSPM) in situ, la matière inorganique particulaire (MIP par la suite), la matière organique particulaire (MOP par la suite), la Chl-a in situ, et la turbidité. Les mesures de TSPM, MIP et MOP sont obtenues par filtration des échantillons. La turbidité in situ des campagnes PELGAS est mesurée à partir d'une sonde OBS-Wetlabs (Optical Backscatter Sensor). Cette sonde est sensible à la rétrodiffusion pour des signaux émis dans le proche infrarouge (850 nm), tels que ceux des SPM et des autres particules rétrodiffusantes comme les coccolithes et les coccosphères. Les SPM krigés pourront ainsi être comparés à la turbidité, aux TSPM et MIP in situ dans une zone dite « Coccolithe », située aux abords du talus, et à l'extérieur de cette zone, dans la partie côtière du Golfe de Gascogne. Pour les comparaisons des paires d'observation SPM krigée et observations in situ du même jour, en pratique obtenues de nuit, sont créés. On admet donc un certain décalage dans les paires ainsi constituées.

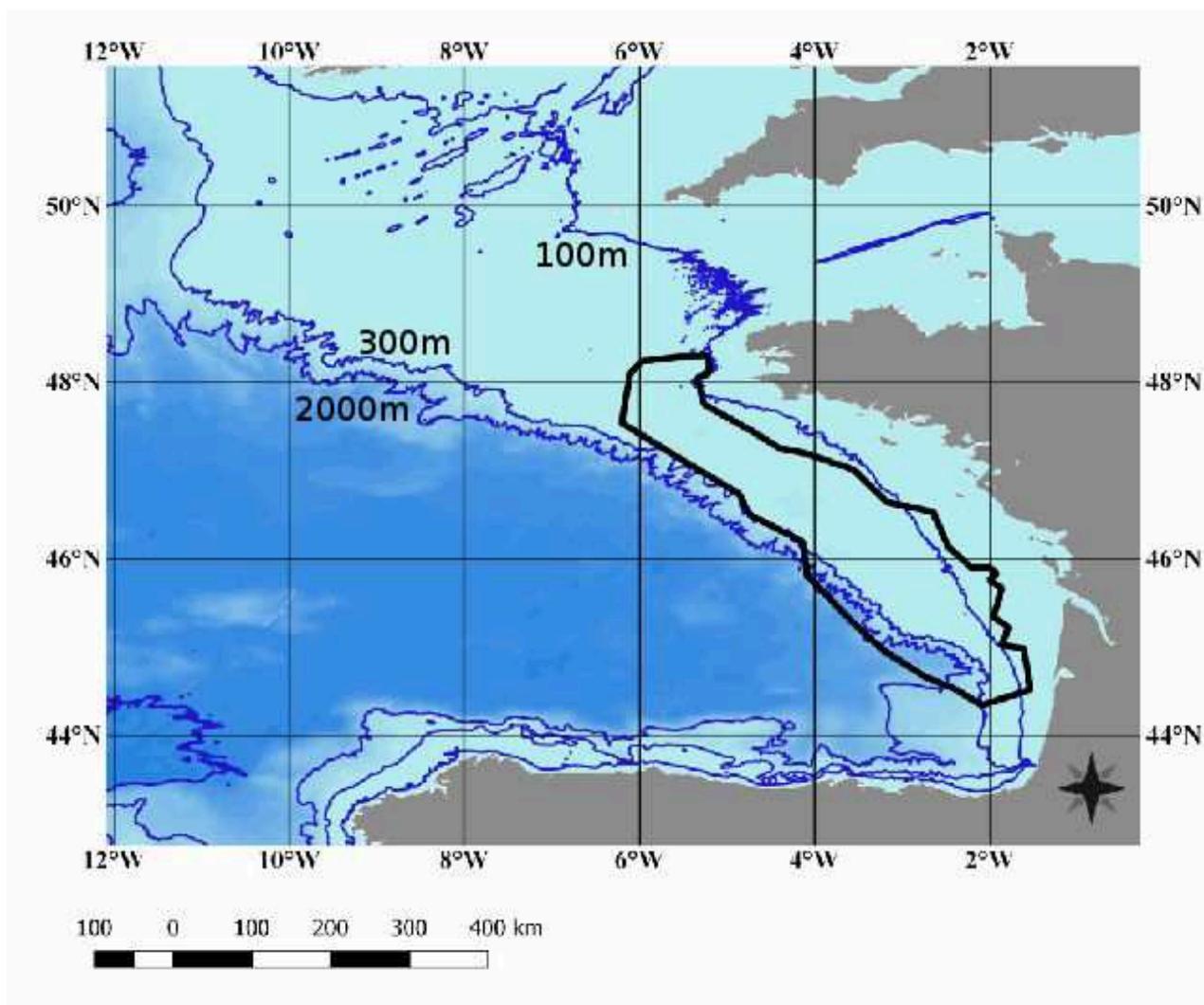


Fig. 1.3.

La zone **Coccolithe** aux abords du talus continental où les SPM au printemps peuvent être attribuées très majoritairement aux coccolithes.

Pour les années 2012 et 2013, où les coccolithophoridés sont très présents, les TSPM et la turbidité in situ sont mieux corrélées dans la zone Coccolithe ($R^2=0.79$ en 2012 et $R^2=0.85$ en 2013, Fig. 1.4a et c) que sur les stations hors zone Coccolithe ($R^2=0.70$ en 2012 et $R^2=0.67$ en 2013, Fig. 1.4b et d). La meilleure corrélation correspond ici aux valeurs de la zone Coccolithe en 2013, année la plus riche en coccolithophores sur les quatre années étudiées. Les valeurs de TSPM atteignent un maximum dans la zone Coccolithe en 2013, avec une moyenne de 2.19 g.m^{-3} , deux fois plus élevée qu'en 2012 (1.21 g.m^{-3}) et quatre fois plus élevée qu'en 2014 (0.59 g.m^{-3}). Les valeurs de turbidité atteignent également leur maximum en 2013

avec une moyenne de 0.79 NTU, 1.7 fois plus élevée qu'en 2012 (0.47 NTU) et 2014 (0.46 NTU, Table 1.2).

Table 1.2.

Moyennes spatiales de 6 paramètres (Turbidité, TSPM, SPM, SPM algale, TSPM in-situ, MIP) de la zone Coccolithe

	2012	2013	2014
Turbidité (NTU)	0.47 +/- 0.006	0.79 +/- 0.01	0.46 +/- 0.001
TSPM (g.m ⁻³)	1.21 +/- 0.018	2.19 +/- 0.038	0.59 +/- 0.005
SPM (g.m ⁻³)	0.99 +/- 0.017	2.03 +/- 0.039	0.46 +/- 0.005
SPM algal (g.m ⁻³)	0.22 +/- 0.001	0.17 +/- 0.001	0.14 +/- 0.001
SPM in situ (g.m ⁻³)	1.89 +/- 0.024	2.31 +/- 0.025	1.97 +/- 0.025
MIP in situ (g.m ⁻³)	0.86 +/- 0.01	1.25 +/- 0.019	1.05 +/- 0.019

Les pentes des droites de régression entre TSPM sont équivalentes en 2013, année la plus productive en bloom de coccolithophores, entre la zone Coccolithe et hors zone Coccolithe ($p=3.1$, Fig. 1.4c et d). Dans la zone Coccolithe, les R^2 sont élevés (0.85 en 2013). Les coefficients R^2 sont plus faibles dans la zone hors Coccolithe ; ce qui s'explique par la plus forte variabilité spatiale et temporelle des structures turbides à la côte que sur la zone Coccolithe. En 2014, année la moins productive en bloom de coccolithophores, les SPM satellite et la turbidité in situ sont à des niveaux faibles, proche du bruit instrumental.

Les valeurs de TSPM sont donc bien corrélées à la turbidité sur la zone Coccolithe. Ces deux produits réagissent de façon similaire à la variabilité des blooms de coccolithophores, présents en 2012 et 2013 et absents en 2014.

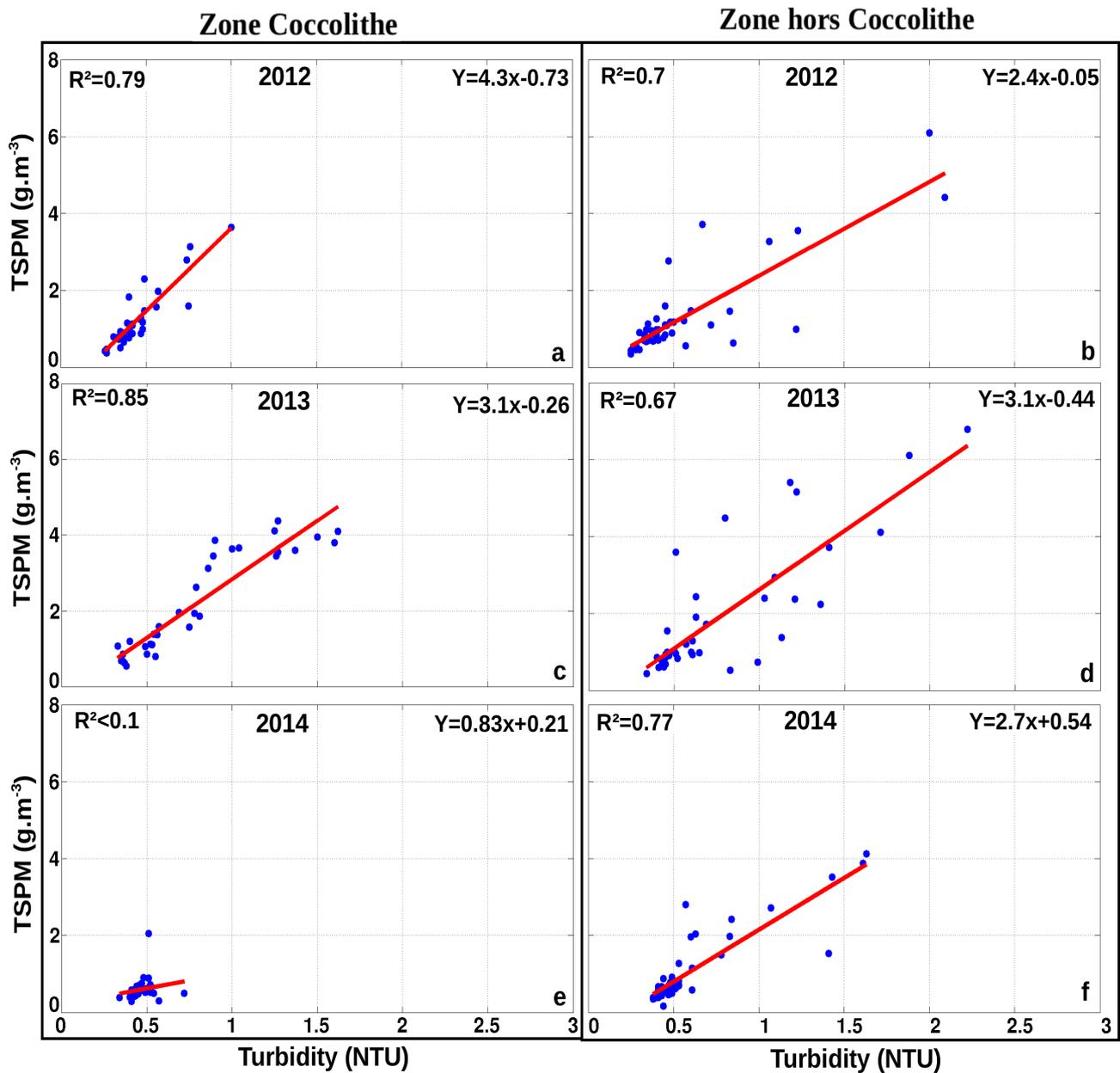


Fig. 1.4.

Comparaison entre la turbidité *in situ* et les TSPM dans la zone Coccolithe en : a) 2012 ($p < 0.001$) ; c) 2013 ($p < 0.001$) ; e) 2014 ($p = 0.19$) et en dehors de la zone Coccolithe en : b) 2012 ($p < 0.001$) ; d) 2013 ($p < 0.001$) et f) 2014 ($p < 0.001$).

La TSPM *in-situ* et la turbidité sont également comparés pour l'année 2013, la plus productive en blooms de coccolithophores, dans la zone Coccolithe et hors zone Coccolithe (Fig. 1.5) : Comme pour les valeurs de TSPM observées dans la figure 1.4, les valeurs de TSPM *in situ*

sont plus élevées hors de la zone Coccolithe, avec une moyenne de 2.77 g.m^{-3} (Table 1.2) que dans la zone Coccolithe (2.31 g.m^{-3}). Les pentes des droites de régression entre TSPM et turbidité in situ sont proches de 1 dans les deux zones mais les constantes (intersection sur l'axe des ordonnées) sont élevées (Fig. 1.5a et b).

Les Matières Inorganiques Particulaires in-situ (MIP) représentent la fraction minérale des TSPM in situ. La comparaison entre MIP et turbidité in situ (Fig. 1.5c et d) en 2013 montre une meilleure corrélation dans la zone Coccolithe ($R^2=0.67$) qu'à l'extérieur ($R^2=0.18$).

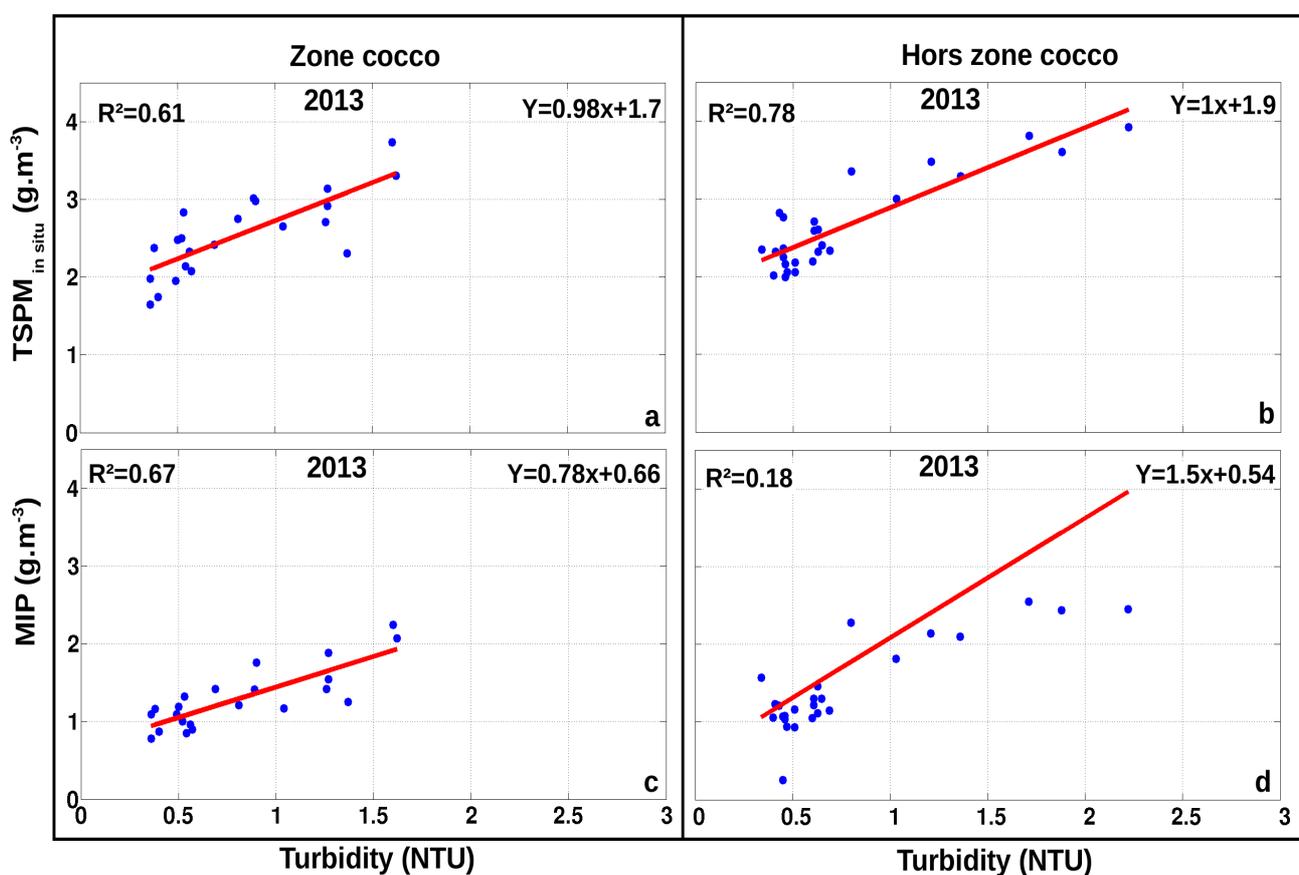


Fig. 1.5.

Comparaison entre les TSPM in situ ($\text{TSPM}_{\text{in situ}}$) et la turbidité in situ en 2013 : a) à l'intérieur de la zone Coccolithe ($p<0.001$) ; b) à l'extérieur de la zone Coccolithe et comparaison entre les MIP in situ et la turbidité in situ en 2013 ($p<0.001$) ; c) à l'intérieur de la zone Coccolithe ($p<0.001$) et d) à l'extérieur de la zone Coccolithe ($p=0.026$).

Dans la zone Coccolithe, les valeurs maximales de turbidité, de TSPM, SPM, SPM in-situ et

de MIP sont atteintes en 2013, l'année la plus productive en coccolithophores, alors que l'année 2014 correspond aux valeurs minimales de turbidité, de TSPM et de SPM (cf Table 1.2).

Hors zone Coccolithe (Table 1.3), en milieu côtier, les moyennes de l'ensemble des paramètres, satellite et in situ, montrent aussi des niveaux plus élevés en 2013 qu'en 2012 mais l'ensemble est plus régulier au cours des années que dans la zone Coccolithe.

Table 1.3.

Moyennes des paramètres satellite et in situ hors zone Coccolithe de 2012 à 2014

	2012	2013	2014
Turbidité (NTU)	0.68 +/- 0.02	0.79 +/- 0.01	0.61 +/- 0.007
TSPM (g.m ⁻³)	1.24 +/- 0.021	1.97 +/- 0.04	1.09 +/- 0.019
SPM (g.m ⁻³)	1.02 +/- 0.021	1.74 +/- 0.043	0.88 +/- 0.017
SPM algal (g.m ⁻³)	0.23 +/- 0.0015	0.23 +/- 0.0016	0.22 +/- 0.002
SPM in situ (g.m ⁻³)	2.61 +/- 0.058	2.77 +/- 0.073	2.1 +/- 0.025
MIP in situ (g.m ⁻³)	0.99 +/- 0.008	1.75 +/- 0.066	1.09 +/- 0.021

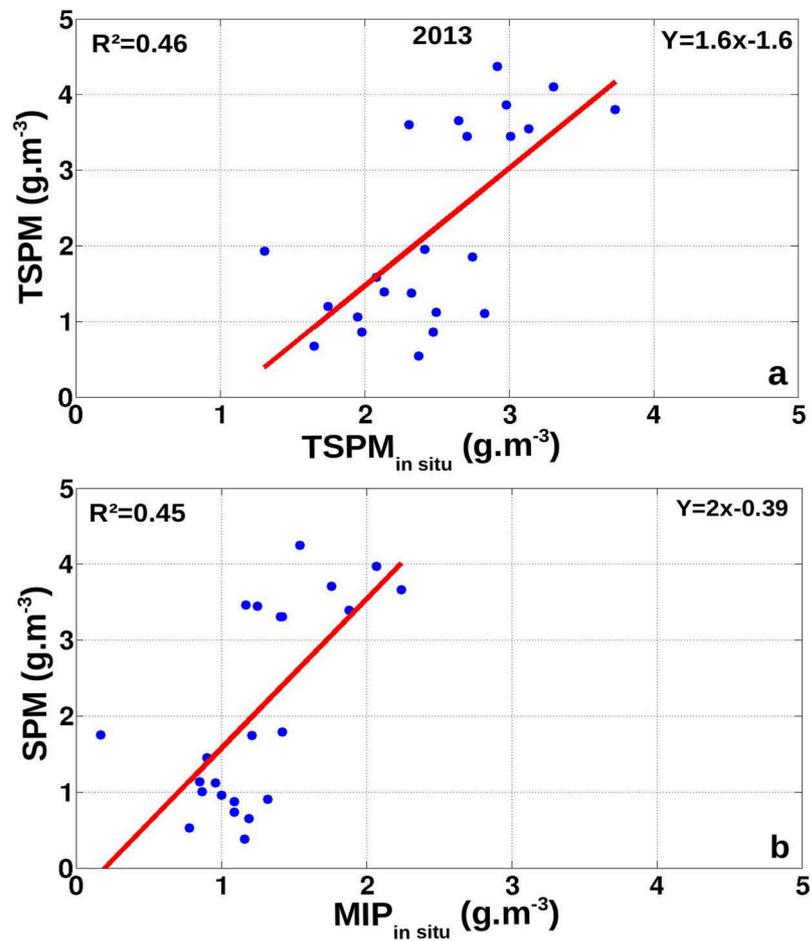


Fig. 1.6. TSPM satellite versus TSPM in situ et SPM (non-algal) satellite versus MIP en 2013 sur la zone Coccolithe

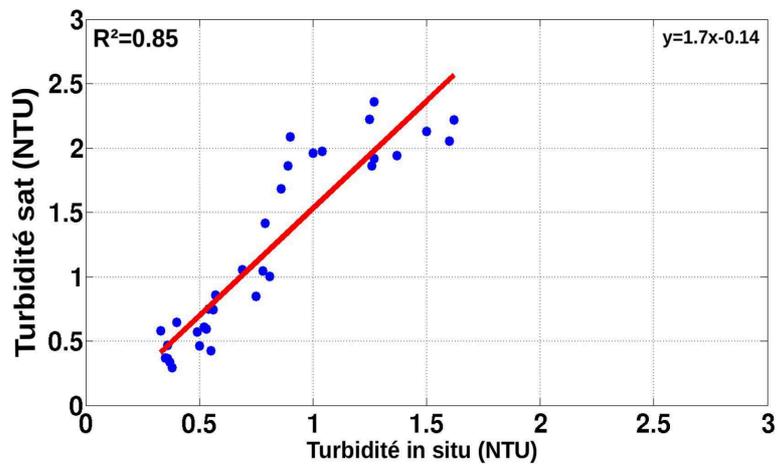


Fig. 1.7. Turbidité satellite (NTU) versus turbidité in situ (NTU) en 2013 sur la zone Coccolithe

Ces résultats montrent donc une bonne relation entre la turbidité in situ et la TSPM satellite (Fig 1.4) dans la zone Coccolithe. La comparaison entre les TSPM satellite et in situ (Fig. 1.6a) souffre du biais que présentent les TSPM in situ, car même pour une turbidité faible, comme en 2014, la TSPM in situ moyenne est de l'ordre de 2 g.m^{-3} . Il en est différemment de la MIP qui se compare relativement bien à la SPM satellite (donc non-algale rappelons-le) avec une pente de l'ordre de 1.9 (Fig. 1.6b). Le rapport SPM/PIM de l'ordre de 2 laisse supposer que la rétrodiffusion spécifique des coccolithes est deux fois supérieure à la moyenne des particules ayant servi à calibrer l'algorithme SPM. La Fig. 1.7 présente la turbidité satellite versus la turbidité in situ. On constate que les deux paramètres sont proches : la turbidité satellite est un peu plus élevée mais, compte tenu du fait que le turbidimètre OBS n'est pas calibré sur un standard de type formazine, il peut y avoir une différence quantitative entre ces deux produits .

3.2 Comparaison des SPM au produit Calcite

3.2.1 Comparaison au produit Calcite 3-bandes à partir des observations sur une efflorescence de coccolithophoridés en Manche

Afin de comparer le produit satellite SPM au produit Calcite de référence, le cas d'une forte efflorescence est analysée, une des plus denses de notre archive, observée par SeaWiFS le 30 juillet 1999 dans la Manche (Smyth et al., 2002). Cette efflorescence a été à l'origine de l'article définissant l'algorithme 3-bandes de la NASA (Gordon et al., 2001).

Pour vérifier les résultats de l'algorithme 3-bandes, l'abondance des coccolithes détachés mesurée in situ sur un transect (nombre de coccolithes.mL⁻¹) a été exprimée en terme de coefficient de rétrodiffusion dans Gordon et al. (2001) et Smyth et al. (2002) suivant l'équation 1.8 tirée de Balch et al (1996) :

$$b_b(546) = 1.35 \cdot 10^{-7} * N_{\text{cocco}} + 3.06 \cdot 10^{-3} \quad (1.8)$$

De même, l'image du produit Calcite que nous avons extraite de l'archive NASA a été

transformée en terme de rétrodiffusion par la formule suivante (toujours selon Balch et al., 1996) :

$$b_b(546) \text{ (m}^{-1}\text{)} = 1.63 * (\text{Nb Moles de Calcite m}^{-3}\text{)} = 1.63 * (\text{masse de Calcite}) / 100.09 \\ = 0.001623 * \text{Calcite (en g.m}^{-3}\text{)} \quad \text{(1.9)}$$

Les figures 1.8 et 1.9, extraites de Gordon et al. (2001), montrent respectivement le coefficient de rétrodiffusion à 546 nm issu de l'algorithme 3-bandes et les concentrations en Calcite et en coccolithes déduites du coefficient de rétrodiffusion sur le transect indiquée Fig. 1.7. Les dénombrements in situ de coccolithes sont aussi indiqués sur le transect de la figure 1.8.a.

La figure 1.10a présente le coefficient de rétrodiffusion à 550 nm déduit directement de la concentration en SPM par la formule 1.3 appliquée à la seule SPM non-algale, soit : $b_{bp^*}(550) * \text{SPM}$, avec $b_{bp^*}(550) = 0.0074 \text{ m}^2.\text{g}^{-1}$ (valeur dans l'algorithme). La figure 1.9b montre le coefficient de rétrodiffusion à 546 nm issu de la Calcite après application de la formule 1.8.

Sur le transect indiqué par la flèche rouge (Fig. 1.10b), qui reproduit celui de Gordon et al. (2001), le coefficient de rétrodiffusion $b_b(546)$ issu des valeurs in situ est plus proche du coefficient de rétrodiffusion $b_b(550)$ de la SPM que le $b_b(546)$ de la Calcite (Fig. 1.10c). On note aussi, toujours dans la publication de Gordon et al (2001) que sur ce même transect, la concentration en Calcite atteint $0.06 \text{ moles m}^{-3}$; ce qui est bien supérieur à la concentration en Calcite du produit NASA tel qu'il est aujourd'hui (Fig. 1.10b).

On constate dans le cas de cette efflorescence une excellente relation entre les coefficients de rétrodiffusion issus de l'algorithme SPM et de l'algorithme 3-bandes, ainsi qu'avec les estimations in situ issues des dénombrements en coccolithes détachés. Par contre, l'algorithme NASA tel qu'il est appliqué aujourd'hui se limite probablement à l'algorithme 2-bandes et restitue des niveaux faibles qui, traduits en termes de concentration en coccolithes détachés ou de rétrodiffusion, ne correspondent ni aux observations, ni aux estimations de l'algorithme 3-bandes.

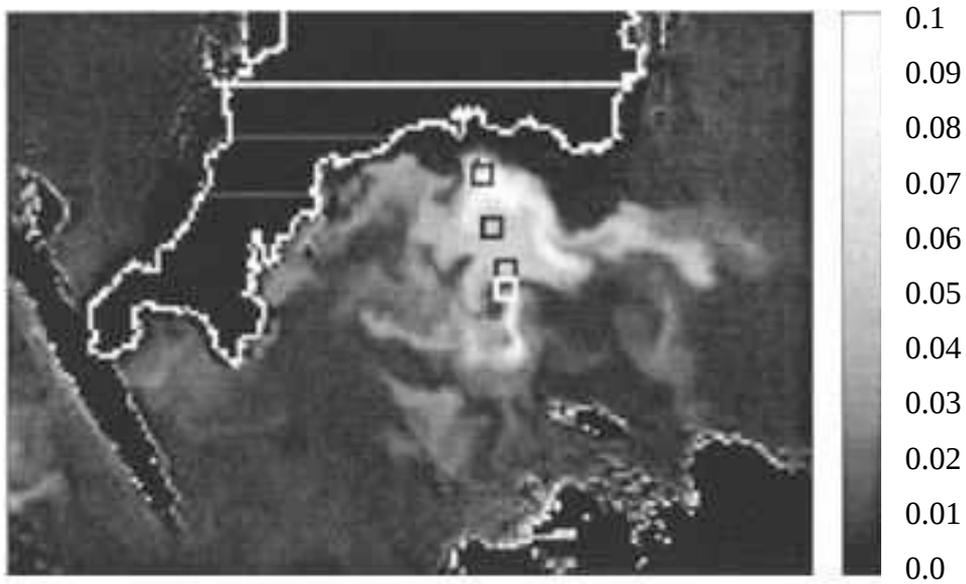


Fig. 1.8.

Coefficient $b_b(546)$ en m^{-1} le 30 juillet 1999 tirée de Gordon et al. (2001)

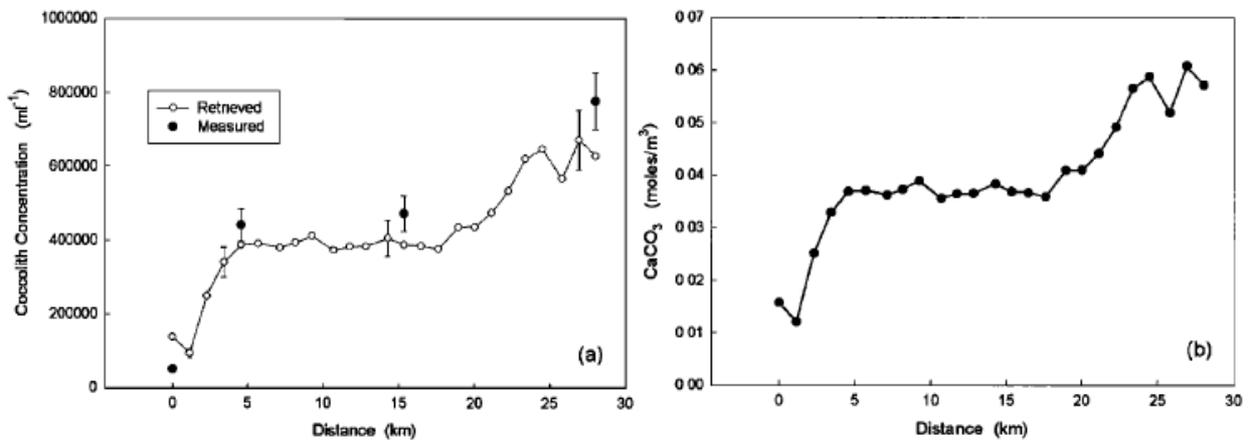


Fig. 1.9.

Concentration en coccolithes mL^{-1} : a) et en Calcite ($moles.m^{-3}$); b) tirées de Gordon et al. (2001).

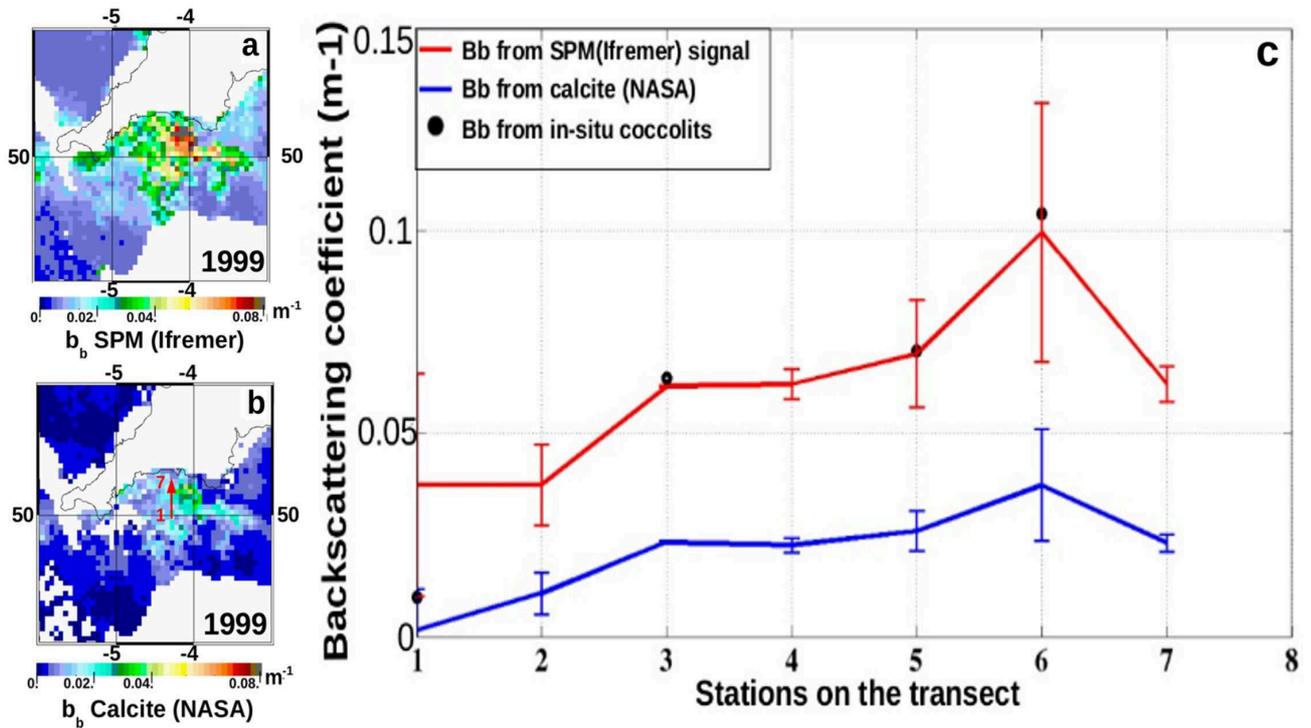


Fig. 1.10.

Coefficients de rétrodiffusion b_b , en m^{-1} , calculé à partir des concentrations en SPM et en Calcite le 30 juillet 1999: b_b à partir des SPM; d) b_b à partir de produit Calcite NASA avec le transect indiqué par la flèche rouge ; c) comparaison entre b_b issu des SPM, de la Calcite et des comptages in-situ de coccolithes sur le transect indiqué Fig. 1.8 et 1.10b.

3.2.2 Comparaison des produits SPM (Ifremer) et Calcite (NASA)

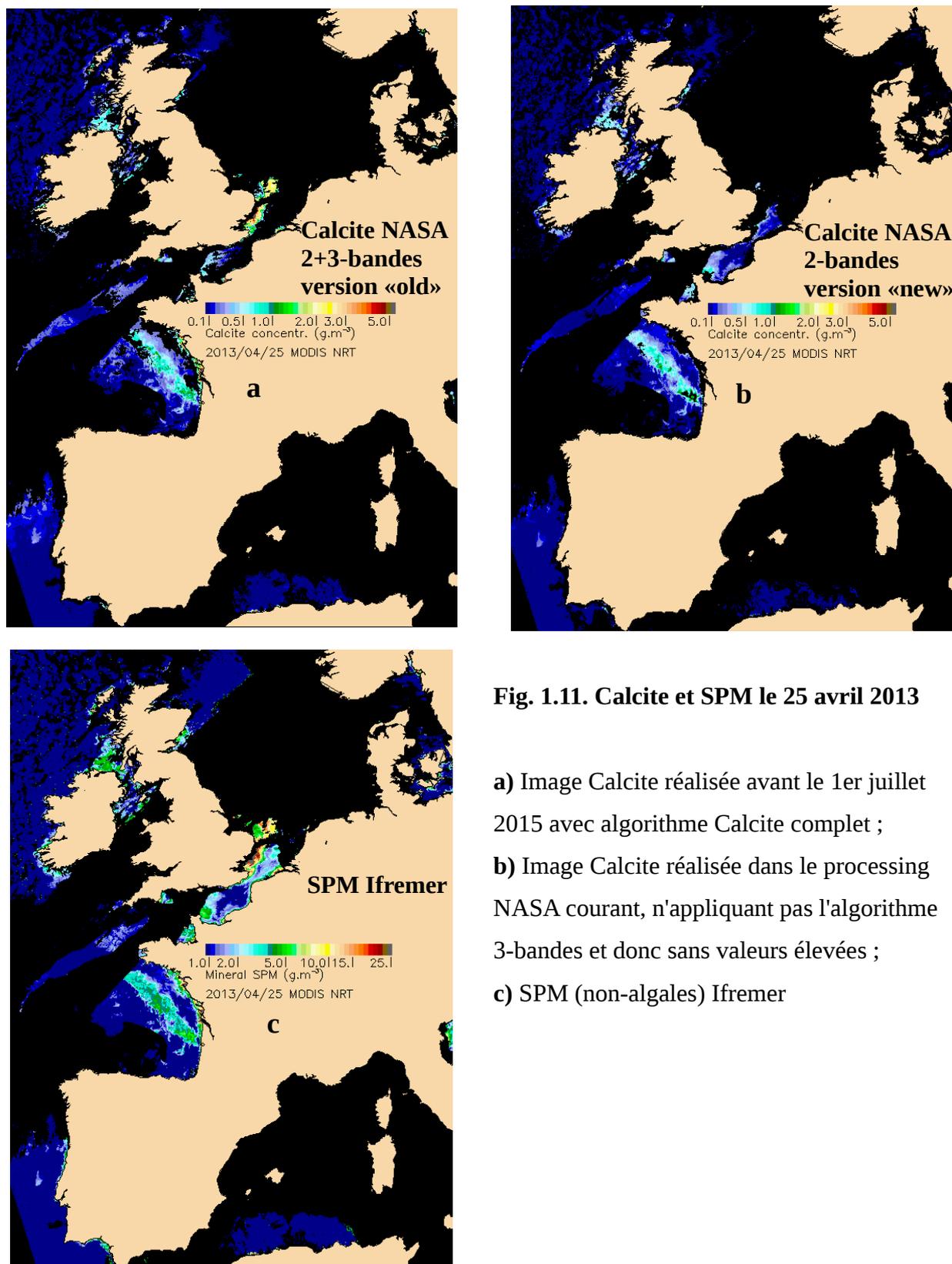


Fig. 1.11. Calcite et SPM le 25 avril 2013

- a) Image Calcite réalisée avant le 1er juillet 2015 avec algorithme Calcite complet ;
- b) Image Calcite réalisée dans le processing NASA courant, n'appliquant pas l'algorithme 3-bandes et donc sans valeurs élevées ;
- c) SPM (non-algales) Ifremer

La Fig.1.11 montre trois images du 25 avril 2013 lorsqu'une large efflorescence de coccolithophoridés était bien visible dans le Golfe de Gascogne. Deux images du produit Calcite de la NASA sont montrées en Fig. 1.11a et 1.11b. La Fig. 1.11a représente le produit Calcite complet avec application des deux algorithmes 2-bandes et 3-bandes. L'image 1.11b montre un produit Calcite où seul l'algorithme 2-bandes est appliqué. Ce produit présente donc un défaut (bug) qui a été signalé à Barney Balch et à l'équipe NASA en septembre 2016. Ce défaut touche tous les produits Calcite des images générées depuis le reprocessing R2014 achevé en juin 2015. Il est assez difficile à corriger car l'algorithme 2-bandes s'applique aux radiances marines donc aux données L2 corrigées de l'atmosphère alors que l'algorithme 3-bandes considère en entrée les données L1 au sommet de l'atmosphère. Ce bug présentera cependant l'avantage de nous permettre de bien identifier l'effet de la commutation entre les algorithmes 2 et 3-bandes grâce à nos deux jeux d'images Calcite : celui où la procédure complète a été appliquée, acquis avant le 30 juin 2015, et le suivant où seul l'algorithme 2-bandes a été mis en oeuvre. On constate que l'image Calcite complète (1.11a) est très proche de l'image de SPM mais avec un facteur d'environ 4 entre les masses. Il est à noter que les deux produits donnent des estimations à la fois sur les coccolithophores (présents uniquement dans le Golfe de Gascogne) et sur les matières minérales ordinaires du plateau continental.

La comparaison entre les 2 algorithmes ('2-bandes' et '3-bandes') de Calcite par rapport à la SPM (Fig. 1.12) montre l'effet des commutations sur la SPM et la Calcite. Sur la Fig. 1.12a, le changement de pente entre 3 et 4 g.m^{-3} est dû uniquement à la commutation de l'algorithme SPM, entre SPM(555) et SPM(670). La figure 1.12b montre l'effet de la commutation de l'algorithme 3 bandes, avec l'apparition d'une nouvelle discontinuité correspondant au passage SPM(670)-Calcite-2bandes à SPM(670)-Calcite-3bandes. Cette discontinuité entraîne une chute inattendue de la concentration en calcite d'un niveau d'environ 1 g.m^{-3} à 0.5 g.m^{-3} avant de croître à nouveau. Un tel effet peut être attribué au fait que l'algorithme Calcite NASA 2-bandes est basé sur une Table de Correspondance (LUT) permettant plusieurs sorties de Calcite suivant les réflectances à 443 et 555 nm alors que l'algorithme 3-bandes est essentiellement basé sur la réflectance à 670 nm. On note aussi un facteur 4 entre la SPM Ifremer et la Calcite NASA sur les coccolithophoridés. La Figure 1.12c montre la relation

SPM-Calcite à l'échelle de la grande zone « Atlantique » montrée en Fig. 1.11, donc incorporant tout type de matières en suspension minérales. L'effet de la commutation est alors encore plus visible. En pratique, dans les blooms de coccolithophoridés du Golfe de Gascogne, la SPM satellite est rarement supérieure à 8 g.m^{-3} mais elle peut atteindre 12 voire $15\text{-}20 \text{ g.m}^{-3}$ sur le talus continental comme dans le cas du bloom de juillet 1999 en Manche.

Les principaux résultats obtenus dans ces comparaisons effectuées autour du bloom du 25 avril, à savoir un facteur d'environ 4 entre les masses des produits SPM-Ifremer et Calcite-NASA et une discontinuité, avec décroissance inattendue des niveaux, entre Calcite 2-bandes et Calcite 3-bandes, ont été observés sur bien d'autres comparaisons que nous ne détaillerons pas davantage.

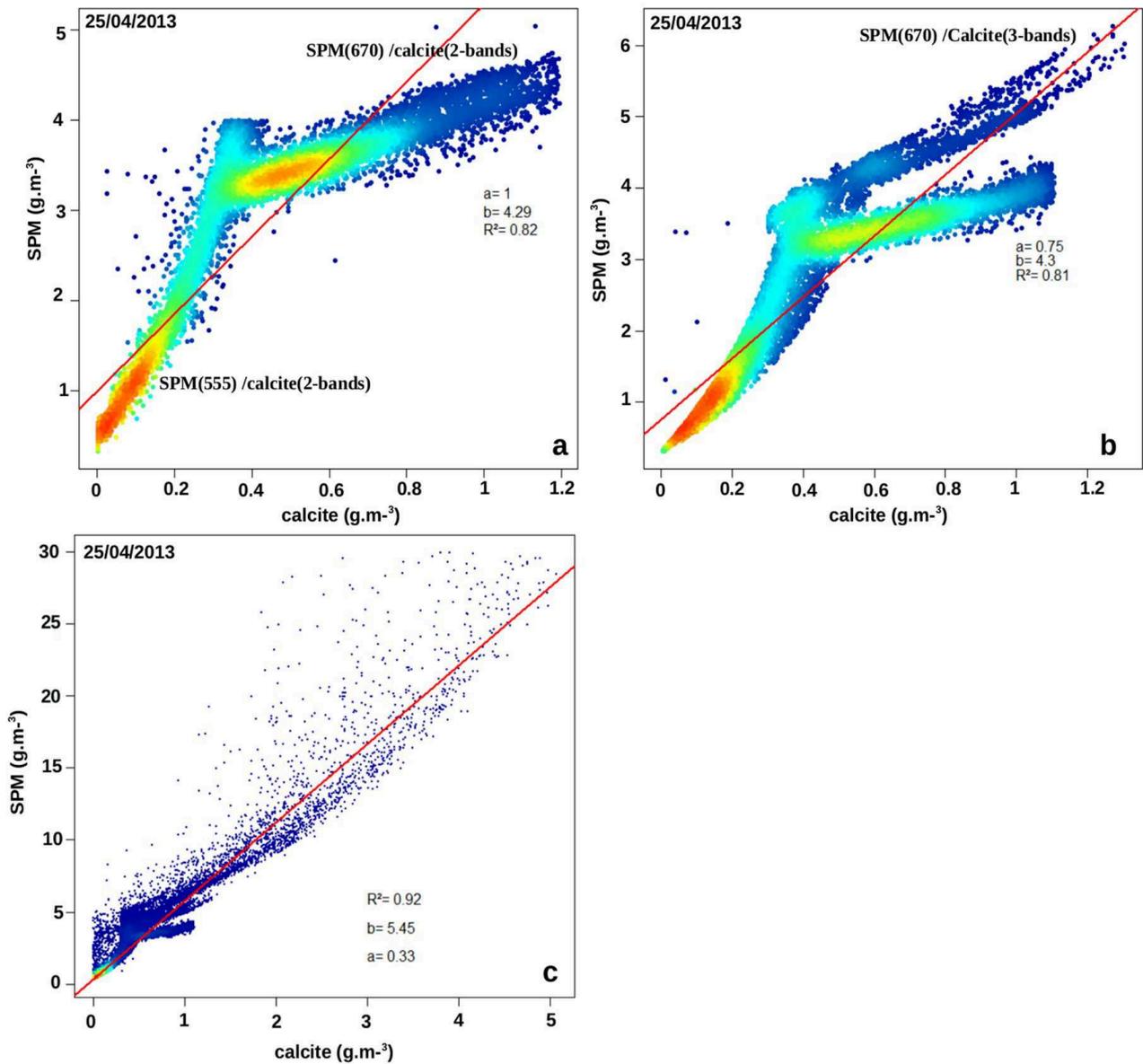


Fig. 1.12.

Comparaison SPM et Calcite le 25 avril 2013. (a) SPM-Calcite (2-bandes) sur la zone Coccolithe (Fig.1.3) ; (b) SPM-Calcite (2&3-bandes) sur la zone Coccolithe ; (c) SPM-Calcite sur l'ensemble de la zone Atlantique (Fig. 1.11)

4. Discussion et conclusion

Nous avons pu montrer la bonne corrélation des SPM à la turbidité et aux observations de

MIP faites lors des campagnes PELGAS. Nous reviendrons dans le chapitre 4 sur les observations des campagnes PELGAS qui nous serviront aussi à évaluer l'extension en profondeur du signal Turbidité/SPM. Dans la zone Coccolithe, en présence d'un bloom de coccolithes (considérées comme des particules minérales), la turbidité est bien reliée à la MIP in situ et à la SPM satellite. Cette dernière est apparue de l'ordre du double de la concentration en MIP. Nous avons aussi constaté que les niveaux de SPM étaient cohérents avec les comptages de coccolithes effectués lors de la campagne en Manche qui a servi de base à la définition de l'algorithme 3-bandes (Gordon et al., 2001). Curieusement, nous avons constaté un meilleur accord entre la SPM Ifremer et les mesures de la campagne en Manche qu'entre le produit Calcite et ces dernières. Nous avons aussi constaté que l'algorithme Calcite de la NASA, inopérant depuis le premier juillet 2015, souffrait d'une discontinuité avec saut en arrière dans les niveaux de Calcite lors du passage de la méthode 2-bandes à 3-bandes. Un tel problème de discontinuité touche aussi l'algorithme Ifremer car il est inhérent à toute méthode mettant en jeu une commutation d'algorithmes mais il a des conséquences plus fortes dans le cas de l'algorithme Calcite. Dans ces multiples comparaisons nous avons utilisé un certain nombre de relations moyennes entre la Calcite, la rétrodiffusion et des concentrations en coccolithes détachés. Celles-ci sont présentées dans la Table 1.3. Très simplificatrices, en particulier celle reliant les coccolithes détachés à la Calcite, elles seront étudiées avec plus de détail dans le chapitre 5 traitant de la sensibilité des SPM (c'est à dire de la rétrodiffusion) au nombre de coccolithes détachés et aux coccosphères pour des taxons rencontrés dans le Golfe de Gascogne.

Table 1.3. La rétrodiffusion à 550 nm exprimée en SPM, Calcite et coccolithes détachés.

$b_b(550)$ en m^{-1}	$0.0074 * SPM$ (1) SPM en $g\ m^{-3}$	$0.016 * Calcite - 0.0036$ (2) Calcite en $g\ m^{-3}$	$1.3510^{-7} * N$ cocco détachés + $3.06\ 10^{-3}$ (3) Nombre de coccolithes détachés en mL^{-1}
source	Gohin et al. (2005)	Balch et al. (1996)	Balch et al. (1996)

Dans l'algorithme Ifremer, la SPM est calculée pour les faibles turbidités à partir de $b_b(550)$ avec un coefficient de rétrodiffusion spécifique à la masse de $0.0074\ m^2\ g^{-1}$. Ce coefficient, correspondant aux particules moyennes rencontrées sur le plateau continental, est sous évalué

pour les coccolithes dont la taille est relativement petite. Dans la Table 1.3, par cohérence entre (1) et (2), $SPM \sim 2.13 * Calcite$. Il est donc attendu que la SPM satellite surévalue la masse des coccolithes, d'un facteur attendu de 2.13, par rapport à la Calcite.

Le coefficient de rétrodiffusion spécifique à la masse des coccolithes étant plus élevé que la moyenne du coefficient des particules rencontrées sur le plateau continental, un rapport de 2.13 entre la SPM et la Calcite est justifié. Ce rapport atteint en pratique 4. A ce stade, et au vu des résultats obtenus, une sous évaluation de la masse de Calcite par la méthode NASA est tout-à-fait possible et il est très difficile de conclure si la SPM, divisée par le facteur 2.13, est plus proche de la réalité que le produit Calcite et inversement.

Dans une étude portant sur la sensibilité de la méthode menée au chapitre 5, nous aurons l'occasion de revenir sur la relation entre la SPM et les masses de coccolithes détachés et groupés dans les coccosphères et ainsi d'aller un peu loin dans l'évaluation quantitative du produit SPM.

Chapitre 2

Identification des blooms de coccolithophores

Le chapitre 1 a montré que le produit SPM était comparable au produit Calcite dans l'estimation de la masse des coccolithes. Dans ce chapitre, une méthode d'identification des blooms de coccolithophores est proposée à partir des réflectances spectrales. L'application de cette méthode permettra de quantifier automatiquement au cours du temps la masse de coccolithes présents sur une région.

1. Introduction

Le Chapitre 1 a montré la robustesse du produit SPM sensible à la présence de coccolithes. Afin de discriminer dans le produit SPM la fraction coccolithes de la fraction minérale d'origine abiotique, un filtre “coccolithophores” ou une autre méthode discriminante est requise pour quantifier les blooms. Pour cela, plusieurs méthodes sont disponibles. Ces méthodes reposent toutes sur les propriétés de rétrodiffusion des coccolithes libres dans l'eau. Un filtre “coccolithes” dérivé d'une version modifiée de la méthode de Brown and Yoder (1994) est fourni par la NASA. D'autres méthodes examinent la détection d'anomalies sur une série temporelle d'images (Shutler et al, 2010), ou prennent en compte les propriétés inhérentes des coccolithes (Smyth et al., 2002). Moore et al. (2012) ont développé une méthode d'identification, sur la base d'une procédure de classification de 8 types d'eau marines globalement rencontrés en télédétection. Cette méthode est basée sur un algorithme de hiérarchisation appelé “fuzzy”, appliqué à des spectres de réflectance (Moore et al., 2009). La méthode fuzzy est sélectionnée ici car, comme indiqué par Moore et al. (2012), elle a l'avantage de se passer des contraintes liées aux longueurs d'onde spécifiques des coccolithes ou aux typologies des eaux marines. La méthode fuzzy peut alors être adaptée à une base de données de spectres, sélectionnés sur des blooms de coccolithophores, pour discriminer ces pixels de blooms dans notre zone d'étude. Il est alors nécessaire d'utiliser un algorithme permettant de :

- i- séparer le signal spectral des coccolithophores du signal des matières en suspension abiotiques (SPM) et des autres groupes phytoplanctoniques ;
- ii- détecter les blooms de coccolithophores à partir d'autres proxies que la Chl-a puisqu'ils ne sont pas associés à une forte biomasse chlorophyllienne ($\text{Chl-a} < 1\mu\text{g.L}^{-1}$, Tyrell et Merico, 2004).

Nous pourrions alors mieux connaître l'effet des coccolithophores sur le signal de SPM.

2. Méthode générale

L'identification des blooms de coccolithophoridés, suivie de leur quantification, se fait en trois étapes. Les deux premières permettent de définir les paramètres de la méthode fuzzy d'identification des blooms, et la troisième concerne la quantification de ces blooms.

Ces trois étapes, indiquées sur le schéma de la Figure 2.1, sont :

- 1) La sélection d'images typiques de blooms de coccolithophores ;
- 2) Le calcul du spectre de radiances de référence pour ces blooms ;
- 3) La reconnaissance automatique (méthode fuzzy) et la quantification des pixels de bloom de coccolithophores.

La troisième étape permettra, dans le chapitre 3, de suivre la variabilité des coccolithophoridés sur 17 années aux abords de la pente du plateau continental ouest-européen.

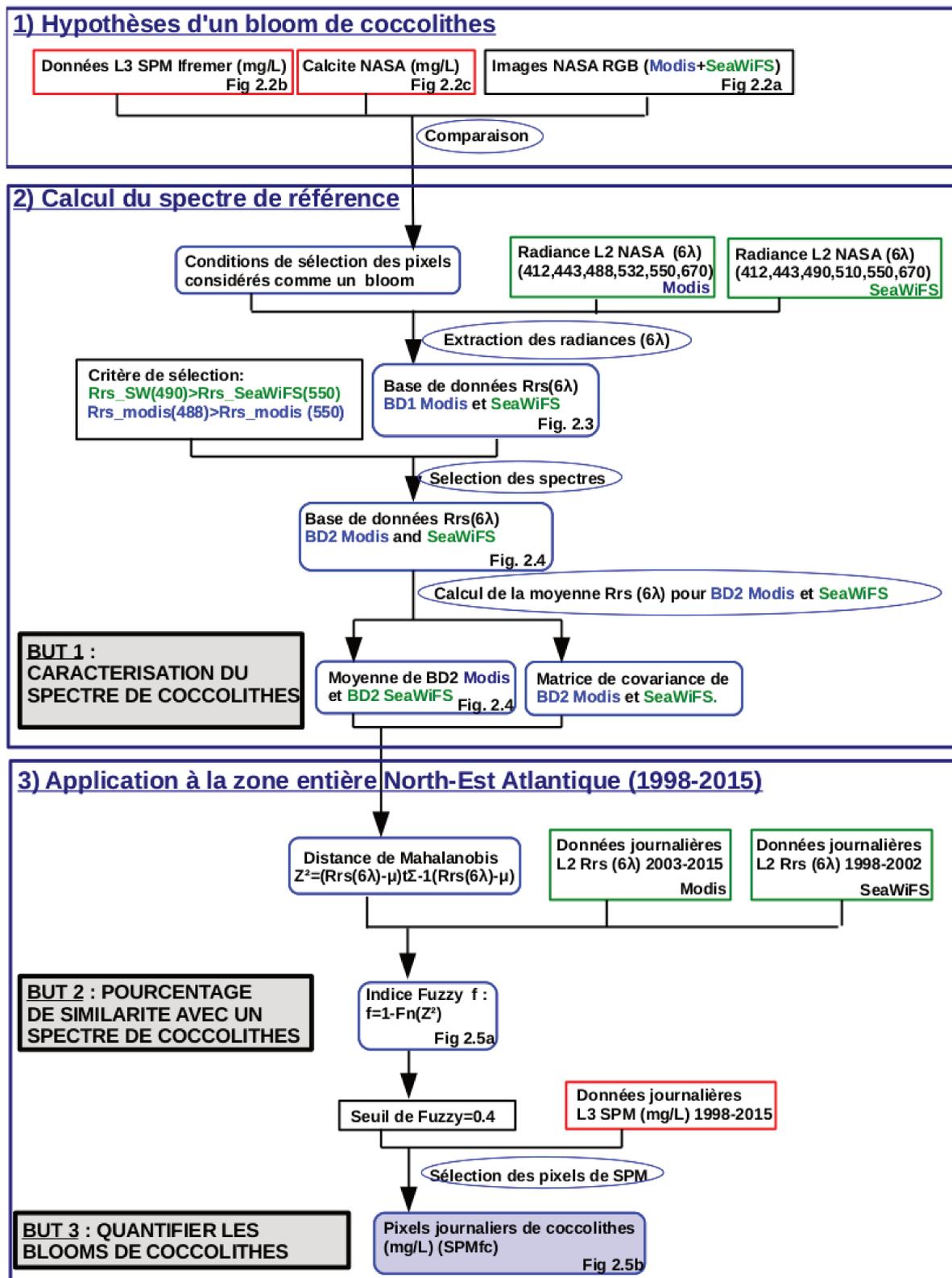


Fig. 2.1. Schéma général de la méthode d'identification et de quantification des blooms de coccolithophores.

2.1 Première étape : la sélection d'images

Pour la première étape (encadré n°1 de la Fig. 2.1 : “ Hypothèses d'un bloom de coccolithophores ”), les sorties standards de l'algorithme semi-analytique de l'Ifremer pour la SPM et la Chl-a, les images en fausses-couleurs RGB (Red-Blue-Green) et les images de Calcite (algorithme NASA) peuvent être utilisées pour sélectionner les situations où des blooms de coccolithophore sont bien identifiables dans la zone de l'Atlantique Nord-Est.

Les images en fausse-couleur (RGB) MODIS et SeaWiFS sont un indice de la présence d'un bloom visible se caractérisant par un patch blanc-bleu caractéristique de la forte rétro-diffusion des coccolithes à toutes les longueurs d'onde. Ainsi, sur notre zone d'étude, un signal typique d'un bloom de coccolithophores apparaît distinctement sur l'image en fausse couleur MODIS RGB au printemps 2013 (25 avril, Fig. 2.2a) entre 44°N/-1.5°W et 48°N/-6°W à une saison où nous savons que ce signal ne peut être dû à des remises en suspension minérales ou aux panaches des fleuves (Gohin et al., 2015). Ce bloom est également visible sur l'image de SPM Ifremer appliquée aux radiances de MODIS (Fig. 2.2b), ainsi que sur l'image de Calcite (Fig. 2.2c) de l'algorithme de la NASA. Ces «anomalies» de signal sur ces trois types d'image vont ainsi permettre de sélectionner des images journalières de blooms de coccolithophores sur la zone d'étude, qui serviront de conditions de départ pour sélectionner des pixels de bloom pour la deuxième étape de la méthode générale (Fig. 2.1, « Calcul du spectre de référence »).

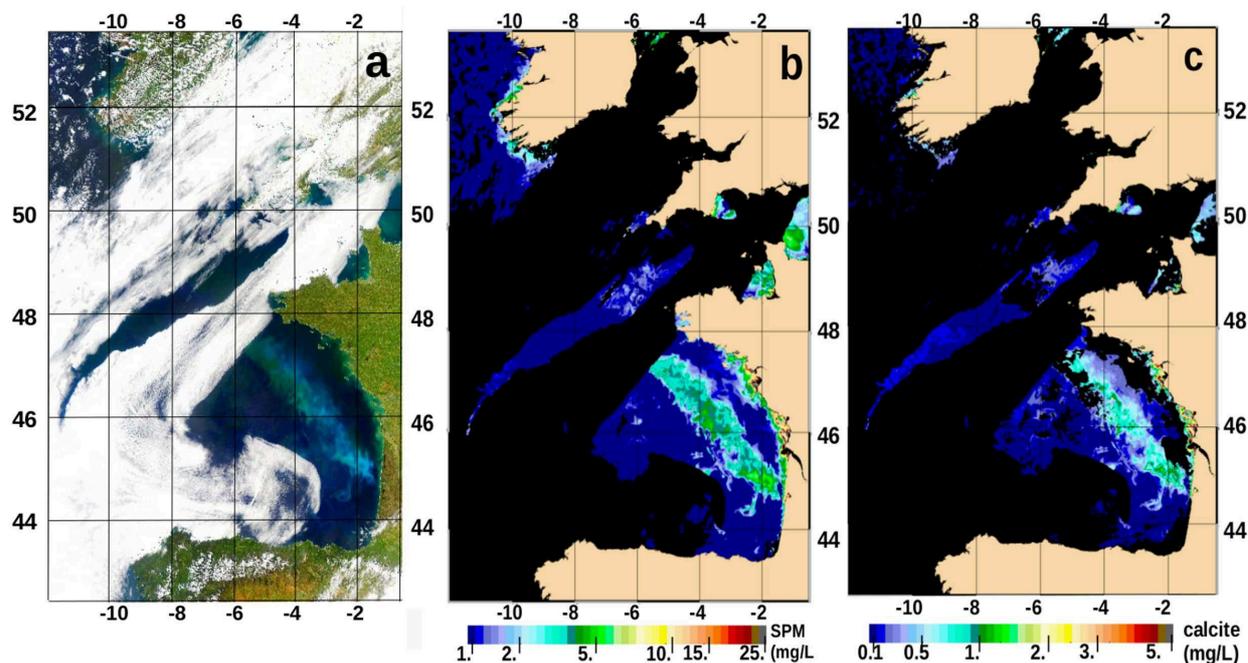


Fig. 2.2.

Bloom de coccolithophores dans la zone d'étude Nord-Est Atlantique, au 25 avril 2013 sur : a) l'image fausses-couleurs RGB MODIS ; b) la carte journalière des SPM (algorithme Ifremer) ; la carte journalière Calcite (algorithme NASA).

Les images de Chl-a sont également utilisées en cas de doute car la relation entre la Chl-a et les SPM pour les coccolithophores est différente de la relation entre la Chl-a et les SPM pour les autres espèces de phytoplancton. En effet, en raison de la concentration relativement faible de Chl-a dans les blooms de coccolithophores (Tyrell and Merico, 2004), les pixels qui ont un signal fort pour les SPM et la Chl-a ne sont pas sélectionnés en tant que coccolithophoridés pour la première étape de la méthode.

Pour la deuxième étape (encadré n°2 de la Figure 2.1 : “ Calcul du spectre de référence des coccolithes ”), la méthode est basée sur l'utilisation des données de radiances de Couleur de l'Eau MODIS et SeaWiFS de niveau L2.

2.2 Deuxième étape : calcul du spectre de radiance de référence

La deuxième étape va permettre de construire le spectre typique de radiance de “coccolithophores” pour les capteurs SeaWiFS et MODIS. La Figure 2.2b montre la

concentration en SPM dans le Golfe de Gascogne au 25 avril 2013 mettant en évidence une structure isolée sur le talus que l'on peut attribuer aux coccolithophoridés ; structure confirmée sur l'image en fausses-couleurs RGB MODIS et l'image de Calcite (Fig. 2.2a et 2.2c). Les pixels à l'intérieur du bloom le long du talus seront alors sélectionnés pour extraire les radiances de cette zone et alimenter une base de données de référence de spectres de radiance de coccolithes/coccolithophores, appelée base de donnée BD1 (Fig. 2.3) pour chaque capteur (SeaWiFS et MODIS). Un critère de sélection est ensuite appliqué aux bases de données BD1 SeaWiFS et MODIS. Les spectres de radiance (nLw) sélectionnés pour SeaWiFS sont normalisés à 490 nm. Le critère de sélection $nLw(490) > nLw(550)$ est appliqué aux spectres pour distinguer les pixels de coccolithes (Fig. 2.3a). Ce critère est basé sur la forme générale observée des spectres de coccolithes et sur la forme observée par Moore et al. (2009). Les spectres de radiance sélectionnés à partir de la base de données de MODIS sont normalisés par la radiance à 488 nm avec le critère $nLw(488) > nLw(550)$. Ce critère est appliqué de manière similaire à MODIS, en considérant que 488 nm est proche de 490 nm (Fig. 2.3b).

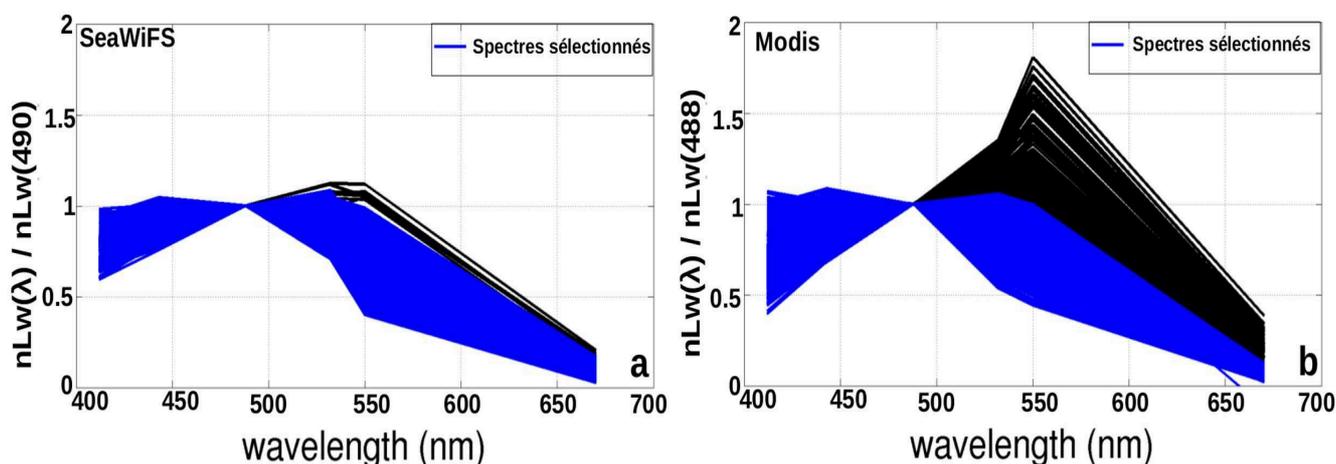


Fig. 2.3.

Sélection des spectres de radiance de la base de données de spectres BD1 selon le critère de normalisation par $nLw(490)$ et $nLw(488)$ pour les capteurs a) SeaWiFS ; b) MODIS.

Après application du critère de sélection sur les radiances des pixels de blooms de coccolithes dans les bases de données BD1, nous obtenons une nouvelle base de données SeaWiFS BD2 : 361 spectres de radiance entre 412 et 670nm sur la période 1998-2002 (Fig. 2.4a), et la base de données BD2 MODIS avec un jeu de données de 2343 spectres de radiance pour la période 2003-2014 (Fig. 2.4b).

Les moyennes de ces jeux de données de spectres de radiance sont alors considérées comme les spectres caractéristiques de coccolithes, et sont appelés vecteurs moyens (μ). Le spectre rouge sur la Fig. 2.4a correspond à la forme spectrale caractéristique des coccolithes pour SeaWiFS, considérée alors comme le spectre de référence pour la méthode fuzzy. Les deux lignes vertes de la Fig. 2.4a indiquent les écarts types des spectres SeaWiFS de la base de données. Pour MODIS, nous avons appliqué la même procédure et le spectre rouge sera utilisé comme référence (Fig. 2.4b). Cette sélection de spectres formant la base de données BD2 permet également de calculer les matrices de covariance SeaWiFS et MODIS.

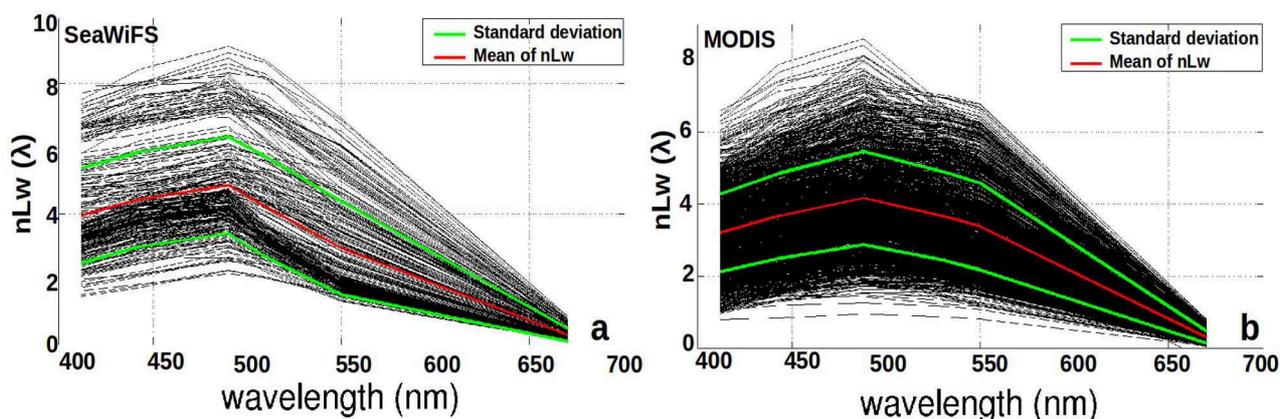


Fig. 2.4.

Spectres de radiance (nLw) sélectionnés pour la base de données BD2 dans l'application de la méthode fuzzy : a) pour SeaWiFS et b) pour MODIS (spectre de référence en rouge). En rouge, le spectre moyen qui sert de référence, et en vert l'écart type de chaque série.

2.3 Troisième étape : méthode fuzzy et quantification des pixels de coccolithes

La méthode fuzzy permet de classer les pixels en leur attribuant un indice basé sur la proximité de leurs caractéristiques spectrales avec celles d'un bloom typique de coccolithophoridés. Elle a ainsi été utilisée par Moore et al. (2012) pour classer automatiquement les masses d'eaux en huit types sur l'océan mondial. Nous avons adapté cette méthode à la reconnaissance des pixels des images SeaWiFS et MODIS affectés par les coccolithes en ne considérant que deux types de masses d'eau : les coccolithes et les autres.

La méthode consiste à comparer les spectres de radiance observés pixel par pixel au spectre de référence de coccolithes SeaWiFS et MODIS calculé auparavant (cf étape 2.2.2). Cette comparaison, pixel par pixel, s'effectue par le calcul de la distance de Mahalanobis (Rencher et al., 1995) nommée Z^2 dans l'équation (1.7) :

$$Z^2 = (\vec{nLw} - \vec{\mu})^t V^{-1} (\vec{nLw} - \vec{\mu}) \quad (1.7)$$

La distance de Mahalanobis s'appuie sur l'utilisation des données L2 journalières de radiances MODIS et SeaWiFS (cf Fig. 1.4, encadré n°3), sur la matrice de covariance V et le vecteur moyen de radiance de référence (μ) de bloom de coccolithophore de SeaWiFS et MODIS.

La distance de Mahalanobis (Z^2) est ensuite transformée par une fonction continue de probabilité χ^2 en indice fuzzy (f), où le terme $F_n(Z^2)$ est une fonction cumulative χ^2 avec 6 degrés de liberté correspondant aux 6 longueurs d'onde disponibles pour SeaWiFS (412, 443, 490, 510, 550 et 670 nm) et MODIS (412, 443, 488, 532, et 667 nm). L'équation (1.8) donne l'indice fuzzy dont les valeurs sont comprises entre 0 et 1 :

$$f = 1 - F_n(Z^2) \quad (1.8)$$

L'indice fuzzy décrit la proximité entre chaque spectre de chaque pixel et le spectre de référence pour un bloom de coccolithophore (le spectre moyen μ) : plus l'indice est proche de 1, plus la distance quadratique entre le spectre du pixel considéré et le spectre de référence

diminue, et plus la probabilité que le pixel appartienne à un bloom de coccolithophore est grande.

L'indice fuzzy étant qualitatif, un seuil est ensuite appliqué à cet indice pour sélectionner les pixels de coccolithes dans le signal de SPM, permettant d'obtenir une évaluation de la masse de coccolithes (appelé SPM_{fc} pour la suite) grâce à la concentration de SPM (cf Fig. 2.1., encadré n°3). Le seuil, fixé à 0.4, est choisi afin de sélectionner les pixels avec une probabilité suffisante : les pixels dont l'indice fuzzy est inférieur à 0.4 ne sont pas considérés comme des pixels de coccolithes.

La méthode fuzzy est appliquée ensuite aux données journalières disponibles entre 1998 et 2015 pour MODIS et SeaWiFS afin de quantifier quotidiennement les blooms de coccolithophores dans la zone Atlantique Nord-Est. Le nombre de pixels permet ainsi d'estimer la surface des blooms et le signal SPM_{fc} d'établir le bilan quantitatif des blooms (concentrations SPM_{fc} en $g.m^{-3}$).

La Figure 2.5 illustre l'application de l'indice fuzzy dans le cas du bloom du 25 avril 2013, visible ici entre $44^{\circ}N/2^{\circ}W$ et $47.5^{\circ}N/6.5^{\circ}W$ (Fig. 2.5a). On constate qu'un indice fuzzy supérieur à 0.4 permet de sélectionner les pixels de bloom de coccolithophores sur l'image de SPM du 25 avril 2013 (concentration SPM_{fc} , Fig. 2.5b).

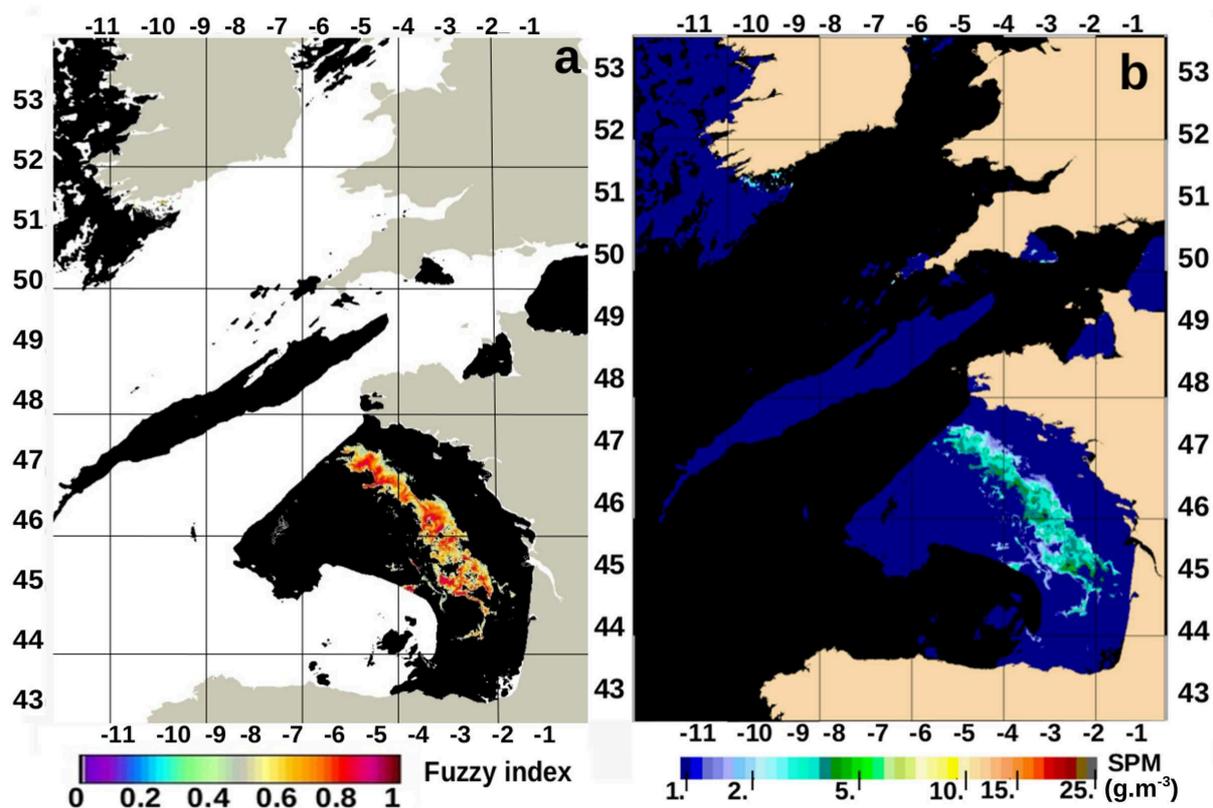


Fig. 2.5.

Application de la méthode fuzzy pour le 25 Avril 2013 : a) Indice fuzzy pour MODIS, entre 0 (0 % de signal de coccolithes) et 1 (100 % de signal de coccolithes) ; b) concentration de SPM_{fc} ($g.m^{-3}$) pour les pixels dont l'indice fuzzy est supérieur à 0.4.

Pour tester la valeur du critère utilisé pour l'indice fuzzy (cf Fig. 2.1, encadré n°3), et le nombre de spectres utilisés dans la base de données initiale BD1 (cf Fig. 2.1, encadré n°2), deux tests de sensibilité sont réalisés sur le cas du bloom du 25 avril 2013 :

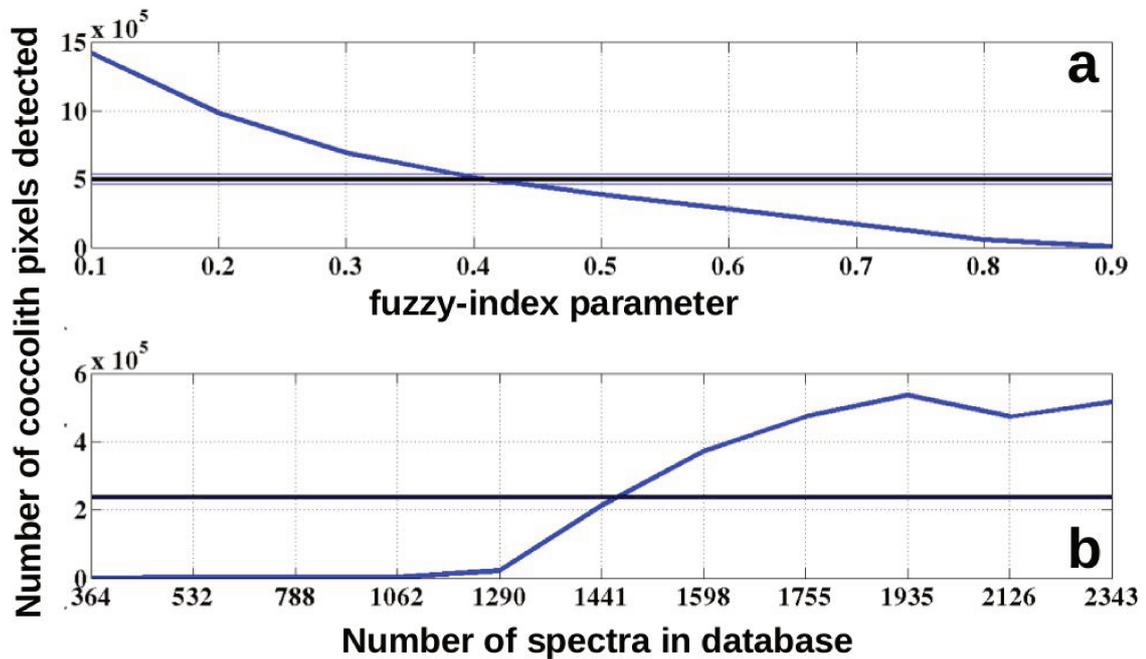


Fig. 2.6.

Test de sensibilité sur le nombre de pixels de coccolithes pixels du 25 Avril 2013 : a) effet de la variation du critère de l'indice fuzzy sur le nombre de pixels de coccolithes sélectionnés (moyenne du nombre de pixels est indiquée par la ligne noire) ; b) effet du nombre de spectres de radiance dans la base de données de spectres BD1 (moyenne du nombre de pixels est indiquée par la ligne noire) avec le critère d'indice fuzzy fixé à 0.4.

Le premier test est réalisé par rapport au critère de seuil de l'indice fuzzy utilisé pour discriminer les pixels de coccolithes. Le test est effectué sur le nombre de pixels de coccolithes pour le 25 avril 2013 (Fig. 2.6a, ligne bleue), en faisant varier le seuil de l'indice fuzzy de 0.1 (faible valeur de discrimination) à 0.9 (forte valeur de discrimination) par pas de 0.1. Comme attendu, le nombre de pixels est maximal ($15 \cdot 10^5$ pixels de coccolithes) pour le seuil à 0.1, et la plus forte valeur de seuil (0.9) est la plus discriminante pour le nombre de pixels de coccolithes. Le seuil de l'indice fuzzy à 0.4, qui correspond bien avec la moyenne du nombre de pixels de coccolithes détectés (Fig. 2.6a, ligne noire), est choisi comme un bon compromis. Par ailleurs, l'indice fuzzy montre une faible variabilité entre les seuils de 0.3 à 0.5.

Le deuxième test de sensibilité porte sur la variabilité du nombre de spectres de radiance utilisé pour construire la base de données de radiance (BD1, encadré n°2 sur

Fig. 2.1). La Fig. 2.6b montre le résultat du nombre de pixels de coccolithes après l'application de la méthode fuzzy pour le bloom du 25 avril 2013, en fonction du nombre de spectres de radiance utilisés dans la première base de données BD1 (le seuil est fixé dans ce cas à 0.4). La somme du nombre de pixels de coccolithes est proche de 0 pour un nombre en dessous de 1290 spectres utilisés pour alimenter la base de données BD1 (Fig. 2.6b). La valeur maximale du nombre de pixels de coccolithes ($\sim 5.10^5$ pixels) est atteinte pour 1935 spectres, et reste stable pour l'utilisation de 2343 spectres. En conséquence, le jeu de données de 2343 spectres et le seuil de l'indice fuzzy fixé à 0.4 peuvent être considérés comme des paramètres robustes pour la méthode fuzzy.

Afin de vérifier qu'il n'y ait pas de biais dû aux particules minérales abiotiques, la méthode fuzzy est appliquée aux radiances du 11 janvier 2014, hors période de bloom de coccolithophores. L'image de SPM à cette date (Fig. 2.7a) montre des concentrations de SPM élevées sur tout le plateau continental correspondant aux remises en suspension par les intempéries hivernales (Gohin et al., 2015). L'indice fuzzy appliqué à cette image ne montre aucun faux-positif, aucun signal de coccolithophores n'est visible dans ce cas. La méthode est donc robuste pour discriminer les radiances des coccolithes de celles des particules en suspension minérales abiotiques.

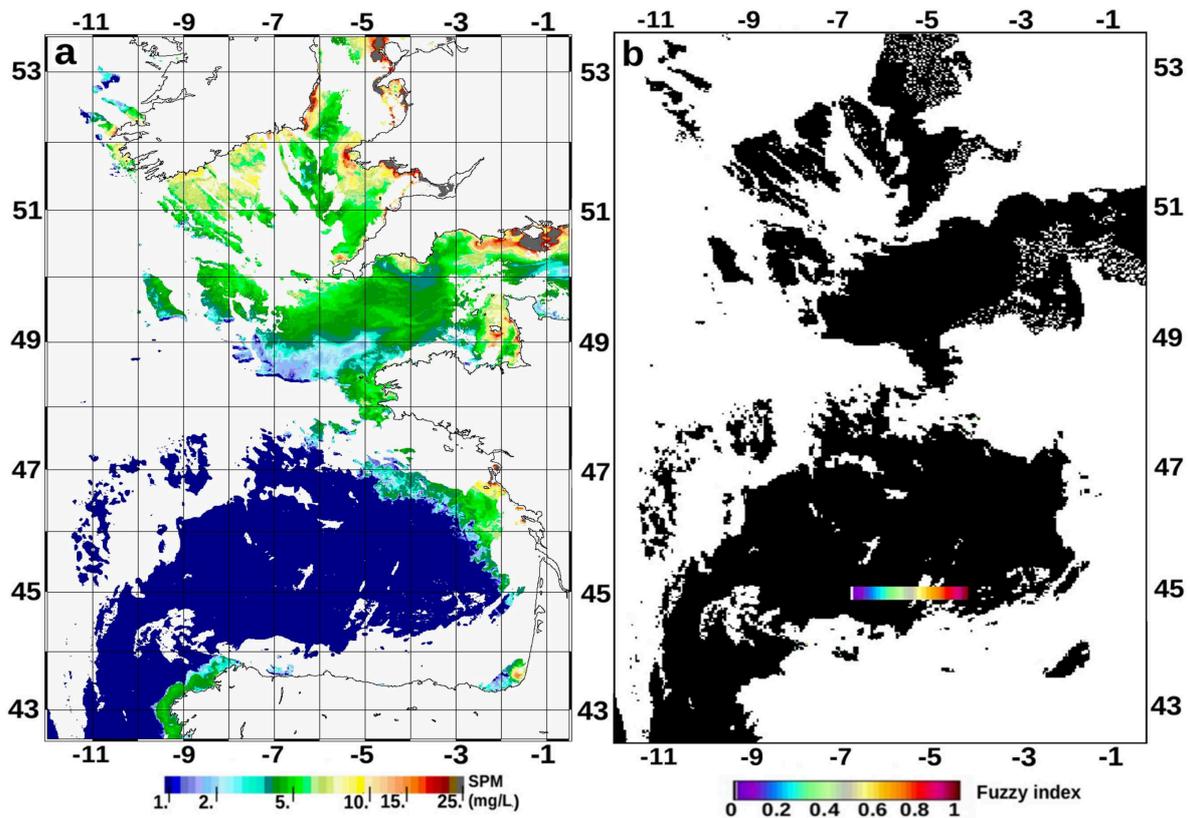


Fig 2.7.

Application de la méthode fuzzy pour le 11 janvier 2014 : a) Concentration en SPM (mg.L^{-1}) ; b) Indice fuzzy entre 0 (0 % de signal de coccolithes) et 1 (100 % de signal de coccolithes).

3. Comparaison de la méthode Fuzzy aux autres algorithmes

3.1 Concentration SPM_{fc} versus concentration en Calcite de l'algorithme NASA

Une comparaison entre les images de SPM sélectionnée par l'indice fuzzy (SPM_{fc}) et celles de Calcite a été effectuée pour le bloom du 25 avril 2013 (Fig. 2.2). La Fig. 2.8a-c montre le diagramme de SPM versus Calcite, appliqué après l'application de la méthode fuzzy. Pour une meilleure visibilité, les valeurs sont prélevées tous les 90 pixels pour la Fig. 2.8a-b. Les corrélations pour le bloom du 25 avril 2013 (Fig. 2.8a) et pour tout le mois d'avril 2013 (Fig. 2.8b) montrent l'effet de la commutation entre $\text{SPM}_{fc}(555)$ pour les faibles turbidités et

SPM_{fc}(670) pour les turbidités moyennes. Cette différence, également observée au Chapitre 1 sur les données brutes de SPM et de Calcite, est expliquée par les coefficients de rétrodiffusion spécifiques à la masse utilisés pour les deux méthodes (cf Chapitre 1). Les corrélations restent cependant élevées entre SPM_{fc} et la Calcite pour le bloom du 25 avril et pour tout le mois d'avril ($R^2=0.7$ et $R^2=0.73$ respectivement, Fig. 2.8a-b). Les bilans journaliers de SPM_{fc}, correspondant à la somme journalière du nombre de pixels et des concentrations de SPM_{fc}, et de Calcite, montrent une forte corrélation entre les deux produits ($R^2=0.93$ pour les bilans de pixels, points rouges sur la Fig. 2.8c ; $R^2=0.92$ pour les bilans de concentrations, points bleus sur la Fig. 2.8c). Le résultat de la méthode fuzzy SPM_{fc} peut donc être considéré comme robuste pour décrire la variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores.

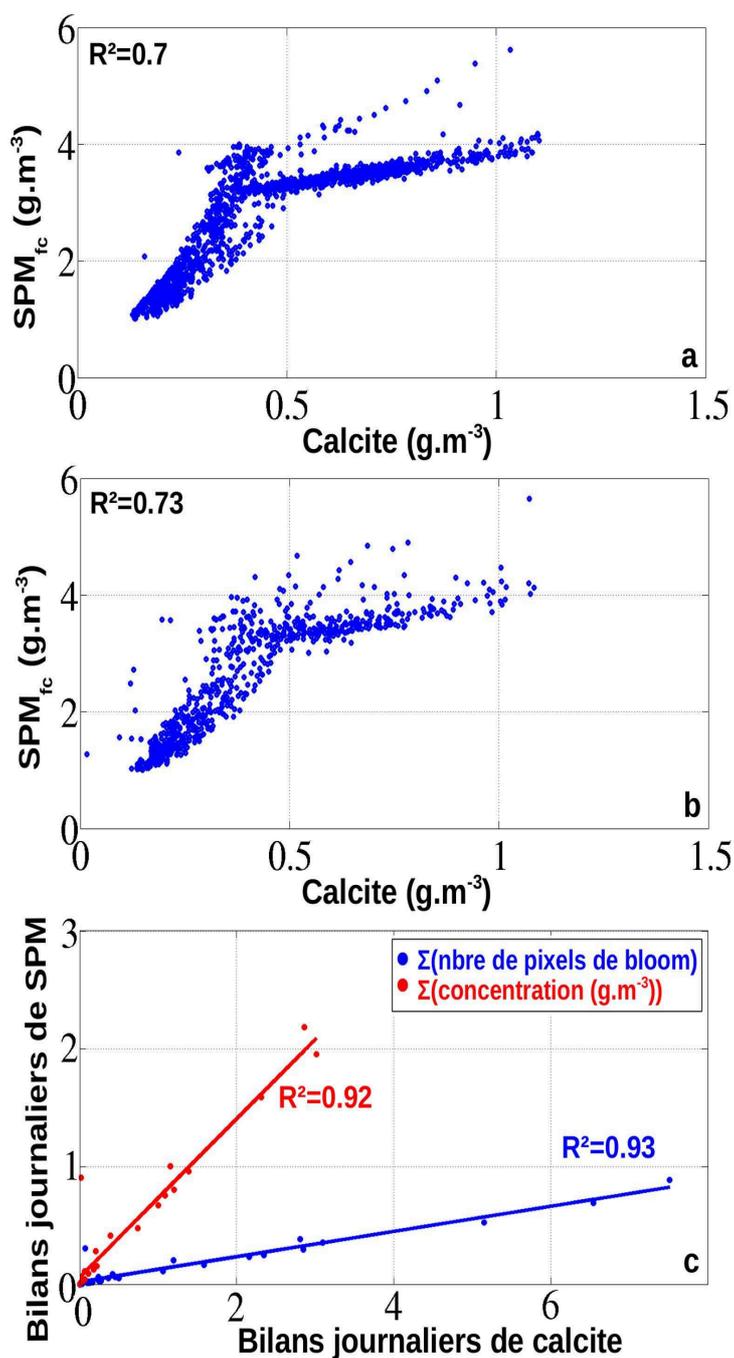


Fig. 2.8.

Concentration en SPM versus concentration en Calcite en avril 2013 : a) pour les pixels de coccolithes (SPM_{fc}) au 25 avril 2013 (R²=0.69) ; b) pour les pixels de coccolithes (SPM_{fc}) pour le mois d'avril 2013 (R²=0.73) ; c) par bilan journalier (somme du nombre de pixels en bleu et somme des concentrations en rouge) pour le mois d'avril 2013 ; Les valeurs sont prélevées tous les 90 pixels pour a) et b).

3.2 Comparaison de la méthode Fuzzy et PHYSAT

La méthode fuzzy peut également être comparée à un autre algorithme tel que PHYSAT (Alvain et al. 2008) qui discrimine qualitativement 6 classes différentes de phytoplancton (diatomées, nanoeucaryotes, Prochlorococcus, Synechococcus -cyanobactérie, Phaeocystis et les coccolithophores), calculés en produits mensuels. Cette méthode est basée sur l'identification des signatures optiques spécifiques attribuées à différents groupes de phytoplancton incluant les coccolithophores, à partir des radiances SeaWiFS (entre 412 et 550 nm). La Fig. 2.9. montre les surfaces de bloom mensuelles de coccolithophores estimées par le nombre de pixels des blooms à partir de la méthode fuzzy (courbe rouge) et pour PHYSAT (courbe bleue) entre 1998 et 2003, d'avril à août. Les surfaces de bloom de coccolithophores identifiées par PHYSAT et par la méthode fuzzy montrent une évolution similaire entre 1998 et 2003. La plus grande surface de bloom est observée en 2001 pour les deux méthodes, avec une surface de bloom d'environ $4.85 \cdot 10^4$ km² pour le mois de mai 2001 pour PHYSAT et une surface de $1.11 \cdot 10^5$ km² pour la méthode fuzzy. La surface estimée à partir de la méthode fuzzy est environ 2.1 fois supérieure à la surface estimée avec PHYSAT. La différence entre ces deux méthodes peut être liée au fait que la méthode PHYSAT s'appuie sur les données de niveau L3 SeaWiFS qui utilisent un masque pour les fortes réflectances induisant une sous-estimation des blooms de coccolithophores (Alvain et al., 2008), alors que la méthode fuzzy utilise les niveaux de données L2. Il faut également noter que l'objectif de PHYSAT est de discerner 6 groupes de phytoplancton par une classification de dominance de groupe focalisée sur le pic des blooms. Malgré une différence quantitative, les deux méthodes restent cependant bien corrélées ($R^2=0.71$) et donnent des résultats globalement similaires dans l'évaluation de la variabilité interannuelle des blooms de coccolithophores.

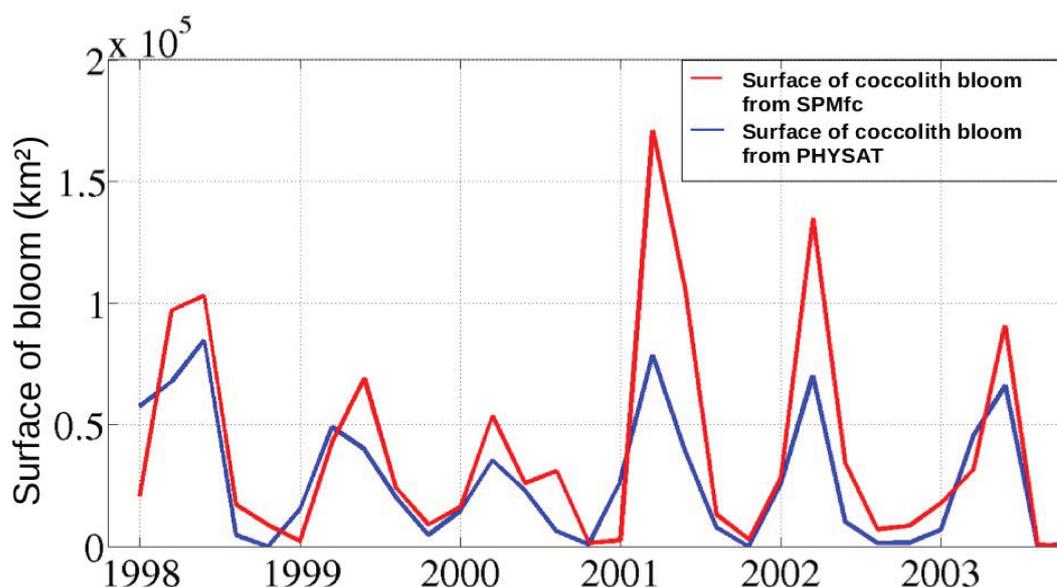


Fig. 2.9.

Moyennes mensuelles de surface de bloom de coccolithophores obtenus à partir de la méthode fuzzy et PHYSAT d'avril à août entre 1998 et 2003.

4. Discussion : la méthode fuzzy appliquée aux SPM, un indice relatif

La méthode générale présentée dans ce chapitre s'appuie d'une part sur la radiance marine pour la détection des blooms de coccolithophores *via* la méthode fuzzy, et d'autre part sur le produit satellite SPM pour la quantification des blooms.

La zone d'étude, le long du talus continental du Golfe de Gascogne jusqu'au sud de l'Irlande entre les mois d'avril et août, peut être classée comme des eaux du Cas-1 ; il y a donc un effet faible et marginal sur la radiance marine des matières minérales remises en suspension, des apports de rivière, et des substances jaunes (CDOM) provenant des apports terrigènes.

La sélection des spectres typiques de radiance pour construire le set de référence est une étape importante dans la méthode fuzzy. Sans utiliser une méthodologie complexe pour discriminer les coccolithes des autres groupes de phytoplancton, la méthode permet de discerner facilement les coccolithes dans les images journalières satellite de Chl-a et de SPM. Une particularité des coccolithophores est leur faible biomasse chlorophyllienne dans les

blooms (Tyrell and Merico, 2004). Dans certains cas, un fort signal de SPM et de Chl-a pourrait provenir d'un artefact dû à un fort bloom généré par d'autres classes de phytoplancton telles que les diatomées. Les pixels qui ont donc à la fois une forte signature de SPM et de Chl-a ne sont pas sélectionnés dans la méthode pour évaluer le spectre moyen caractéristique des coccolithophores. Le critère utilisé ici dans la méthode fuzzy, spécifiant que la valeur de radiance nLw à 490 nm pour SeaWiFS (ou 488 nm pour MODIS) doit être supérieure à la valeur de radiance nLw à 550 nm, est également appuyé par la description d'un spectre de coccolithes par O'Reilly et al. (2000).

Les SPM d'origine minérale observés dans la couche de surface du plateau continental sont également très réfléchissantes et peuvent être considérées comme un artefact potentiel pour la détection des blooms de coccolithophores. Shutler et al. (2010) ont étudié le cas d'un bloom de coccolithophores dans une zone côtière de la mer Celtique et de la partie Ouest de la Manche, où les SPM minérales des panaches fluviaux ou des remises en suspension sont observées, particulièrement durant les mois de vents forts et pluvieux en période de fin d'hivers. Dans notre cas d'étude, sur la marge du plateau continental, ce problème est moins marqué. Par ailleurs, le fait de fixer un critère sur l'indice fuzzy impose le fait que notre méthode sélectionne les spectres de radiance proches du spectre caractéristique de coccolithophores en excluant les spectres issus de fortes concentrations en particules d'origine minérale. Le critère de l'indice fuzzy induit également une sélection essentiellement des blooms significatifs, en excluant les événements de blooms de très faibles concentrations. A l'inverse, la méthode permet d'exclure la plupart des particules minérales sur le plateau continental (remise en suspension ou panaches fluviaux), il n'y a donc pas de signal résiduel de particules minérales pour la quantification des blooms de coccolithophores.

Il serait plus difficile d'identifier spectralement des blooms de coccolithes se produisant dans l'Ouest de la Manche à la fin du mois de juin ou en juillet, quelquefois à de fortes concentrations et intégrés à d'autres groupes phytoplanctoniques tel que le dinoflagellé *Karenia mikimotoi* (Smyth et al., 2002). Cependant, à cette époque de l'année, les eaux peuvent être suffisamment claires pour séparer le signal de coccolithes du signal de SPM minérales. Une voie pour contourner ce problème pourrait être d'explorer le concept avancé par Shutler et al. (2010) stipulant que les dynamiques des coccolithophores et des SPM abiotiques sont différentes. Pour cela, il est possible de considérer que les SPM minérales

répondent rapidement aux vagues et aux marées (Rivier et al., 2011 ; Gohin et al., 2015) alors que les blooms de coccolithophores répondent à des facteurs environnementaux plus lents.

5. Conclusion

La méthode générale présentée ici s'appuie sur la méthode fuzzy permettant de discriminer les pixels de coccolithes grâce à leur spectre de radiance. La concentration en SPM_{fc} de ces pixels est ensuite utilisée pour quantifier les blooms de coccolithophores. Cette méthode présente donc l'avantage de filtrer le signal SPM correspondant aux coccolithes.

Les résultats de l'identification sont cohérents avec PHYSAT. La méthode fuzzy décrite dans ce chapitre, appliquée aux radiances SeaWiFS et MODIS et au signal satellite de SPM, va donc permettre, dans le chapitre 3, de suivre la variabilité des coccolithophoridés sur 18 ans sur le plateau continental ouest-européen.

Chapitre 3

Variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores dans l'océan Atlantique Nord-Est à partir d'une série temporelle de 18 ans d'images de radiance spectrale satellite

Le Chapitre 1 a montré que le produit satellite SPM (algorithme OC5 Ifremer), malgré une différence quantitative par rapport à la Calcite (algorithme NASA), est bien adapté à l'évaluation des blooms de coccolithophores sur le plateau continental Nord-Est Atlantique, du Golfe de Gascogne au sud de l'Irlande. La méthode fuzzy, présentée dans le Chapitre 2, couplée aux produits SPM, permet d'identifier spectralement les pixels de blooms de coccolithophores, et de les quantifier (SPM_{fc}). Le produit SPM_{fc} est cohérent avec les observations in situ ainsi qu'avec les résultats d'autres algorithmes d'identification de blooms de coccolithophores. Le Chapitre 3 s'appuie ici sur cette méthode pour établir la variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores sur notre zone d'étude Atlantique Nord-Est.

1. Introduction

Peu après le lancement du capteur CZCS (Coastal Zone Color Scanner), des blooms d'*Emiliana huxleyi* furent décrits de l'espace, avec des vérifications in situ, aux abords du talus du plateau ouest-européen de 40° à 60° Nord (Holligan et al., 1983 ; 1993b). Les cycles saisonniers du phytoplancton, incluant les coccolithophores, ont été observés au printemps et en été plusieurs années de suite dans le Golfe de Gascogne et la Manche par Garcia-Soto et Pingree (2009) en utilisant des données satellite et des mesures in situ obtenues le long des lignes de ferry. Harlay et al. (2010) ont décrit, toujours à partir de données satellite et in situ, les différentes étapes d'un bloom de coccolithophores observé dans la partie nord du Golfe de

Gascogne en juin 2004. Un travail similaire a été effectué par Van Oostende et al. (2012) à partir de signatures pigmentaires observées en mai et juin 2006-2008 sur la marge continentale de la mer Celtique. Les blooms de coccolithophores, représentés principalement par *Emiliana huxleyi*, succèdent généralement aux blooms de diatomées et peuvent apparaître dès le mois d'avril sur le talus continental du Golfe de Gascogne (Lampert et al., 2002 ; Raitzos et al., 2006 ; Leblanc et al., 2009), et plus tard vers mai-juin sur la marge continentale de la mer Celtique. Les blooms de coccolithophores ont également été observés à la fin du mois de juin et en juillet sur la Manche occidentale (Smyth et al., 2002 ; Garcia-Soto et Pingree, 2009). Dans ces derniers cas, des blooms du dinoflagellé *Karenia mikimotoi* sont quelquefois associés aux blooms de coccolithophores, mais ces derniers n'apparaissent pas aussi régulièrement que sur le talus de la partie Atlantique Nord-Est.

Pour étudier l'évolution spatiale et temporelle (saisonnière et interannuelle) des blooms, quatre sous-zones ont été définies le long du talus près de l'isobathe 200m (Fig. 3.1a). En raison de la forte capacité de rétrodiffusion des coccolithes à toutes les longueurs d'onde, un bloom de coccolithophores apparaît distinctement sur l'image en fausse couleur MODIS RGB (Red-Blue-Green) au printemps (25 avril 2013, Fig. 3.1b), également visible sur l'image de SPM (cf Chapitre 1 ; Gohin et al., 2005) appliquée aux radiances de MODIS (Fig. 3.1c), ainsi que sur l'image de Calcite (Fig. 3.1d) de l'algorithme NASA (Balch et al, 2005).

L'application de la méthode fuzzy, décrite dans le Chapitre 2, pour identifier les blooms de coccolithophores, et discriminer la fraction de SPM liée à ces blooms du signal de SPM abiotique, va nous permettre d'analyser la variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores. Cette variabilité sera analysée à travers quatre sous-zones sélectionnées (Fig. 3.1a) du Sud au Nord sur la marge Nord-Est Atlantique, sur une période 18 années (1998 à 2015).

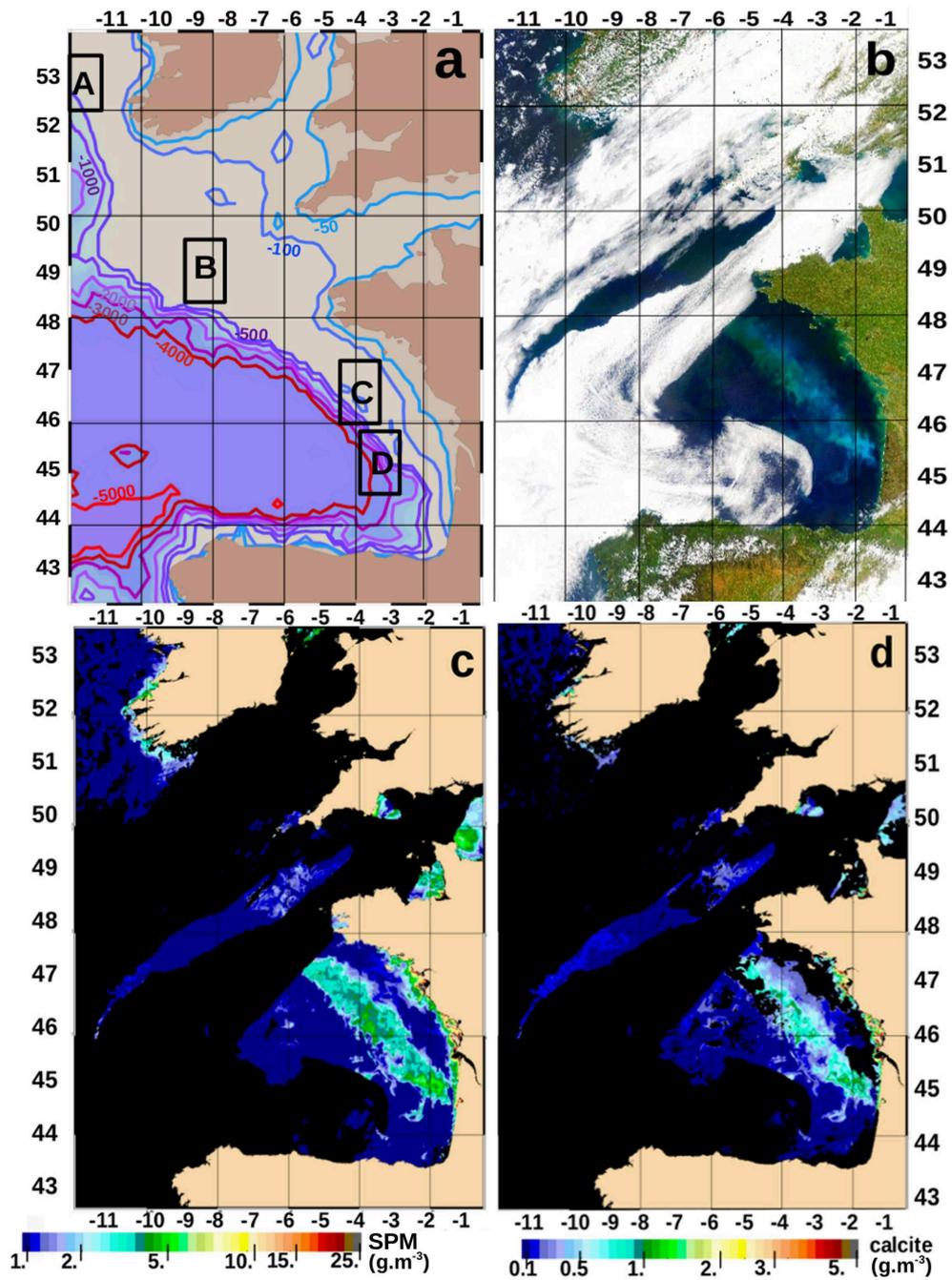


Fig. 3.1.

Zone d'étude Atlantique Nord-Est avec un bloom de coccolithophores au 25 Avril 2013 observé par 3 produits satellite différents : a) zone d'étude Atlantique Nord-Est et les quatre sous-zones : la zone Irlande (A), la mer Celtique (B), Golfe de Gascogne Nord (C), Golfe de Gascogne Sud (D) ; b) image RGB (Red-Green-Blue) MODIS ; c) concentration en SPM (OC5) ; d) concentration en Calcite (NASA).

2. Données et méthodes

2.1 Utilisation de la méthode fuzzy pour les données satellite

Pour analyser la variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores, la méthode fuzzy est appliquée aux données SeaWiFS (1998-2002) et MODIS (2003-2015). Malgré les différences de longueurs d'onde disponibles entre SeaWiFS et MODIS, les deux capteurs fournissent un jeu de données continu pour notre application. Comme décrite dans le Chapitre 2, la méthode s'appuie sur les produits L2 de radiances normalisées (nLw) et les images de niveau L3 (SPM et Calcite) pour discriminer et quantifier les pixels de coccolithes.

L'indice fuzzy, décrivant la proximité entre le spectre de chaque pixel et le spectre de référence du bloom de coccolithophores, est utilisé pour sélectionner les pixels de coccolithes dans le signal de SPM, permettant d'obtenir une évaluation de la masse de coccolithes (SPM_{fc}) pour tous les pixels des images journalières. Pour chaque image, la somme des pixels de SPM_{fc} permet d'obtenir des bilans journaliers du nombre pixels de coccolithes et de concentration de SPM_{fc} , d'avril à août entre 1998 et 2015, sur la zone d'étude Atlantique Nord-Est et pour les quatre sous-zones A, B, C, D (Fig. 3.1a).

2.2 La continuité des données entre SeaWiFS et MODIS

Pour analyser la variabilité des blooms de coccolithophores sur la période de 18 ans, il faut s'assurer de la cohérence des résultats de la méthode fuzzy appliquée aux deux jeux de données de radiance SeaWiFS (1998-2003) et MODIS (2003-2015). Pour vérifier cette cohérence entre les deux capteurs, les bilans journaliers de SPM_{fc} ($g \cdot m^{-3}$) de chacun de ces capteurs seront étudiés pour l'année 2003, année commune aux deux jeux de données. La régression entre les valeurs journalières de SPM_{fc} obtenues à partir des capteurs SeaWiFS et MODIS pour la période d'avril à août 2003 présente un $R^2=0.89$ (Fig. 3.2, $p=0.83$ et $p\text{-value}<0.001$). Cette bonne corrélation entre les résultats de l'indice fuzzy pour MODIS et SeaWiFS nous permet de considérer notre jeu de données comme homogène pour l'application de la méthode fuzzy à un ensemble de 18 années d'observation.

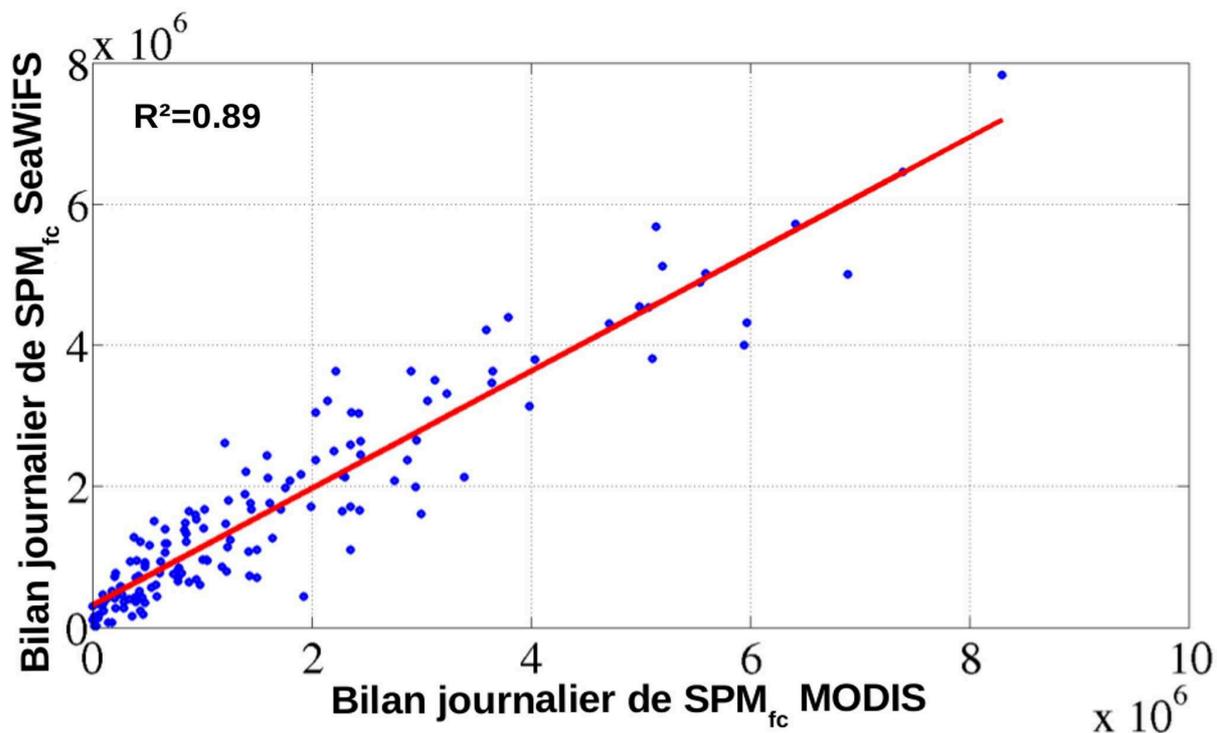


Fig. 3.2.

Régression entre les bilans journaliers de coccolithes SPM_{fc} (g.m⁻³) MODIS et SeaWiFS d'avril à août 2003 (R²=0.89).

3. Analyses de la série temporelle de 18 ans

Les blooms de coccolithophores sont quantifiés ici avec le nombre de pixels de coccolithes et la concentration en SPM_{fc}, ce qui permet d'analyser respectivement leur extension spatiale et leur abondance.

3.1 Variabilité saisonnière

Après l'application de la méthode fuzzy, les moyennes mensuelles des pixels de SPM identifiés comme des coccolithes (SPM_{fc}) donnent un aperçu de l'évolution de l'extension spatiale des blooms et de leur amplitude de 1998 à 2015 entre avril et juin aux abords du talus du plateau continental (Fig. 3.3). Les moyennes mensuelles des

concentrations en SPM_{fc} (Fig. 3.3.a,b,c) montrent la variabilité saisonnière entre 1998 et 2015. Les moyennes mensuelles de SPM_{fc} montrent un faible démarrage des blooms en avril dans la partie sud du Golfe de Gascogne, entre $45^{\circ}N$ et $47^{\circ}N$ (Fig. 3.3a). Au mois de mai, le signal de SPM_{fc} se déplace vers le nord le long des isobathes du talus continental, entre 100 et 300 m : de plus fortes concentrations sont alors visibles dans la partie nord du Golfe de Gascogne entre $45^{\circ}N$ et $47.5^{\circ}N$ et en mer Celtique, entre $47.5^{\circ}N$ et $48.5^{\circ}N$ (Fig. 3.3b). Les blooms apparaissent ensuite en Sud Irlande, entre $49.5^{\circ}N$ et $53.5^{\circ}N$ au mois de juin (Fig. 3.3c) et se maintiennent en mer Celtique. En 2013, les blooms de coccolithophores démarrent entre $44^{\circ}N$ et $48^{\circ}N$ dans le Golfe de Gascogne (Fig. 3.3d) et progresse vers le nord le long de la marge continentale au mois de mai (entre $45^{\circ}N$ et $52^{\circ}N$, Fig. 3.3d), et jusqu'à la mer Celtique et le sud-ouest de l'Irlande en juin (entre $48^{\circ}N$ et $53.5^{\circ}N$, Fig. 3.3f). La variabilité des moyennes mensuelles entre avril et juin observée en 2013 est proche des climatologies 1998-2015. A l'inverse, les SPM_{fc} de l'année 2014 ne suivent pas les climatologies 1998-2015. En effet, pour les trois mois de 2014 considérés, le signal reste très faible (Fig. 3.3g,h,i) avec des concentrations de SPM_{fc} qui ne dépassent pas 2 g.m^{-3} en juin (Fig. 3.3i).

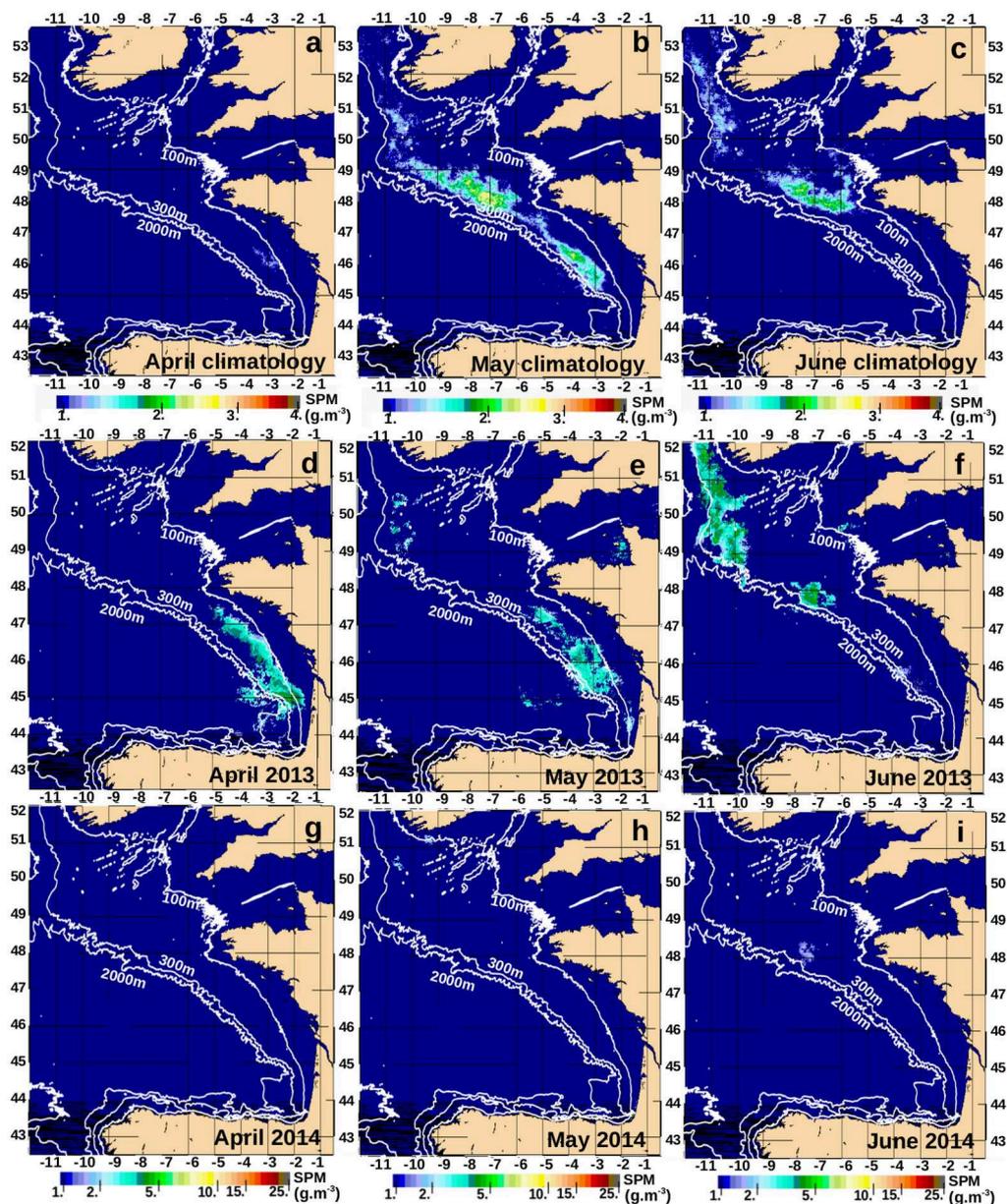


Fig. 3.3.

Moyennes mensuelles des concentrations SPM_{fc} entre avril et juin : a-c) sur la période 1998-2015 ; d-f) pour l'année 2013 ; g-i) pour l'année 2014.

Pour quantifier la variabilité saisonnière, les moyennes du nombre de pixels de coccolithes ont été calculées par période de quinze jours d'avril à juin pour chaque sous-zone (Fig. 3.4a et 3.4b), et pour la zone Atlantique Nord-Est (Fig. 3.4c). Les valeurs pour les 4 sous-zones confirment la progression vers le nord du maximum de bloom de coccolithophores, à partir du

mois d'avril dans le Golfe de Gascogne jusqu'à la mer Celtique en juin. Les moyennes bimensuelles de la Fig. 3.4a montrent que la surface maximale de bloom est atteinte à la fois dans le Golfe de Gascogne Sud (6000 pixels, sur la courbe rouge) et dans le Golfe de Gascogne Nord (10000 pixels, sur la courbe bleue) pendant la deuxième quinzaine de mai. Dans les deux sous-zones situées le plus au nord (mer Celtique et Irlande), les moyennes du nombre de pixels de coccolithes atteignent le maximum pendant la première quinzaine de juin (Fig. 3.4a), avec 13000 pixels pour la mer Celtique (courbe noire) et 15000 pixels pour la zone Irlande (courbe verte). Le même schéma saisonnier est observé pour le bilan de concentration en SPM_{fc} sur les 4 sous-zones (Fig. 3.4b), avec une progression du sud vers le nord du maximum de concentration en SPM_{fc} . En effet, le maximum de la deuxième quinzaine de mai pour la zone mer Celtique montre un bilan supérieur, deux fois plus grand ($4.1 \cdot 10^4 \text{ g.m}^{-3}$), que le Golfe de Gascogne. Par ailleurs, pour les deux calculs (nombre de pixels de coccolithes et bilan de concentration de SPM_{fc}), le pic se produit pendant la deuxième quinzaine de mai pour les deux sous-zones du Golfe de Gascogne, et pendant la première quinzaine de juin pour la zone Irlande. Seule la sous-zone de la mer Celtique montre un décalage temporel entre les valeurs du nombre de pixels et le bilan de SPM_{fc} . L'intensité du bloom (sa biomasse) décrite par la concentration SPM_{fc} (Fig. 3.4b) atteint ainsi son maximum en mer Celtique deux semaines plus tôt (dans la seconde partie du mois de mai) que l'extension spatiale maximale de bloom, décrite par le nombre de pixels de coccolithes, qui a lieu dans la première quinzaine de juin (Fig. 3.4a). A l'inverse, le maximum de SPM_{fc} (Fig. 3.4b) et l'extension maximale du bloom (Fig. 3.4a) sont concomitants dans les sous-zones Sud et Nord du Golfe de Gascogne et de l'Irlande. Les blooms dans la zone de la mer Celtique sont très denses (valeurs maximales de SPM_{fc}) en comparaison des autres sous-zones, mais ne correspondent pas aux plus grandes surfaces de bloom décrites par le nombre de pixels de coccolithes.

En considérant la zone d'étude Atlantique Nord-Est, les climatologies du nombre de pixels de coccolithes dépassent de plus de 17% la valeur moyenne ($1.1 \cdot 10^5$ pixels) à partir de la deuxième quinzaine d'avril (Fig. 3.4c), avec un maximum durant la deuxième quinzaine de mai ($3 \cdot 10^5$ pixels). Le nombre de pixels de coccolithes diminue ensuite en-dessous de la valeur moyenne à partir de la deuxième quinzaine de juin (Fig. 3.4c).

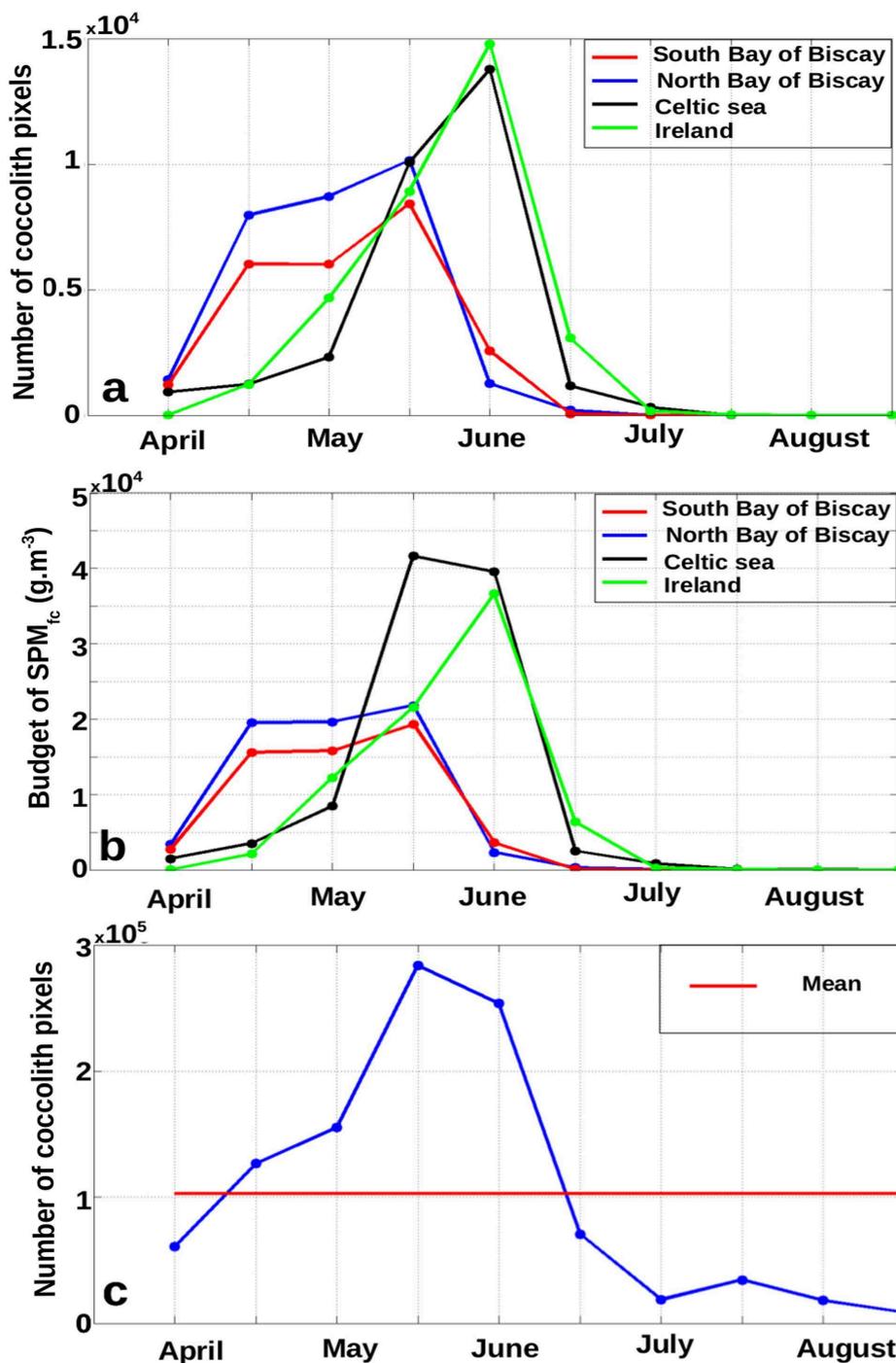


Fig. 3.4.

Nombre moyen de pixels de coccolithes pour la zone d'étude Atlantique Nord-Est et les 4 sous-zones (1998-2015) : a) Nombre de pixels de coccolithes pour les 4 sous-zones (Irlande, mer Celtique, Golfe de Gascogne Nord et Golfe de Gascogne Sud) ; b) Bilan de concentration

SPM_{fc} dans les 4 sous-zones ; c) Nombre de pixels de coccolithes sur la zone d'étude (Atlantique Nord-Est).

3.2 Variabilité interannuelle

La série temporelle du nombre de pixels de coccolithes est moyennée par périodes de 15 jours d'avril à août entre 1998 et 2015, pour une meilleure visibilité de la variabilité (Fig. 3.5a). Les pixels sans couverture nuageuse sont pris en compte, pour discuter de leur effet possible sur la variabilité interannuelle pour les quatre sous-zones. Les anomalies de la série temporelle sont calculées dans chaque sous-zone, à partir de la différence entre les valeurs bimensuelles et la moyenne pluriannuelle, puis normalisées par le pourcentage de pixels sans couverture nuageuse (Fig. 3.5b). Les anomalies bimensuelles mettent en évidence les niveaux maximums atteints en 2001 et les plus faibles niveaux atteints en 2014. En effet, sur la série-temporelle du nombre de pixels de coccolithes (Fig. 3.5a), le plus grand bloom est observé en 2001, correspondant aux 3 pics synchronisés dans le Golfe de Gascogne Sud ($6.2 \cdot 10^4$ pixels), la sous-zone Celtique ($5.7 \cdot 10^4$ pixels) et la sous-zone Irlande ($1.8 \cdot 10^4$ pixels). L'événement de 2001 est le seul lié à une anomalie positive de la série pour ces 3 sous-zones (Fig. 3.5b) : dans le Golfe de Gascogne Sud (anomalie de $+7 \cdot 10^4$ pixels), la mer Celtique ($+6 \cdot 10^4$ pixels) et l'Irlande ($+1.3 \cdot 10^4$ pixels). A l'inverse, 2014 est la seule année durant laquelle le plus faible signal de bloom se produit dans la totalité des sous-zones, avec un maximum de seulement $6.9 \cdot 10^2$ pixels dans la sous-zone d'Irlande (Fig. 3.5a). Cette particularité se traduit par une extension du bloom en 2014 en-dessous de la moyenne pour les 4 sous-zones (Fig. 3.5b) : dans le Golfe de Gascogne Sud (anomalie de $-1.1 \cdot 10^4$ pixels) et le Golfe de Gascogne Nord ($-1.2 \cdot 10^4$ pixels), puis dans la mer Celtique ($-1.8 \cdot 10^4$ pixels) et pour l'Irlande ($-2 \cdot 10^4$ pixels). Les anomalies négatives sont également fortes en 2015, sauf pour le Golfe de Gascogne Nord où le bloom se produit plus tôt que la moyenne pluriannuelle (courbe bleue, Fig. 3.5b). Des phénomènes récurrents sont visibles, notamment dans le Golfe de Gascogne Sud, où les anomalies atteignent un maximum positif tous les 4 ans (2001, 2005, 2009 et 2013), et dans la sous-zone Irlande où un décalage temporel de 7 ans est visible entre les anomalies positives maximales en 2000 et 2007 et les anomalies négatives maximales en 2004-2005 et 2011-2012. Les anomalies négatives se succédant d'une année à l'autre sont également plus fréquentes

pour la zone Irlande et la mer Celtique pour les dernières années de la série temporelle (Fig. 3.5b).

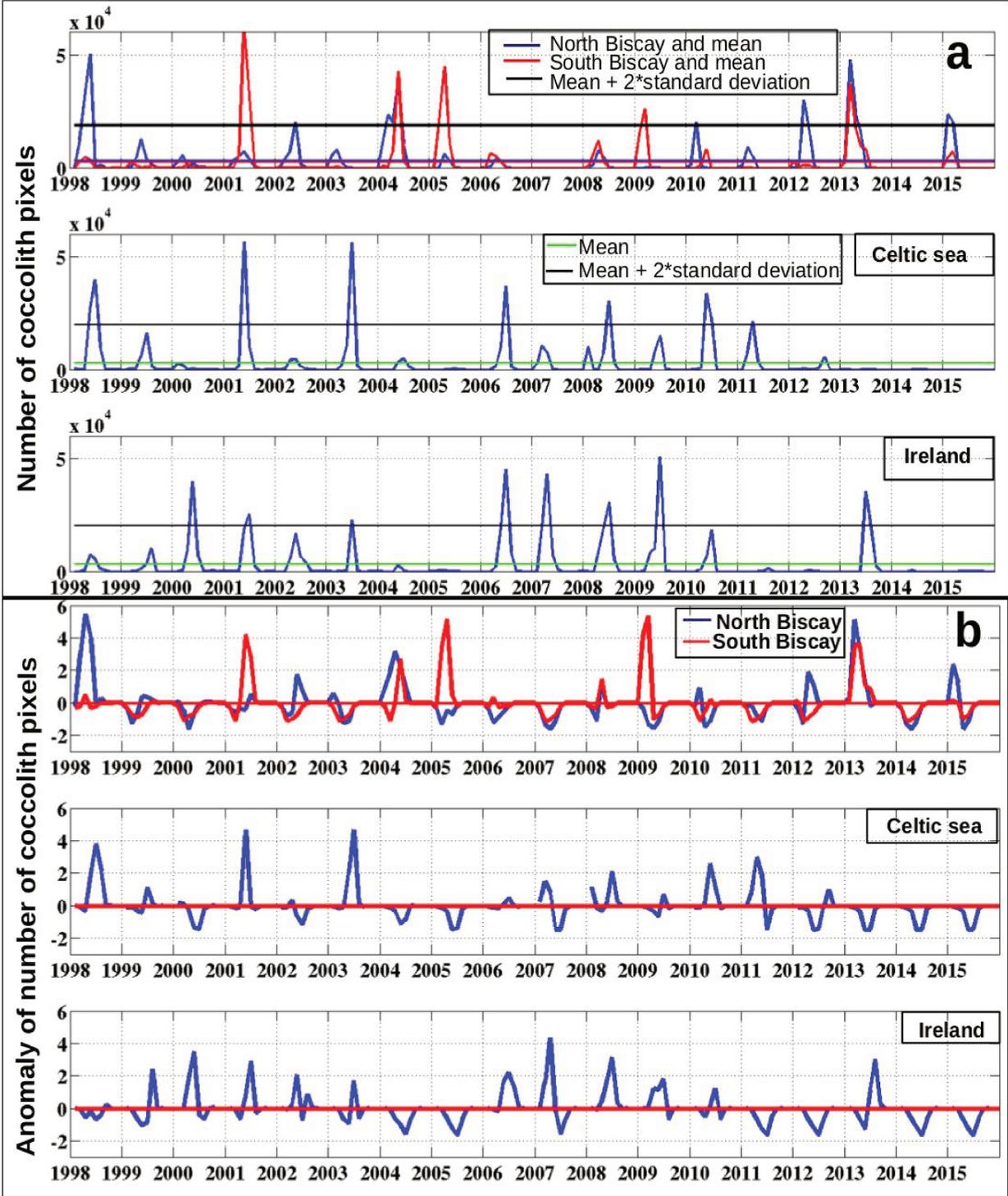


Fig. 3.5.

Variabilité interannuelle par quinzaines (1998-2015) du nombre de pixels de coccolithes d'avril à août et des anomalies de la série temporelle pour les sous-zones : a) du Golfe de Gascogne Nord (zone C, Fig. 3.1a), du Golfe de Gascogne Sud (zone D, Fig. 3.1a), de la mer Celtique (zone B, Fig. 3.1a), de l'Irlande (zone A, Fig. 3.1a) ; b) Anomalies par quinzaines des sommes de pixels de coccolithes.

Le bloom maximal de coccolithophores observé en 2001 pour les quatre sous-zones est également visible sur la zone d'étude Atlantique Nord-Est (Fig. 3.6a). En effet, celle-ci montre un maximum atteint en 2001 ($1 \cdot 10^6$ pixels de coccolithes, courbe bleue sur la Fig. 3.6a), soit 10 fois la valeur moyenne de la série temporelle ($1 \cdot 10^5$ pixels, ligne rouge). La moyenne annuelle du nombre de pixels de coccolithes atteint également son maximum en 2001 ($1.9 \cdot 10^5$ pixels de coccolithes, courbe noire sur la Fig. 3.6a). A l'inverse, les années 2014 et 2015 correspondent aux valeurs minimales, avec un signal record en 2014, 2.4 fois moins élevé que la moyenne ($4.1 \cdot 10^4$ pixels de coccolithes, Fig. 3.6a). Le nombre de pixels de coccolithes en 2015 est deux fois plus fort qu'en 2014, mais reste cependant 1.2 fois inférieur à la moyenne avec $8.1 \cdot 10^4$ pixels de coccolithes. On observe également une tendance à la diminution des moyennes annuelles des pixels de coccolithes (courbe noire, Fig. 3.6a), bien qu'une série temporelle plus longue soit requise pour plus de significativité. Les valeurs minimales de la série temporelle des moyennes annuelle sont également atteintes pour les deux dernières années, en 2014 avec $1.1 \cdot 10^4$ pixels et 2015 avec $2.2 \cdot 10^4$ pixels (Fig. 3.6a).

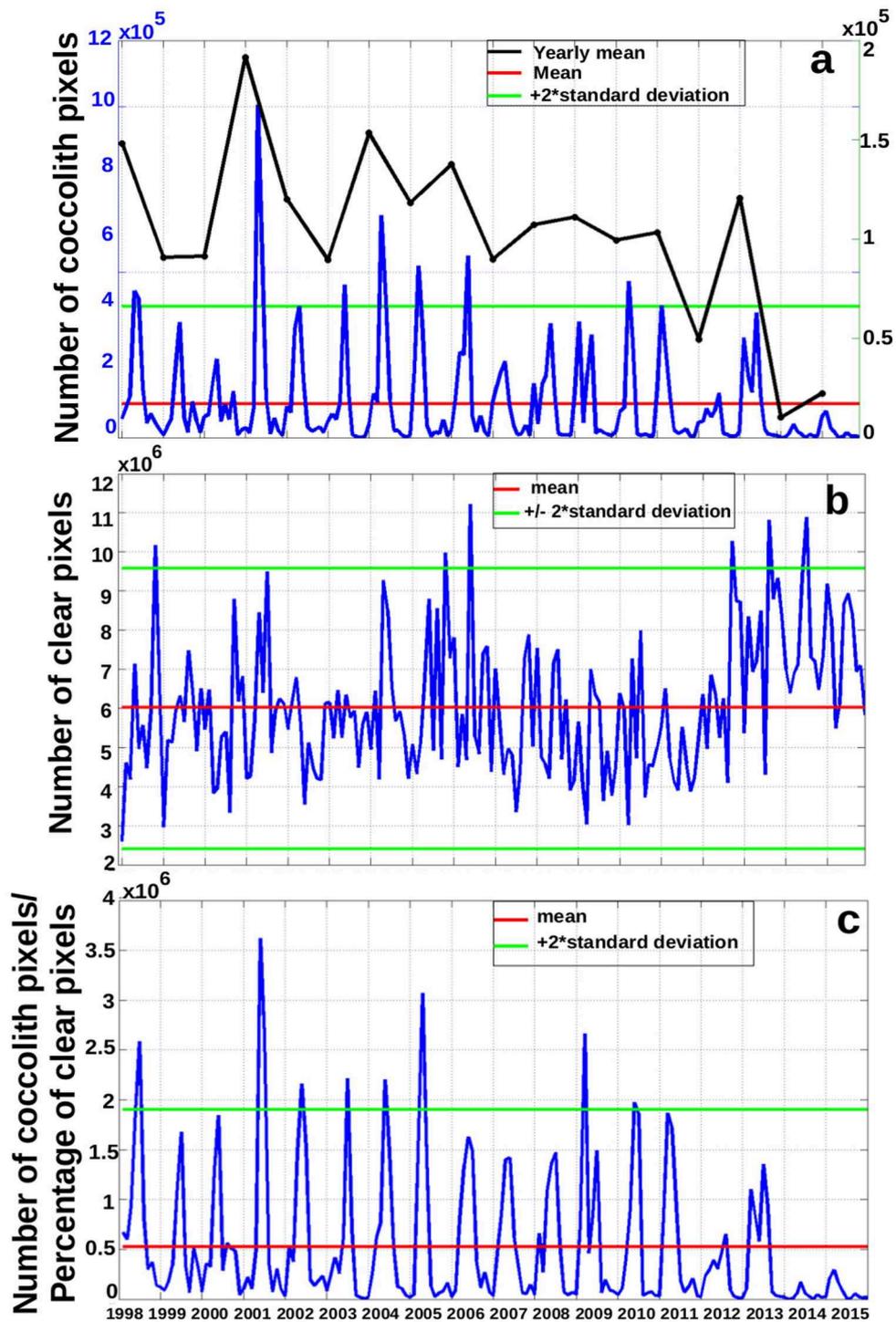


Fig. 3.6.

Variabilité interannuelle des pixels de coccolithes et des pixels clairs sur la zone d'étude, Atlantique Nord-Est (1998-2015) : a) nombre de pixels de coccolithes bimensuel (courbe

bleue) et moyenne annuelle (courbe noire), moyenne de la série temporelle (courbe rouge) et moyenne plus 2 fois l'écart-type (courbe verte) ; b) nombre de pixels clairs ; c) nombre de pixels de coccolithes bimensuel normalisé par le nombre de pixels clairs, et moyenne de la série temporelle (courbe rouge).

La série temporelle du nombre de pixels de coccolithes sur la zone Atlantique Nord-Est montre un double pic entre avril et août pour les trois années 2008, 2009 et 2013 (Fig. 3.6a). Ces deux double pics sont liés à un premier bloom précoce dans les sous-zones du Golfe de Gascogne, suivi d'un deuxième bloom dans la sous-zone Irlande (Fig. 3.5a).

Afin d'éviter des biais à cause de la couverture nuageuse, la série temporelle du nombre de pixels de coccolithes a été normalisée par le nombre de pixels clairs (Fig. 3.6b) en Fig. 3.6c. La valeur maximale est observée en 2001, semblable à ce qui a été observé dans la série non pondérée par le nombre de pixels clairs. Les plus faibles valeurs de la série temporelle normalisée sont également observées en 2014 (pic de bloom 3 fois inférieur à la moyenne) et 2015 (pic de bloom 2 fois inférieur à la moyenne). La Fig. 3.6b montre un plus faible nombre de pixels clairs pour 2015 par rapport à 2014. Ceci a comme conséquence une augmentation des valeurs de la série temporelle normalisée en 2015 de 5.5 fois en comparaison de la série temporelle non normalisée, alors que 2014 montre une augmentation de 4.5 fois, ce qui indique une plus grande couverture nuageuse pour 2015, et donc un manque d'observations. Néanmoins, la couverture nuageuse en 2015 reste proche de la moyenne de la série temporelle (Fig. 3.5b) ; ce qui suggère une dynamique de blooms plus faible en 2015 et 2014 que les autres années.

4. Discussion

Nous avons pu appliquer la méthode fuzzy développée dans le chapitre 2 afin d'identifier et quantifier la variabilité des blooms de coccolithophoridés aux abords du talus continental de l'ouest européen. Dans ce chapitre, l'abondance et la variabilité des blooms de coccolithes a été étudiée sur une série temporelle de 18 ans (1998-2015). Le résultat principal concerne l'évolution saisonnière des blooms sur le plateau continental de l'Atlantique Nord-Est, qui

reflète la périodicité des blooms de coccolithophores le long du talus entre avril et juin. Les blooms de coccolithophores identifiés montrent que la zone d'étude Atlantique Nord-Est est concernée non pas par des blooms occasionnels, mais des blooms réguliers pouvant durer plusieurs semaines le long du talus.

L'évolution interannuelle met en évidence une tendance à la diminution entre 1998 et 2015 dans la zone Atlantique Nord-Est, comme montré sur la Fig. 3.6. Les coccolithophores ont ainsi été observés en grande abondance dans les quatre sous-zones en 2001 alors que les blooms sont en déclin depuis les 5 dernières années dans toutes les sous-zones (sauf dans le Golfe de Gascogne au printemps 2013). Un plus grand nombre d'années d'observations serait cependant nécessaires pour confirmer cette évolution de manière significative.

La série temporelle de 18 années est relativement loin des périodes classiques de 30 ans recommandées par le World Meteorological Organisation (WMO) pour construire les statistiques moyennes des variables climatiques. Cependant, la zone analysée dans cette étude (la pente continentale) correspond à un milieu où les conditions hydrologiques sont principalement influencées par les marées et par conséquent, restent relativement constants d'une année à l'autre.

L'étude saisonnière met en évidence, dans la zone d'étude Atlantique Nord-Est et dans les quatre sous-zones considérées, l'évolution saisonnière des blooms vers le nord, en accord avec l'évolution des conditions environnementales. Les températures plus élevées, une plus forte irradiance solaire et la stratification au printemps et en été pourraient agir sur le développement des blooms de coccolithophores (Rost and Riebesell, 2004 ; Tyrrell and Merico, 2004 ; Raitsos et al., 2006 ; Leblanc et al., 2009). De faibles concentrations en phosphates et en silicates favoriseraient également le développement des blooms de coccolithophores (Rees et al., 1999 ; Leblanc et al., 2009 ; Harlay et al., 2010), et un fort rapport de nutriments N:P est signalé comme un des facteurs déterminant pour le développement des blooms de *Emilinia huxleyi* (Igeias-Rodriguez et al., 2002 ; Iida et al., 2012 ; Tyrrell and Merico, 2004).

Les bords des plateaux continentaux sont des sites fréquents de présence d'ondes internes et de mélange vertical élevé (Sharples et al., 2007). Dans la zone Atlantique Nord-Est, les ondes

internes de marée se produisent à une périodicité régulière pendant la saison de stratification, entre avril et septembre (Sharples et al., 2009). Comme la marée interne exerce un contrôle fondamental pour la structure et les propriétés fonctionnelles des écosystèmes le long du bord du talus (Holligan and Groom, 1986 ; Lampert et al., 2002 ; Sharples et al., 2009 ; Harlay et al., 2010), la variabilité des blooms de coccolithophores est probablement plus faible dans notre zone d'étude Atlantique Nord-Est qu'à l'extérieur du talus. De même, la variabilité des blooms de coccolithophores se produisant occasionnellement dans la Manche au printemps et en été (Garcia-Soto and Pingree, 2009), quelquefois avec de fortes biomasses et en association avec des dinoflagellés (Smyth et al., 2002), pourrait être plus élevée que dans notre zone d'étude Atlantique Nord-Est.

Il est à noter que, comme les autres applications de télédétection, cette étude se focalise sur un moment particulier du cycle la vie des blooms de coccolithophores, lorsque les coccolithes détachés s'accumulent dans la couche de surface (Holligan et al., 1983 ; Balch et al., 1996). La particularité de la mer Celtique, où l'extension maximale de bloom de coccolithophores se produit une quinzaine de jours après le pic de concentration de SPM_{fc} est pertinente. Ce cas montre que les coccolithes peuvent persister dans la couche d'eau de surface pendant plusieurs semaines après le pic de bloom (Lampert et al, 2002). Ce phénomène peut être attribué à la forte dynamique de reproduction des cellules due au fort mélange produit par les ondes internes sur le talus (Sharples et al., 2007) : ainsi qu'à la circulation résiduelle des masses d'eau vers l'Est dans la mer Celtique et la Manche (Pingree and Le Cann, 1989).

La quasi-absence de coccolithophores en 2014 sur la zone d'étude Atlantique Nord-Est pose des questions. Comme décrit dans Castelle et al. (2015), l'hiver 2013/2014 est caractérisé par un phénomène notable de tempêtes extrêmes se regroupant dans l'Ouest de l'Europe : les 110 km de côtes de la Gironde, dans le Golfe de Gascogne, ont notamment été exposées aux conditions de vagues les plus énergétiques observées depuis les dernières 18 années. Cet effet est observé sur les images hivernales de SPM. Cependant, les conditions d'ensoleillement au mois de mars ont mis fin à cette période de fortes tempêtes et ont permis à l'environnement biologique de se rétablir rapidement, favorisant une stratification plus tôt que la normale dans le Golfe de Gascogne (Gohin et al., 2015).

Bien qu'il ait été montré que la profondeur de couche de mélange, l'irradiance et la température sont des facteurs majeurs pour le développement des blooms, d'autres facteurs environnementaux et biologiques, tel que broutage (pour la formation et la persistance des blooms de coccolithophores) par le microzooplancton (Holligan et al., 1993 ; Behrenfeld, 2010 ; Painter et al., 2010), doivent être pris en compte pour une meilleure compréhension de la variabilité temporelle saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores quantifiés par télédétection.

5. Conclusion

La méthode fuzzy appliquée aux radiances de SeaWiFS et MODIS permet de décrire la variabilité saisonnière et interannuelle des blooms de coccolithophores au voisinage du talus continental du Golfe de Gascogne jusqu'au sud de l'Irlande entre 1998 et 2015. Les climatologies saisonnières mettent en évidence une progression vers le nord des blooms de coccolithophores à partir du Golfe de Gascogne en avril jusqu'à la mer Celtique en juin. Le bilan de coccolithophores (SPM_{fc}) est deux fois plus importante dans la sous-zone de la mer Celtique que dans les sous-zones Nord et Sud du Golfe de Gascogne. De plus, dans les deux sous-zones du Golfe de Gascogne et dans la sous-zone du Sud de l'Irlande, la valeur maximale de SPM_{fc} correspond à la période maximale d'extension du bloom ; mais dans la mer Celtique, l'intensité des blooms atteint sa valeur maximale deux semaines avant l'extension maximale de bloom.

Sur une échelle temporelle interannuelle, la méthode de quantification des blooms de coccolithophores à partir de l'indice fuzzy montre des différences dans le développement des blooms entre les sous-zones sur les 18 années, ponctué par des dynamiques spécifiques comme en 2001, année pour laquelle le bloom a atteint son plus haut niveau, et en 2014, année pour laquelle le signal de bloom est descendu au minimum de toute la série-temporelle. La variabilité interannuelle à grande échelle a mis en évidence une tendance générale à la décroissance des blooms de coccolithophores sur la zone d'étude Atlantique Nord-Est entre 1998 et 2015. A petite échelle, dans les sous-zones, les tendances sont plus variables, notamment dans le Golfe de Gascogne où 2013 apparaît comme une année très productive pour les blooms de coccolithophores. L'utilisation de données in situ des

paramètres hydrologiques et biologiques pourront aider à expliquer cette variabilité des blooms entre une année très productive (2013) et faiblement productive (2014) dans le Golfe de Gascogne [chapitre 4].

Les chapitre 1, 2 et 3 ont permis de mettre au point une méthode de discrimination des blooms de coccolithophores basée sur leur signature spectrale, et de les quantifier à partir des images de SPM journalières dans la zone d'étude Atlantique Nord-Est. La saisonnalité et la variabilité interannuelle sur 18 années entre 1998 et 2015 montrent une légère tendance à la diminution des blooms sur la zone d'étude, avec deux dernières années (2014-2015) faiblement productives, et une année sans aucun signal de bloom en 2014. Cette anomalie est-elle due à une absence totale de coccolithophores ou à la présence de bloom plus en profondeur échappant au satellite ? Le chapitre 1 a mis en évidence la bonne corrélation entre SPM satellite et turbidité, le chapitre 4 a pour but de décrire la variabilité des blooms de coccolithophores sur la verticale grâce aux profils de turbidité in situ et d'expliquer cette variabilité avec les paramètres biologiques et hydrologiques disponibles durant les campagnes PELGAS de 2012 à 2015. La première partie de ce chapitre, rédigée en anglais, correspond à un article proposé pour un numéro spécial de Progress In Oceanography consacré aux campagnes PELGAS (accepted for publication, pending minor revisions). La seconde partie décrit spécifiquement les analyses qui ont pu être effectuées à partir des données esquises lors de la campagne PELGAS 2016 avec des prélèvements guidés à partir des observations satellite obtenues en temps réel.

Chapitre 4 – 1ère partie

Coccolith-derived turbidity and hydrological conditions in May in the Bay of Biscay

Laurie Perrot¹, Francis Gohin¹, Diana Ruiz-Pino², Luis Lampert¹, Martin Huret³, Aurélie Dessier⁴, Pascale Malestroit¹, Christine Dupuy⁴, Paul Bourriau⁵

1 IFREMER, DYNECO-PELAGOS, Centre Ifremer de Brest CS 10070 , F-29280 Plouzane, France

2 Laboratoire LOCEAN-CNRS/IPSL, Université de Paris VI, Paris, F-75005, France

3 IFREMER, STH-LBH, Centre Ifremer de Brest CS 10070 , F-29280 Plouzane, France

4 Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, F-17042 La Rochelle Cedex 01, France

5IFREMER, EMH, rue de l'Île d'Yeu BP 21105, F-44311 Nantes Cedex 03, France

Corresponding author: Francis Gohin, IFREMER, DYNECO-PELAGOS, Centre Ifremer de Brest CS 10070 , F-29280 Plouzane, France . Francis.Gohin@ifremer.fr

Abstract:

Coccolithophore blooms are regularly occurring in April and May in the Bay of Biscay where these highly reflective blooms have been observed for years from ocean-colour imagery. They are easily depicted on interpolated images of non-algal Suspended Particulate Matters (SPM) derived from satellite reflectance data. Over the springs 2012 to 2015, the PELGAS surveys provide information on the turbidity throughout the water column and on the hydrological environment prevailing at the time of the blooms in the vicinity of the continental shelf break of the Bay of Biscay. In the area of the coccolithophore blooms, the satellite-derived SPM is closely related to the turbidity in the euphotic zone and a great coherence is observed between the two products. The variability of the satellite-derived SPM and the turbidity profiles during the four years studied is particularly high. The year 2013 shows persistent blooms from mid-April to the end of May whereas no bloom was observed in 2014, neither on SPM images nor through turbidity profiles. The presence or absence of coccolithophore blooms during the years 2012-2015 in the Bay of Biscay seem linked to the level of stratification of the water column, with more intense blooms during mixed conditions.

Highlights:

- Coccolithophore blooms in the Bay of Biscay are investigated.
- Satellite-derived Suspended Particulate Matter is compared to in situ turbidity.
- Turbidity profiles help understanding how representative are the surface observations,
- Absence of coccolithophores in 2014 is associated with stronger stratification.

Keywords: Bay of Biscay, satellite, coccoliths, turbidity, stratification, variability.

1. Introduction

Coccolithophores belong to the *Prymnesiophyceae* phytoplankton algae class (3-20 μm). They produce a shell in calcite scales called coccoliths, which can be detached from the cell in the water during the dissipative phase of the bloom. Coccolithophore blooms have a strong reflectance signal due to the light-scattering coccoliths (Groom and Holligan, 1987) and they can be identified and quantified by remote-sensing (Gordon et al., 2001; Balch et al., 2005). On a global scale, coccolithophore blooms have significant environmental impact in regard of the production of CaCO_3 and dimethylsulfide (DMS), the increase of water albedo and their key role in the ocean carbon flux (Westbroek et al., 1993, Brown and Yoder, 1994). *Emiliana huxleyi* is the most abundant coccolithophore in the modern ocean (Paasche, 2001) and the most important bloom-forming calcifier in the North Atlantic Ocean (Westbroek et al., 1993).

The Bay of Biscay is a complex mixing between ocean features and local processes at different temporal and spatial scales (Costoya, 2015). Circulation over the continental shelf of the Bay of Biscay is seasonally variable due to a combination of wind-driven, tidally induced and density-driven flows (Charria et al., 2013; Costoya, 2015). At the shelf break, along the continental margin of the Bay of Biscay, coccolithophore blooms have been shown to be triggered and/or sustained by internal tidal wave formation leading to enhanced vertical mixing and the injection of inorganic nutrients to the surface waters (Groom and Holligan, 1987; Lampert et al., 2002; Sharples et al., 2009; Harlay et al., 2010). Even if factors triggering coccolithophore blooms are not yet well established, modifications in the community composition of the phytoplankton in the Bay of Biscay are expected to impact primary and export production (Smythe-Wright et al., 2010).

The phytoplankton development in the Bay of Biscay is characterised by diatom blooms followed by nanoplankton when dissolved silicate are firstly depleted (Raitsos et al., 2006; Leblanc et al., 2009). Coccolithophore blooms frequently follow the diatom blooms as the stratification of the surface layer and the solar irradiance increase (Boyd et al, 2010, Leblanc, 2009). The seasonal occurrence and the variability of coccolithophore blooms have already been depicted in the northern part (Morozov et al., 2013) and along the continental slope of the Bay of Biscay (Beaufort and Heussner, 1999).

It has been shown that the vertical structure of coccolithophore blooms in the euphotic zone can be regulated by mesoscale eddies (Jin et al, 2016). Harlay et al. (2010) have shown that in the northern Bay of Biscay, in June 2004, high coccolithophore abundances were measured in the surface ($> 8.10^6$ cells.L⁻¹) within the bloom patch, but maximum values are reached at sub-surface with peaks at 40 m depth. Beaufort et al. (2008) have also shown that coccolithophore species in the Southeast Pacific (including *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa* spp. and *Crenalithus* spp.) grew preferentially at the deep chlorophyll maximum, and can be found at depth greater than 100 m. The vertical distribution of the oceanic parameters is the most relevant challenge for the remote sensing observation, that integrates a variable deep layer depending on the transparency of the water. No satellite surface signal does not mean “no deeper activity”.

Due to strong backscattering, coccoliths act optically like the non-algal Suspended Particulate Matter (SPM) commonly found over the continental shelf (Gohin et al., 2005, Gohin et al., 2015). In consequence, interpolated multi-sensor SPM fields, as those provided daily by the Copernicus CMEMS (Copernicus Marine Environment Monitoring Service, <http://marine.copernicus.eu/>), can be used to investigate the variability of the coccolithophore blooms in the Bay of Biscay.

The PELGAS (PELagique GAScogne) surveys provide a spring in situ dataset complementary to surface products derived from marine reflectance. These surveys have been carried out each year during May in the Bay of Biscay between 2012 and 2015. These oceanographic research surveys undertaken by Ifremer provide physical (density, temperature and salinity) and biogeochemical parameters (chlorophyll-a, particulate inorganic matter, nutrients, mesozooplankton) characterising the environment. As coccolithophore blooms occur in this area at the end of spring, a period partly covered by the PELGAS surveys, this study aims: i) to validate the satellite-derived SPM against turbidity and mineral SPM observed in situ, both in surface water and in the water column, ii) to characterize the hydrological conditions during coccolithophore blooms to improve the understanding of the bloom variability.

2. Material and Methods

2.1 Remote-sensing data

Interpolated fields of SPM and chlorophyll-a (Chl-a hereafter) derived from satellite reflectance are used respectively to monitor the coccolithophore blooms and the total phytoplankton biomass.

Chl-a is obtained from the application of 2 look-up tables (LUT) to the spectral remote-sensing reflectance (R_{rs}) of MODIS-Aqua and VIIRS projected on a grid at a resolution of 1 km (Gohin et al., 2002).

After a preliminary estimation of the Chl-a concentration, from which absorption and backscattering by phytoplankton is estimated, SPM is derived from radiance at 550 nm and 670 nm. Depending on the level of the retrieved SPM, the final SPM is chosen at 550 nm if both SPM (at 550 nm and 670 nm) are less than 4 g.m^{-3} . In other cases, if SPM (at 550 nm and 670 nm) are more than 4 g.m^{-3} , SPM(670) is chosen (Gohin et al., 2005; Gohin, 2011). The total SPM can be estimated (Gohin, 2011) by formula (1):

$$\text{SPM} = \text{non-algal SPM} + 0.234\text{Chl}^{0.57} \quad (1)$$

For investigating the variability of the blooms, despite the presence of clouds that hamper the processing of the marine reflectance, interpolated images have been used. The kriging method is widely used in the domain of spatial analysis. The interpolation by kriging provides the best linear unbiased estimator under conditions on the covariance function. A space-time autocorrelation is considered for Chl-a and SPM. Interpolations are carried out at each pixel on the 1 km grid of the images. Satellite data observed 5 days before and 5 days after the day of interest are used for building the data set used for the interpolation (Saulquin et al., 2011).

2.2 PELGAS observations

The in situ data have been collected during the annualy PELGAS surveys carried out in May from 2012 to 2015 and compared to the satellite products. These surveys span from April 27 to May 23 in 2012, between April 28 and May 22 in 2013, between April 26 and June 3 in 2014 and between May 1 and May 29 in 2015. 87 stations were sampled in 2012, 72 stations in 2013, 94 stations in 2014 and 99 stations in 2015 along transects from the coast to the shelf-break (Fig. 4A.1). The hydrological environment is described by the temperature, salinity and density provided by a CTD probe (Seabird SBE 19+V2) as continuous vertical profiles. Niskin bottles are closed at different depths for the following analysis. In situ SPM and PIM (Particulate Inorganic Matter) concentrations are derived from filtered water samples. Nutrients (silicate, phosphate and nitrate) are analysed according to the classical methods described by Strickland and Parsons (1972). Biological parameters, as the abundance of mesozooplankton community, have been collected by vertical trawls using WP2 nets (0.25 m² opening, 200- μ m mesh-size) from 100 m depth to the surface and preserved in 4% formaldehyde. The abundance (individuals number.m⁻³) of mesozooplankton is determined following the identification proposed by Rose, (1933) (Aur lie Dessier, PhD thesis; Doray et al., 2014).

Turbidity has been measured by an Optical Backscatter Sensor (OBS)-Wetlabs mounted on the CTD probe. The OBS detects the light scattered by the particles in the water for an emission in the near-IR (850 nm). The turbidity profiles are expected to be affected by the calcite plates of the detached coccoliths and/or coccospheres. The turbidity is expressed in NTU (Nephelometric Turbidity Unit).

The continuous fluorescence vertical profiles (Turner Design 10-AU), expressed in Fluorescence Unit (FU), provide here a qualitative indicator of the phytoplankton biomass throughout the water column.

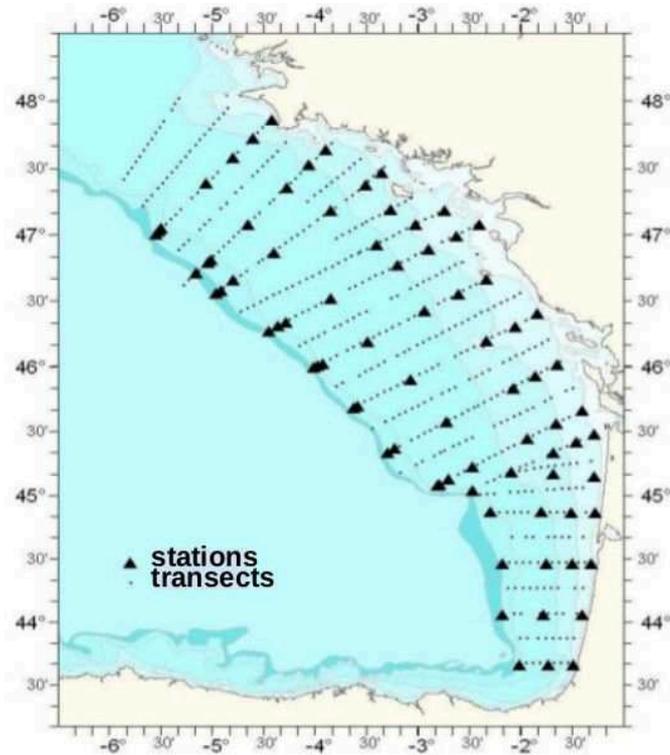


Fig. 4A.1.

Transects and sampling stations (black triangles) performed during PELGAS cruises.

2.3 Calculated variables

To investigate the water column stratification, an index of stratification is calculated from the density profiles measured at each station between 2012 and 2015. This index integrates the difference between the density for each depth and the maximum density reached at the bottom, as described in equation (2).

$$Ind_i = \sum_{z=suf}^{z=prof} (dens(z) - dens(max)) \times (z_2 - z_1) \quad (2)$$

with i corresponding to the station number for each year.

The index Ind_i (Equation 2) describes the integration of stratification of each density profile:

the higher the index, the higher the difference between density in the surface layer and in the bottom layer. The lower the index, the more homogeneous the density profile is, as density values of the surface layers are closed to the values of the bottom layer. Consequently, the water column is less stratified. Density profiles allow to calculate the mixed layer depth (MLD) with criterion of $\Delta \sigma = 0.1$ (de Boyer Montégut et al, 2004), and the maximal slope of the density gradient layer (DGL). These parameters are used to calculate the

integration of turbidity values between the surface and the MLD ($TMLD = \int_{MLD}^0 (t_{max} - t_{min})$),

between the MLD and the DGL ($TGLD = \int_{MLD}^{DGL} (t_{max} - t_{min})$) and between the surface and the

DGL (TIT) as shown on Fig. 4A.2.

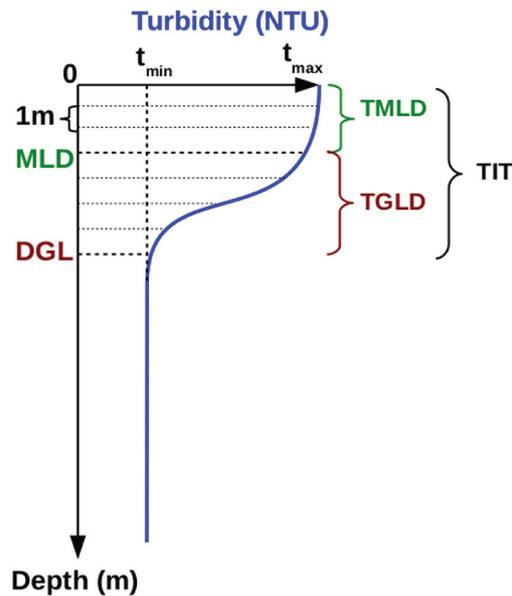


Fig. 4A.2.

Diagram of the integration of turbidity profiles (NTU) between surface and MLD and DGL.

3. Results

3.1 Satellite data

3.1.1 Interpolation on the coccolithophore blooms

Interpolations of Chl-a and SPM have been carried out routinely for years at Ifremer for providing daily images to different categories of users (monitoring, model validation, ...). Fig. 4A.3 presents an illustration of the kriging method applied to images corresponding to the coccolithophore bloom observed on May 8, 2013, with 11 daily images used, between May 3 and May 13. This bloom lasted over a month and May 8 is considered as the peak of this bloom. Compared to the phytoplankton biomass that can vary very quickly in sunny conditions or to resuspended SPM that is driven by waves and tides, the coccolithophore signal is relatively stable. That could be explained by the fact that the detached coccoliths, due to their small size, gently sink down to deeper waters.

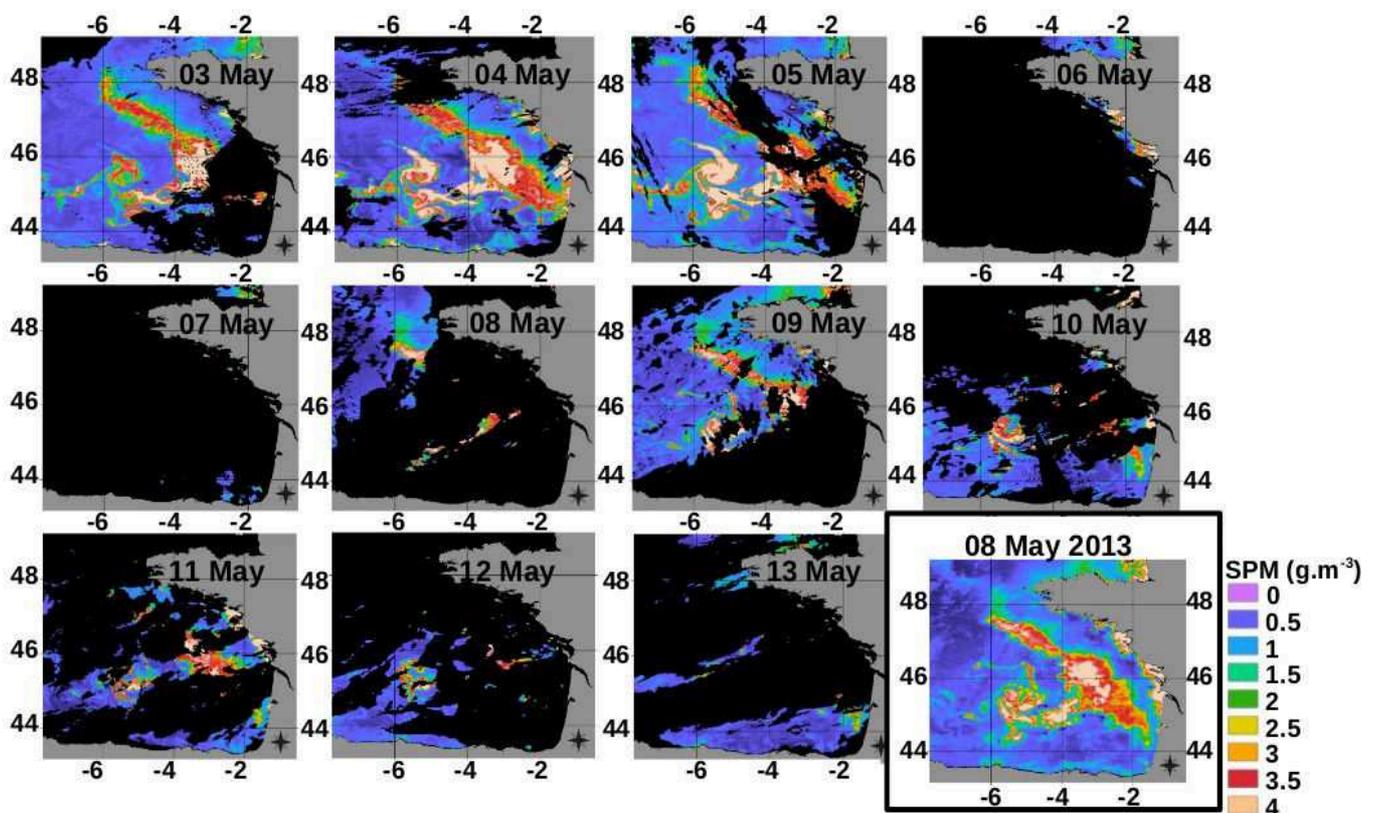


Fig. 4A.3.

The 11 daily satellite SPM images between May 3-13 for interpolating by kriging the SPM

image of May 8, 2013 (in black square).

3.1.2 Interannual variability of SPM and Chl-a between 2012 and 2015

The variability of the coccolithophore blooms is investigated through SPM variability observed off shore, as shown on Fig. 4A.4. For each year, 3 steps in the development of the bloom have been identified: the onset, the peak and the decay. A coccolithophore bloom is visible in 2012 in the northern part of the Bay of Biscay above 46°N along the shelf-break, starting on May 1 (Fig. 4A.4a), with a maximum on May 10 (Fig. 4A.4b) and declining on May 20 (Fig. 4A.4c) until the end observed around May 25. 2013 is the year showing the longest bloom with a large extent (between 44°N and 48°N). It starts on April 15 (Fig. 4A.4d), and reaches the maximum on May 1, 2013. The end of bloom occurs on May 30, 2013 (Fig. 4A.4f). There is no SPM signal in the summer 2014 as shown on the interpolated SPM images (Fig. 4A.4g, h, i). The bloom in 2015 starts earlier than the other years, with an extent smaller than in 2012 and 2013 (Fig. 4A.4j). It stays between May 1 and 20 in the northern part, between 47°N-48°N (Fig. 4A.4k to l).

From the SPM images observed between 2012 and 2015, a «core Coccolith area» can be defined around the margin of the eastern shelf of the Bay of Biscay where the coccolithophore blooms occur. For the comparisons between the satellite products and the PELGAS observations, only the in situ profiles located in this area will be considered (Fig. 4A.4m).

Time-series of the average Chl-a (in blue) and SPM (in red) on the core Coccolith area from January 2012 to December 2015 shows two peaks in SPM observed every year, excepted in 2014: a winter peak corresponding to resuspension of mineral SPM and a spring peak related to coccolithophores (as observed on Fig. 4A.4). 2014 is particularly atypical: a strong SPM signal is observed in February 2014, with a maximum of 3.87 g.m^{-3} , and nothing is depicted in spring when coccolithophores are expected. The winter peak has been previously observed and explained by the resuspension due to the waves generated by the strong storms during the 2013/2014 winter (Gohin et al, 2015). The SPM peaks occur on May 8 in 2012 (1.33 g.m^{-3}), on May 6 in 2013 (2.89 g.m^{-3}) and earlier in 2015, on April 23 (1.45 g.m^{-3}).

The Chl-a peak is generally observed some days before the coccolithophore blooms (SPM) except in 2013. The Chl-a shows a blue narrow peak maximum on March 30, 2012 (3.26 mg.m^{-3} , Fig. 4A.5), resulting from a very strong and large bloom observed in the Bay of Biscay, probably diatoms. The values stay higher than 1.07 mg.m^{-3} (mean+2*standard deviation, in dashed red line) during 10 days between March 24 and the April 2, 2012. A second short peak of Chl-a is visible between the May 4 and 7, 2012. The peak of Chl-a occurs later in 2013, on April 20 (1.7 mg.m^{-3}) with values of Chl-a higher than 1.07 mg.m^{-3} during 6 days between April 17 and 22. As in 2012, a second peak of Chl-a occurs later, between May 31 and June 7. In 2014, there is not a single peak of Chl-a but concentration between 1.07 and 1.64 mg.m^{-3} during 37 days from March 13 to April 18. In 2015, a peak of Chl-a occurs on April 16 (1.86 mg.m^{-3}). In 2014, the bloom of Chl-a is the longest and earliest bloom of the time-series, about a month earlier than 2013. Except for 2014, the peak of Chl-a occurs earlier than the peak of SPM with a delay of several days between the 2 peaks, 38 days for 2012, 16 days in 2013 and 7 days in 2015.

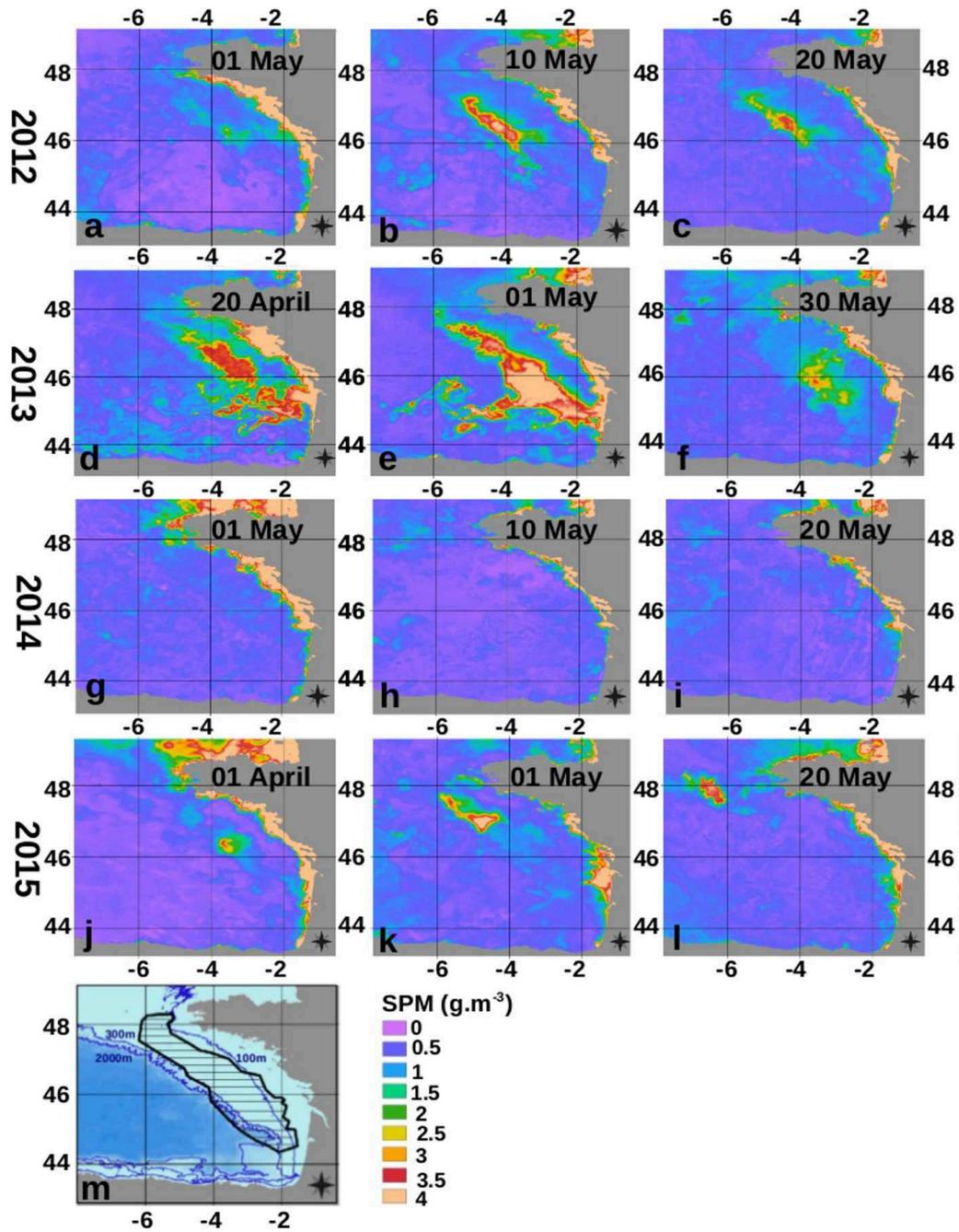


Fig. 4A.4.

Interannual variability of SPM and the core "Coccolith area": a-c) SPM in 2012, d-f) SPM in 2013, g-i) SPM in 2014, j-l) SPM in 2015, m) the core Coccolith area (black line) selected.

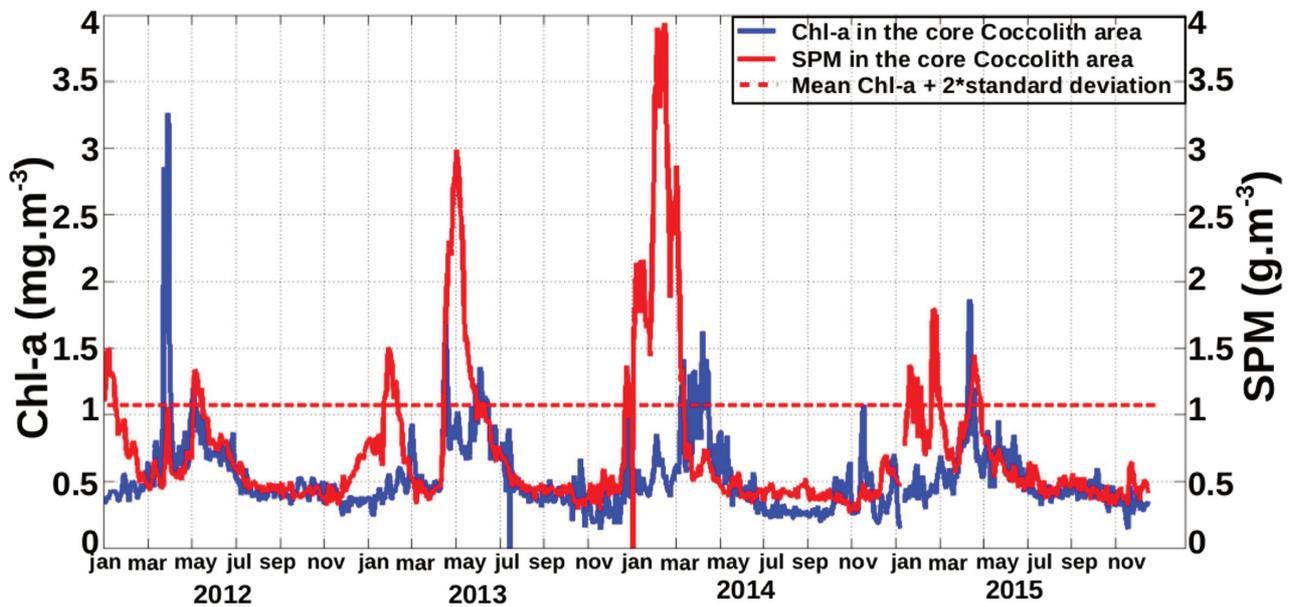


Fig. 4A.5.

Time series of SPM (red line) and Chl-a (blue line) between 2012 and 2015 over the core Coccolith area, and the mean+2*standard deviations of the Chl-a time-series (1.07, in dashed red line).

3.2 In situ data

3.2.1 Turbidity and fluorescence profiles in May (2012-2015)

Some characteristic stations of the PELGAS surveys have been selected to investigate the state of the mixed surface layer in presence or absence of coccolithophores on the satellite images. 4 stations at locations where blooms are common are selected between May 17 and 19, 2012 (Fig. 4A.6a). A second transect of 5 stations across the continental shelf is also considered as it corresponds to a place where the strongest coccolithophore bloom occurred, between May 7 and 8, 2013 (Fig. 4A.6b). In situ data are also available on this same transect in 2014 around the same date, between May 6 and 9, 2014 (Fig. 4A.6c) and for the year 2015 between May 11 and 13, 2015 (Fig. 4A.6d). Two stations inside an observed small coccolithophore bloom are also taken account in 2015 in the Northern part of the Bay, at points 6 and 7 on May 29, 2015 (Fig. 4A.6d).

The turbidity profiles at the stations of the transects are shown on Fig. 4A.6e-h. The profiles

from the points inside blooms, in 2012, 2013 and for the 2 North points in 2015 show similarities: the turbidity is higher than 0.6 NTU in the surface layer, until a depth which depends on the position of the point inside the area of the coccolithophore bloom. In 2012, the turbidity profiles from the points 1, 3 and 4 remain around a value of 0.7 NTU from the surface until 35-40 m depth, before decreasing until a value of 0.3. The profile 2 in 2012, in the middle of the bloom, shows a homogeneous and higher turbidity around 1 NTU from the surface until 60 m depth. The turbidity profiles from the other stations inside blooms have the same shape, as in 2013 for the point 3 in the middle of the bloom where the turbidity remains higher than 1 NTU from the surface until 80 m depth. The profiles 1 and 2 of the same transect in 2013 show also a maximum sub-surface peak at 21 m depth (1.7 NTU) and 18 m depth (2.9 NTU) respectively. On the contrary, no bloom was observed in 2014 in the Bay of Biscay, and the turbidity profiles in 2014 from the same transect stay homogeneous with values in the surface layer below 0.5 NTU (Fig. 4A.6g). The turbidity profiles from the same transect in 2015 (profiles 1 to 5 on Fig. 4A.6h) where no bloom was observed show also low values, below 0.6 NTU with homogeneous profiles. Conversely, the 2 turbidity profiles on the edge of the coccolithophore bloom in the northern part, at points 6 and 7 in 2015, show values of turbidity higher than 0.6 NTU on the upper 22 m at point 6, and equal to 0.8 NTU on the upper 15 m at point 7. The maximum turbidity values along the transect in the core Coccolith area in the coccolithophore bloom, for the May 7-8, 2013, are between 3 and 6.6 higher than for May 6-9, 2014 when coccolithophores were absent, which highlights the optical response of turbidity in case of coccolithophore blooms.

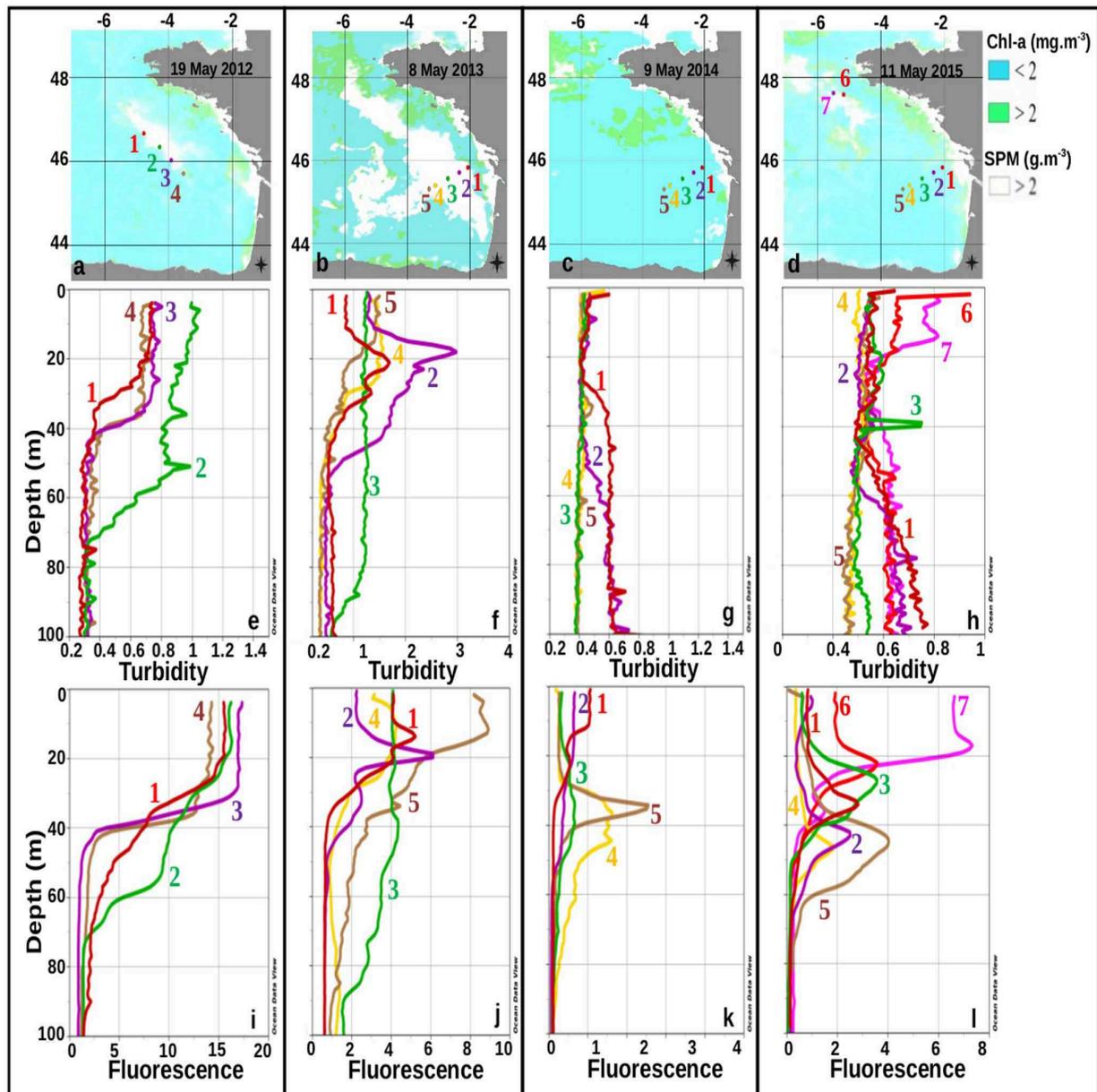


Fig. 4A.6.

In situ data along transects from PELGAS cruises on: a) May 17-19, 2012, b) on May 7-8, 2013, c) May 6-9, 2014, d) May 11-13, 2015) with e, f, g, h) Turbidity profiles and i, j, k, l) Fluorescence profiles for each transect.

3.2.2 Comparison between satellite SPM, in situ turbidity, SPM and PIM (Particulate Inorganic Matter)

To assess the representativity of the satellite-derived SPM, comparisons have been carried out

versus the in situ data collected in surface during the PELGAS surveys. Fig. 4A.7a shows the total SPM retrieved from marine reflectance using formula (1) versus the in situ turbidity in the core Coccolith area in 2013. There is a good correlation in 2013 between satellite-derived SPM and in situ turbidity ($R^2=0.85$, Fig. 4A.7a), and a correlation a little bit lower ($R^2=0.63$, Fig. 4A.7b) between in situ SPM and in situ turbidity. These two coefficients of determination confirm the suitability of the satellite-derived SPM to monitor the coccolithophore blooms in comparison of the in situ SPM. Fig. 4A.7c shows the strong relationship between in situ PIM and SPM ($R^2=0.87$): logically, inside the core Coccolith area and relatively far from the river plumes, SPM is mainly mineral (PIM). Fig. 4A.7d shows the same parameters as Fig. 4A.7a, but in 2014. In 2014, low turbidity (close to 0.5 NTU) corresponds to low satellite-derived SPM ($<1 \text{ g.m}^{-3}$ in blue points). However, in situ SPM stays relatively high (between 0.5 and 3.2 g.m^{-3} in red points). If turbidity is effectively low in 2014, which seems reasonable, the variability of the in situ SPM observed on Fig. 4A.7d is almost pure noise and the positive bias is about 1.5 g.m^{-3} . Moreover, as satellite SPM is lower than in situ SPM for low values of turbidity in the coccolith-poor year of 2014, satellite SPM and in situ turbidity can be considered as consistent products to monitor the coccolithophore blooms.

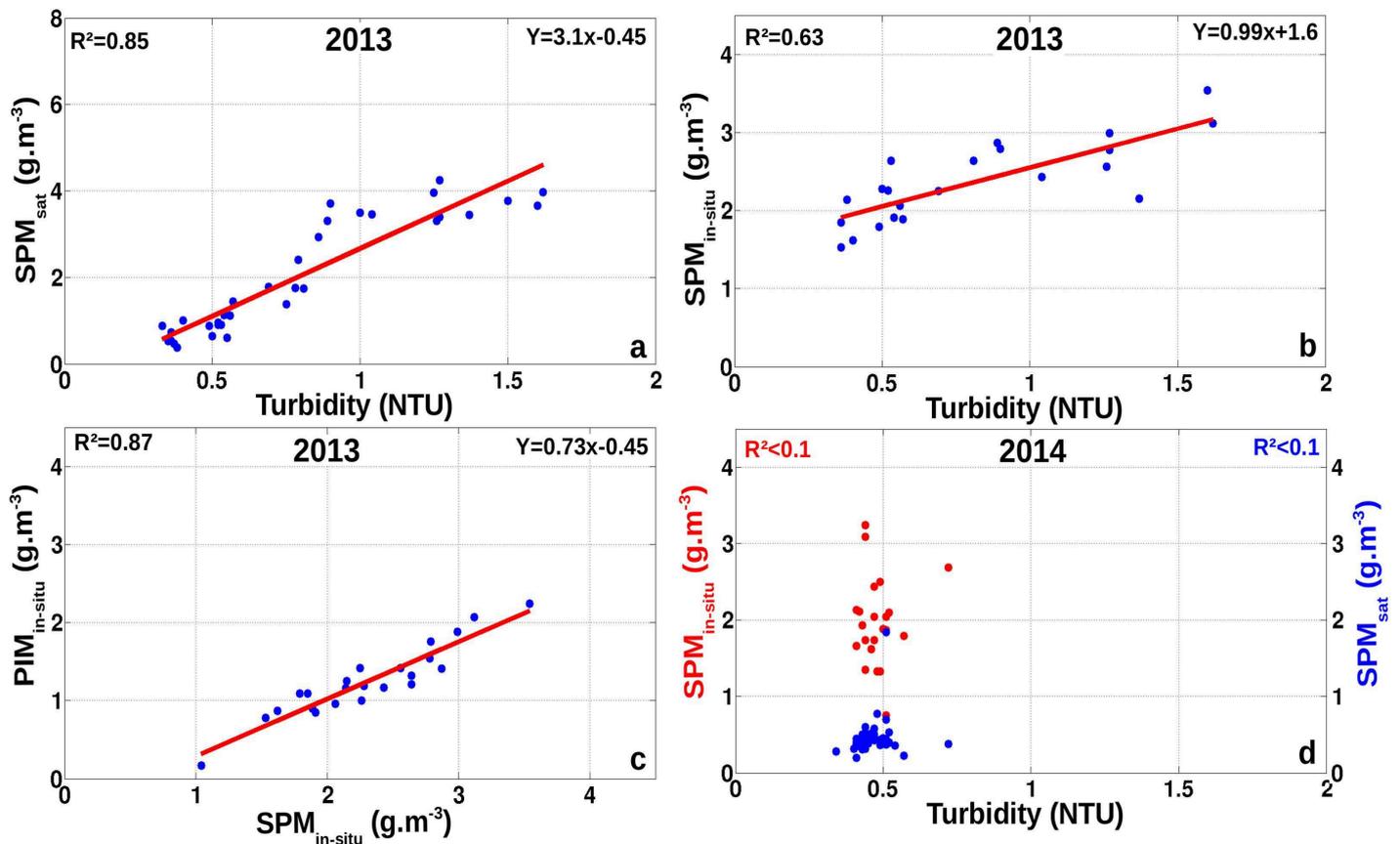


Fig. 4A.7.

Correlations in the core Coccolith area between satellite SPM, in situ SPM, in situ PIM and turbidity in surface. a) Satellite SPM versus turbidity in 2013 ($R^2=0.85$, $p<0.001$); b) in situ SPM versus turbidity in 2013 ($R^2=0.63$, $p<0.001$); c) in situ PIM versus in situ SPM in 2013 ($R^2=0.87$, $p<0.001$); d) Satellite (blue points) and in situ (red points) SPM versus turbidity ($R^2<0.1$, $p=0.19$).

3.3 Stratification

3.3.1 Density, temperature and salinity profiles

The mean profiles of density, temperature and salinity from the PELGAS stations located within coccolithophore blooms and the mean profiles in the core Coccolith area for each year are shown on Fig. 4A.8a-c. The mean surface density, temperature and salinity in the core Coccolith area are shown on Tab. 4A.1. The averages of the density profiles from the stations in the coccolithophore bloom (solid lines, in Fig. 4A.8a) are higher than for the profiles over

the core Coccolith area in 2014 and 2015 beyond 100 m depth (green and black dashed lines, Fig. 4A.8a). The minimum value is reached in the coccolith-poor year, 2014, (25,71, in Tab. 4A.1) over the core Coccolith area, whereas the maximal averaged densities in the core Coccolith area are 3.6% and 2.2% higher in 2012 and 2013 respectively (Tab. 4A.1).

The temperature profiles reach the highest values for the core Coccolith area in 2014 and 2015 until 35 m depth for 2015 and 52 m depth in 2014 (Fig. 4A.8b, black and green dashed lines). Conversely, the mean surface temperatures are minimal in 2012 and 2013 in the core Coccolith area. On that area, the maximum of the Sea Surface Temperature (SST) value in 2014 (14.82°C, in Tab. 4A.1) is about 7.6 % higher than in 2012 and 2013, and about 1.3 % higher than in 2015 (Tab. 4A.1). The averaged surface temperature for the stations inside the coccolithophore bloom is minimal in 2012 in surface and stays below 14°C for the 2 coccolith-rich years of 2012 (13.45°C, in Fig. 4A.8b blue solid line) and 2013 (13.96°C in red solid line).

Fig. 4A.8c shows the average of the salinity profiles between 2012 and 2015: except for 2014, the averages of salinity from the stations in a coccolithophore bloom (solid lines, in Fig. 4A.8c) are higher than the averages of salinity within the core Coccolith area (in dashed lines, in Fig. 4A.8c), until 45 m depth in 2012, 80 m depth in 2013 and higher than 100 m depth in 2015. The maximum is reached in 2012 for coccolithophore bloom stations (35.66, in solid blue line), 0.3% higher than the average over the core Coccolith area (Tab. 4A.1). The averages in surface from coccolithophore bloom stations in 2013 (35.52, in solid red line) and in 2015 (35.51, in solid black line) are about 1.3% higher than the averages over the core Coccolith area. The minimum average of salinity occurs in the coccolith-poor year in 2014 with a mean surface salinity 2.6% lower than the maximum in 2012 in the core Coccolith area (Tab. 4A.1).

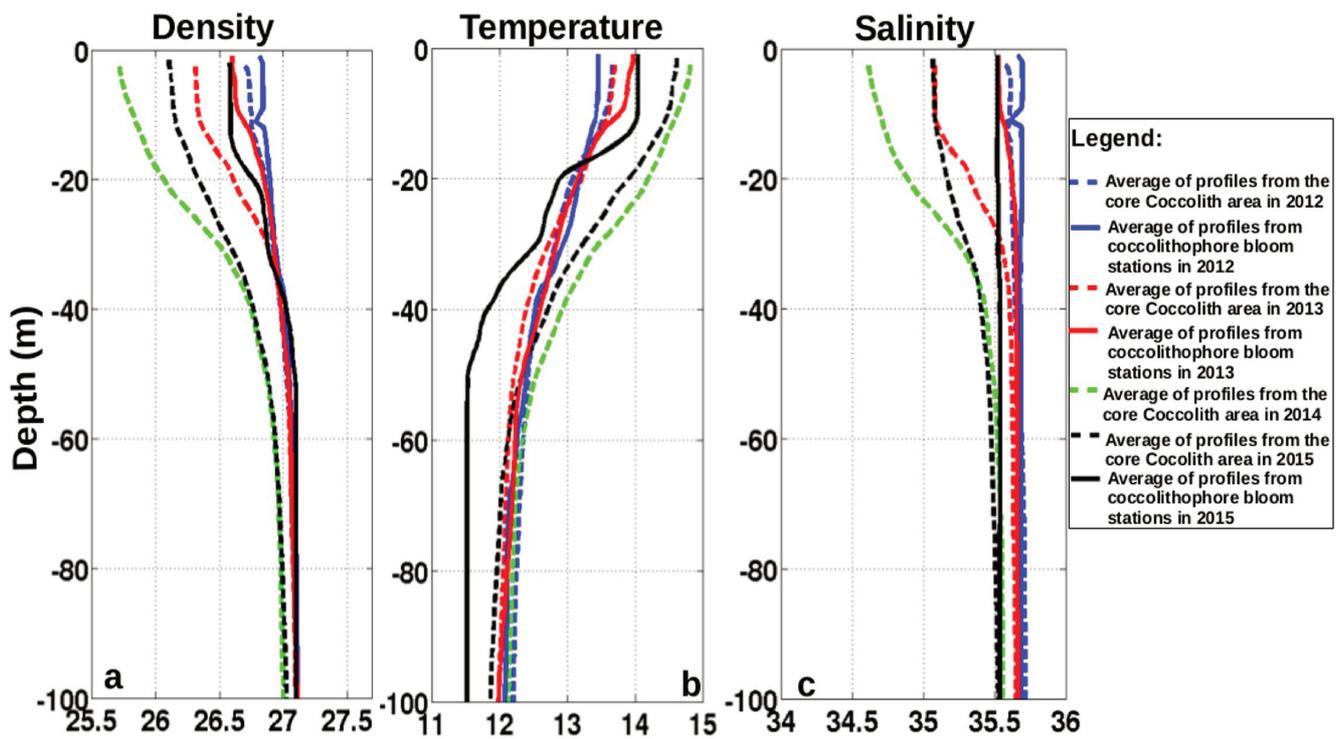


Fig. 4A.8.

Averages of in situ a) density, b) temperature and c) salinity profiles from PELGAS stations in the core Coccolith area in 2012 (dashed blue lines), 2013 (dashed red lines), 2014 (dashed green lines) and 2015 (dashed black lines). The averages of the profiles from the coccolithophore bloom stations are indicated in solid lines.

Tab. 4A.1.

Averages by year of satellite-derived SPM (g.m^{-3}), in situ surface turbidity (NTU), in situ SPM (g.m^{-3}), in situ PIM (g.m^{-3}), surface in situ Chl-a (mg.m^{-3}), nutrients (μM), in situ SST($^{\circ}\text{C}$), in situ salinity and density from stations in the core Coccolith area between 2012 and 2015.

	2012	2013	2014	2015
SPM g.m^{-3} (satellite)	$0,98 \pm 0.02$	$2,03 \pm 0.23$	$0,47 \pm 0.03$	$0,52 \pm 0,02$
Turbidity NTU (surface)	0.48 ± 0.01	0.79 ± 0.07	0.46 ± 0.01	0.57 ± 0.01
SPM g.m^{-3} (surface)	$1,90 \pm 0.11$	$2,37 \pm 0.13$	$1,9 \pm 0.11$	$1,02 \pm 0.1$
PIM g.m^{-3} (surface)	$0,86 \pm 0.05$	$1,29 \pm 0.1$	$1,02 \pm 0.09$	$0,45 \pm 0.12$
Chl-a mg.m^{-3} (surface)	$0,82 \pm 0.09$	$0,64 \pm 0.07$	$0,49 \pm 0.08$	$0,45 \pm 0.05$
Si μM (surface)	$1,30 \pm 0.15$	$1,2 \pm 0.2$	$0,67 \pm 0.14$	/
NO3 μM (surface)	$1,68 \pm 1.32$	$1,27 \pm 0.45$	$0,84 \pm 0.28$	/
PO4 μM (surface)	$0,14 \pm 0.02$	$0,01 \pm 0.007$	$0,002 \pm 0.002$	/
SST $^{\circ}\text{C}$	13.69 ± 0.01	13.70 ± 0.02	14.82 ± 0.02	14.62 ± 0.02
Salinity (surface)	35.55 ± 0.01	35.07 ± 0.02	34.61 ± 0.02	35.06 ± 0.01
Density (surface)	26.68 ± 0.04	26.31 ± 0.91	25.71 ± 0.09	26.1 ± 0.08

3.3.2 Stratification index Ind_i

The stratification index (Ind_i) calculated following formula (2) is shown on Fig. 4A.9, which points out low Ind_i in 2012 and high Ind_i in 2014 (Fig. 4A.9c). The lowest indices averaged over the stations in the core Coccolith area are reached in 2012 and 2013, respectively 52% and 31% lower than the maximum index value in 2014 (1.28 ± 0.1 , in Tab. 4A.2), whereas the mean index value in 2015 is only 12.5% lower than the maximum value in 2014.

The same trend is observed for the mean index averaged over the transect, as the maximum values are reached in 2014 and 2015, with a mean index 1.5% higher in 2015 than in 2014 (Tab. 4A.2). As for the core Coccolith area, the lowest index values averaged over the transect are reached in 2012 and 2013, 72% and 34% lower than the maximum in 2015 (1.27 ± 0.2).

The mean index in 2015 for the 2 stations in the small coccolithophore bloom in the Northern part of the Bay (Fig. 4A.9d) is 0.53 ± 0.02 , close to the mean index values in 2012 and 2013 over transects crossing a coccolithophore bloom. Among 4 years, the averages of Ind_i are lower (indicative of a lower stratification) for the 2 coccolith-rich years 2012 and 2013, whereas the maximum average of the stratification index is reached in 2014 when coccolithophores were absent.

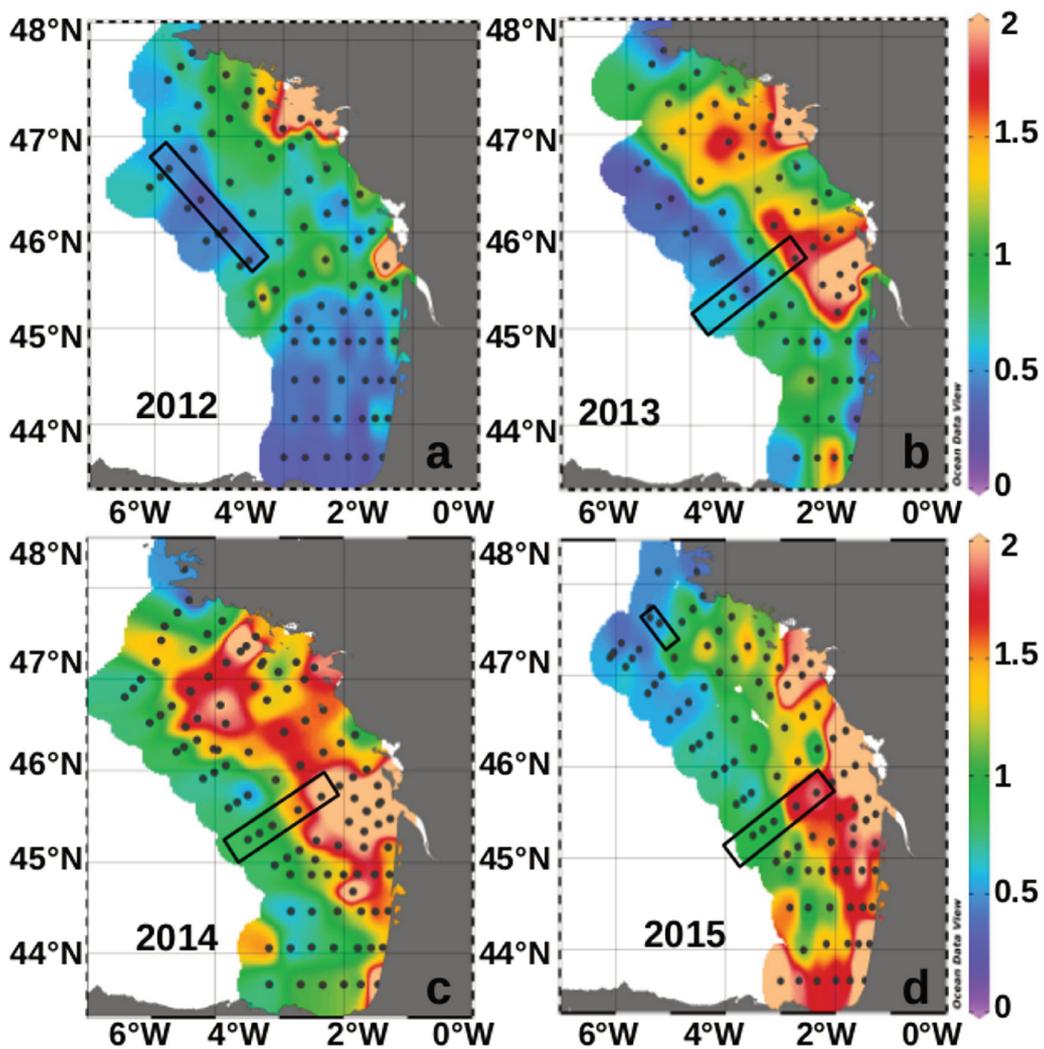


Fig. 4A.9.

Index of integration of stratification (Ind_i) for the stations of PELGAS cruises in a) 2012, b) 2013, c) 2014 and d) 2015. Transects from Fig. 4A.6 are indicated in black boxes.

Tab. 4A.2.

Averages of Index of integration of stratification (Ind_i) in the core Coccolith area and for the transect.

	2012	2013	2014	2015
Ind_i (core Coccolith area)	0.61 ± 0.05	0.88 ± 0.1	1.28 ± 0.1	1.12 ± 0.08
Ind_i (transect)	0.35 ± 0.03	0.82 ± 0.3	1.25 ± 0.2	1.27 ± 0.2

3.3.3 Turbidity profiles and coccolithophore blooms in the water column

To investigate quantitatively the variability of the blooms in the water column, the turbidity is integrated between the surface to the MLD and between the MLD to the maximal slope of the density gradient (DGL). The average of the integrated turbidity calculated over the selected stations of Fig. 4A.6 reaches its maximal value in 2013 (TIT=68.12 NTU, in Tab. 4A.3) whereas the value is twice less in 2012 (34.88 NTU) and 4 times less in 2015 (15.61 NTU). The vertical structure of the coccolithophore blooms is different between 2013 and 2012, 2015: these integrations of turbidity between the surface and MLD represent on average 86.06% of the total integrated signal in 2012, and 65.25% in 2015, whereas the major turbidity integrated in 2013 is mostly located between the MLD and the DGL (58.34% of the total integrated signal). The averaged MLD is shallowest in 2015 (16 m depth, in Tab. 4A.3) and deepest in 2012 (42.75 m depth), whereas the averaged DGL is close to the MLD in 2012 (50.25 m depth) and its deepest value is reached in 2013 (56 m depth). These integrations show that in 2012 and 2015, the coccolithophore blooms are mainly observed in the surface layer delimited by the MLD, whereas the blooms occurred more in sub-surface in 2013 with a higher vertical productivity than the other years. The highest turbidity levels are maintained above the maximum density gradient (DGL) for all the years.

Tab. 4A.3.

Averages of integration of turbidity profiles from coccolithophore bloom stations, integration from surface to the MLD (criterion of $\Delta \sigma = 0.1$) and the corresponding percentage of total integration, integration from MLD to the density gradient layer (DGL) depth (criterion of maximum slope of density gradient) and the corresponding percentage of total integration.

		2012	2013	2015
TIT	Total integration of turbidity (NTU)	34.88	68.12	15.61
TMLD	Integration of turbidity from surface to MLD (NTU)	30.21	25.43	10.14
TMLDTIT (%)	% of total integration of turbidity	86.06	39.83	65.25
TGLD	Integration of turbidity from MLD to DGL (NTU)	3.17	41.09	5.48
TGLDTIT (%)	% of total integration of turbidity	8.9	58.34	34.79
MLD	MLD (m)	42.75	19.80	16.00
DGL	Density gradient layer (m)	50.25	56.00	43.50

3.4 PELGAS nutrients

The yearly averages of nutrients (Si, NO₃ and PO₄) at the surface from the core Coccolith area show that concentrations of phosphates and silicates stay low between 2012 and 2014, with maximal values reached for nitrates (Tab. 4A.1): the highest averages in surface are reached in 2012 ($1.68 \pm 1.32 \mu\text{M NO}_3$, $1.3 \pm 0.15 \mu\text{M Si}$) and in 2013 ($1.27 \pm 0.45 \mu\text{M NO}_3$, $1.2 \pm 0.2 \mu\text{M Si}$). Nitrate concentration reach the minimal values in 2014 ($0.84 \pm 0.28 \mu\text{M}$, 1.5 times less than in 2013), silicates ($0.67 \pm 0.14 \mu\text{M}$, 1.5 times less than in 2013), and phosphates ($0.002 \pm 0.002 \mu\text{M}$, 5 times less than in 2013).

4. Discussion

4.1 Using satellite-derived SPM and in situ turbidity as proxies for monitoring the coccolithophore blooms

From previous studies on the relationship between surface SPM, tide and waves in the Bay of Biscay (Gohin et al., 2015) and considering the river plumes in May, satellite-derived SPM in

the core Coccolith area can be attributed to coccolithophores without any doubt. The detached coccoliths, or coccospheres, increase the ambient turbidity that, without them, would be low in this area at that period of the year. Turbidity profiles bring also information on the vertical structure of the coccolithophore blooms. In 2012, 2013 and 2015, all the high turbidities observed on the vertical profiles were also observed in surface, and the lack of turbidity in the water column in 2014, confirms the representativeness of the satellite data.

To check if the turbidity signal could be explained by phytoplankton species that would not be coccolithophores, fluorescence and turbidity profiles are compared. Inside the core Coccolith area in 2012, the fluorescence and turbidity profiles follow the same patterns (Fig. 4A.6i). In 2013 and 2015 the maximum of fluorescence is observed at the turbidity peak (Fig. 4A.6j in 2013 and profiles 6 and 7 in 2015 on Fig. 4A.6l). Otherwise, high fluorescence, in 2014 surface layer (points 1, 2, 3, 4 on Fig. 4A.6k) is often associated to low turbidity in the surface layer, out of coccolithophore blooms; which suggests the presence of other phytoplankton groups than coccolithophores and implies that turbidity is not an artefact due to these other phytoplankton groups.

Whereas section 3.2.2 has shown the high consistency between in situ turbidity and satellite SPM to monitor the coccolithophore blooms in comparison to in situ SPM and PIM, the yearly averages of all these parameters highlight the particularity of the coccolith-rich year 2013 in the core Coccolith area (Tab. 4A.3). Indeed, the year 2013 matches with the maximum yearly average of satellite SPM ($2.03 \pm 0.23 \text{ g.m}^{-3}$), in situ turbidity ($0.79 \pm 0.07 \text{ NTU}$) and in situ SPM ($2.37 \pm 0.13 \text{ g.m}^{-3}$), whereas the year 2014 matches with the minimum value of satellite SPM ($0.47 \pm 0.03 \text{ g.m}^{-3}$) and in situ turbidity ($0.46 \pm 0.01 \text{ NTU}$) for the coccolith-poor year. These similar trends between yearly averages of satellite SPM and in situ turbidity confirm the consistency of the 2 products to monitor the variability of the coccolithophore blooms.

The geographical variability of the coccolithophore blooms from 2012 to 2015, with a coccolith-rich year in 2013 followed by a coccolith-poor year in 2014, is similar to these observed in other previous studies. High variability in the bloom extent has also been observed in the North Atlantic between 1998 and 2005 (Raitsos et al, 2006). Morozov et al. (2013) has showed that the interannual variability of the coccolithophore blooms in the Bay of Biscay is different between the northern part and the central part. Blooms occur nearly every

year in the northern part and irregularly in the central part. This is in agreement with the satellite and in situ observations prevailing during the PELGAS surveys, as the bloom occurred in the northern part in 2012, 2013, 2015 but without any central and southern component in 2014, 2015. Moreover, 2014 appears on the satellite imagery like a no-bloom year in the Bay of Biscay but also in the Celtic Sea.

The turbidity profiles of the coccolithophore blooms observed in the Bay of Biscay correspond to a vertical distribution common to many other oceanic regions. Between 2012 and 2015, it has been pointed out where and how long the coccolithophores bloomed (between a fortnight and more than a month, as in 2013 on Fig. 4A.4), but to estimate their total mass it is necessary to know their vertical distribution; which cannot be assessed from satellite imagery. Coccolithophores are generally present in the first 20-30 m depth of the surface layer (Tyrell, T., Merico, 2004; Van der Wal et al., 1995). This is in agreement with station 1 in 2012, station 5 in 2013 or with stations 6 and 7 in 2015 on Fig. 4A.6, but coccolithophore blooms are also detected deeper until 90 m depth in 2013 (Fig. 4A.6f). High concentrations of coccolithophore cells have also been reported down to 150 m depth in March 2004 (Schiebel et al., 2011). In the study area considered here, coccolithophore blooms can be observed between 20 m and 70 m as in 2012 (Fig. 4A.6e) and 2015 (Fig. 4A.6h); until 90 m as in 2013 and in sub-surface peaks between 20 m and 25 m (Fig. 4A.6f). The strong vertical interannual variability observed in this study suggests that monitoring coccolithophore blooms, with only satellite data, could lead to uncertainties for assessing their total biomass.

4.2 Impact of stratification on coccolithophore blooms

Temperature and salinity are generally considered as factors conditioning the development of coccolithophore blooms (Paasche, 2001; Tyrell and Merico, 2004). Even if temperature ranges are less informative than other factors at smaller scales than at global scale (Baumann et al., 2005), it has been shown that temperature plays a more prominent role due to the formation and break-down of the seasonal thermocline in higher latitudes (Andruleit et al. 2003). The optimal temperatures for coccolithophore blooms are considered between 2 to 15°C by

Holligan et al. (1993b), Raitzos et al. (2006), Merico et al. (2004), and between 3 and 15°C, in upper ocean by Iglesias-Rodriguez (2002).

Fig. 4A.8b and 4A.8c highlight an increase of SST between 2012 and 2015 with the maximum values reached in 2014 and 2015 (14.49°C and 14.62°C respectively) whereas the minimum values are related to the year 2012 (13.65°C) and 2013 (13.81°C). Coccolithophore blooms occur in stations with higher surface density and salinity, and lower temperature as in 2012 and 2013; whereas blooms are absent in stations of low density and salinity and high temperature as in 2014. The increase of surface temperature and the slight decrease of salinity between 2012 and 2015 questions about the fate of coccolithophore blooms in the Bay of Biscay if more stratified conditions occur in the future.

In the literature, stratification is described as an important parameter conditioning the development of coccolithophores (Tyrell and Merico, 2004). The PELGAS Ind_i index suggests that coccolithophore blooms take place preferentially in less stratified waters, as in 2012, 2013 and 2015 (Fig. 4A.9 and Tab. 4A.2). It is also shown on Fig. 4A.8a, where the surface density averages reach the maximum for the coccolithophore bloom stations and for the core Coccolith area in 2012 and in 2013, whereas the minimum density average is reached in 2014, where no coccolithophore bloom occurred. Except for 2014, the averages of density profiles from stations in coccolithophore blooms (solid lines, Fig. 4A.8a) are higher than the averages of total density profiles from the core Coccolith area (dashed lines, Fig. 4A.8a). The density profiles between 2012 and 2015 suggest that the years with a higher stratification are not favourable for coccolithophore blooms.

Even if some coccolithophore blooms have been depicted to be favoured by stratification during the last stage of spring phytoplankton blooms (Holligan et al., 1983, 1993a; Balch et al., 1992; Kristiansen et al., 1994; Van der Wal et al., 1995; Rees et al., 2002) and take place in shallow mixed layer depth (<20 m, Raitzos et al, 2006), other conditions have been reported. For example, in the Equatorial Western-central Pacific, *E.huxleyi* was abundant in the temperate mixed-layer water with an occurrence below the thermocline in the well-stratified region (Hagino et al., 2000). In the North Atlantic during the spring bloom, *E.huxleyi* flourish at high turbulence, during an early stage of the phytoplankton succession at 47°N when euphotic conditions allow new production at deep mixing, low temperatures, and high nutrient concentrations (Schiebel et al., 2011). Two distinct environmental conditions

were also reported over the Barents sea shelf and slope, one as a well-stratified mixed-layer, and the other as a well mixed cool layer in close vicinity of the Polar front (Giraudeau et al., 2016). Over the continental shelf of the Bay of Biscay from mid-April to the end of May, coccolithophores preferentially thrive on the margin of the continental shelf, in the less stratified areas. It is not surprising that from year to year their development is larger when the stratification is lower. The deep signal of coccolithophores observed from the turbidity profiles of 2013 (80 m, on Fig. 4A.6f) might result from the sinking of the coccolithophore cells, a process described near the Barents slope, where coccolithophore abundance was observed deeply in the water column in poorly stratified waters (Giraudeau et al., 2016).

Other hydrological parameters could impact the variability of coccolithophore blooms between the coccolith-rich year in 2013 and the coccolith-poor year in 2014. The literature has shown that phosphate could be more limiting than nitrate, with measures of phosphate concentration from 0.02 to 0.16 μM in bloom stations versus 0.21 to 0.49 μM at the non-bloom stations (Townsend et al. 1994). However, it is also suggested that low concentration of phosphates is not an absolute requirement for the blooms (Tyrell and Merico, 2004). Observations made in the Bay of Biscay in May 1995, where phosphates were compared to silicates, suggest that phosphates are limiting for the spring bloom (Herbland et al, 1998). The trend observed in the study here between 2012 and 2014 is similar to the spring-summer state described by Loyer et al (2006) in the Bay of Biscay, where silicates and phosphates were depleted after the spring bloom. The lowest concentrations of nutrients reached in 2014 could be due to earlier and longer phytoplankton bloom, as supported by the low values of in situ Chl-a recorded in 2014 PELGAS survey (0.49 ± 0.08 versus 0.64 ± 0.07 in 2013 and 0.82 ± 0.09 mg.m^{-3} in 2012).

The variability of the coccolithophore blooms could impact the succession of the upper trophic levels. For the coccolith-rich year in 2013, mean abundance of spring mesozooplanktonic community was 2508 ± 1855 ind.m^{-3} with 66.6% of copepods and, for the coccolith-poor year in 2014: 2355 ± 3908 ind.m^{-3} with 76.5% of copepods. The high standard deviation observed in 2014 indicated a strong spatial heterogeneity compared to spring 2013, showing a stronger coastal to continental slope gradient in spring 2014. This observation

suggests that the mesozooplankton community in 2014 matched preferentially to an older community than in 2013, a 'just after spring community' compared to 2013. As shown in Dupuy et al. (2011), advancement in the Julian calendar conducted to accentuates the mesozooplanktonic abundance from coastal to continental slope. This is consistent with the spring bloom which occurred about a month earlier in the coccolith-poor year in 2014, as shown in part 3.1, than in the coccolith-rich year of 2013.

5. Conclusion

A good agreement has been observed between satellite-derived SPM and surface turbidity in May in the Bay of Biscay when coccolithophores thrive (as in 2013). In 2014, the absence of turbidity signal is associated to low satellite-derived SPM confirming that these latter can be used for monitoring the coccolithophore blooms. Moreover, the turbidity profiles confirm the representativeness of the surface observations provided by satellite. The turbidity profiles have also shown that the coccolithophore were active down to 80 m in the euphotic area on the margin of the shelf break in poorly-stratified waters.

Over the continental shelf of the Bay of Biscay and its vicinity, spatially and throughout the years, contrarily to the common consensus, the coccolithophore blooms occur preferentially in the less stratified zones, with lower temperatures and higher salinity. These differences observed in the stratification between the two most productive years in terms of coccolithophores (2012 and 2013) and the less productive years (2014 and 2015) could impact the other pelagic parts of the food web, as the mesozooplankton compartment.

The one-month later spring bloom observed for the coccolith-rich year in 2013 matches with higher nutrients in May, whereas the coccolith-poor year in 2014 matches with an earlier Chl-a bloom (one month earlier) and may be considered as an older ecological state with lower nutrient concentrations and an older community of mesozooplankton; which is likely to have an influence on the growth of the larvae of the small pelagic fishes targeted by the PELGAS surveys.

Further work could be done about the potential impact of these differences in the ecological states between coccolith-rich years and coccolith-poor years on the pelagic fish resource. Furthermore, the good agreement between turbidity and satellite SPM for describing

coccolithophore blooms suggests to use more extensively automatized turbidity data to monitor these blooms.

Acknowledgements

Mesozooplankton data from PELGAS 2013 and 2014 provided by A. Dessier were obtained through a PhD grant from the Conseil Régional de Poitou-Charentes and the European project REPRODUCE (Era Net-Marifish, FP7). The authors thank particularly the NASA Goddard Space Flight Center for providing MODIS and VIIRS data. They are also very grateful to the crew of the THALASSA research vessel (Ifremer).

Chapitre 4 – 2ème partie

Apport des données in-situ de la campagnes PELGAS

2016

La première partie de ce chapitre a montré que les profils de turbidité in situ permettent de décrire verticalement la structure des blooms de coccolithophores, et que ces blooms se produisent de façon préférentielle lorsque la stratification n'est pas trop marquée dans le Golfe de Gascogne (campagnes 2012-2015). La deuxième partie de ce chapitre est ciblée sur l'apport des données de la campagne PELGAS 2016.

1. Introduction

L'utilisation des données in situ de turbidité des campagnes PELGAS entre 2012 et 2015 a permis de corréler la présence des blooms de coccolithophores en surface observée à partir du signal de SPM à la turbidité in situ (Chapitre 4-1ère partie). Les profils de turbidité permettent ainsi de décrire la structure verticale des blooms dans le Golfe de Gascogne. Les campagnes PELGAS de 2012 à 2015 ont ainsi montré la récurrence des blooms de coccolithophores lors de conditions peu stratifiées.

La campagne PELGAS du mois de mai 2016 a incorporé un programme de suivi par satellite du bloom de coccolithophores à partir des images de SPM afin de réaliser des échantillonnages à l'intérieur des zones favorables. Ceci afin d'améliorer nos connaissances sur les taxons présents et les relations entre SPM, turbidité, abondance de coccolithophores (en surface et sur la colonne d'eau), et les conditions hydrologiques dans le Golfe de Gascogne.

2. Données et méthodes

2.1 Données satellite

La campagne PELGAS 2016 s'est déroulée du 1er au 27 mai dans le Golfe de Gascogne. Un

protocole de prélèvements d'échantillons été mis en place pour l'observation et la quantification de coccolithophores en cas de présence de bloom pendant la campagne. Ce bloom est suivi jour par jour sur les images krigées de SPM (algorithme Ifremer), tout au long de la campagne.

2.2 Les donnés in situ

Les profils des paramètres hydrologiques de densité, de température et de salinité sont fournis par une sonde CTD (Seabird SBE 19+V2). La turbidité (exprimée en NTU) est mesurée par un turbidimètre (OBS, Optical Backscatter Sensor)-Wetlabs monté sur la sonde CTD.

Comme pour les campagnes entre 2012 et 2015, un indice de stratification est calculé pour chaque station à partir des profils de densité in situ. Cet indice (Ind_i) intègre la différence entre la densité à chaque profondeur et la densité maximale atteinte en profondeur (cf Chapitre 3 – 1ère partie) : plus l'indice est élevé, plus la colonne d'eau est stratifiée ; plus l'indice est faible, plus le profil de densité est homogène. Les profils de densité permettent également de calculer la profondeur de couche de mélange (MLD) et la profondeur du maximum de gradient de densité (DGL, cf paragraphe 2.3 Chapitre 3-1ère partie).

Les données in situ de coccolithophores proviennent d'échantillons prélevées à la rosette, en surface (entre 0 et 5m) et au maximum de fluorescence sur deux radiales au nord du Golfe de Gascogne (radiale 1 (R1) et radiale 2 (R2), Fig. 4B.1.). Les radiales R3 et R4 traversent également la zone de bloom, mais les comptages n'ont pas été réalisées sur les stations de ces deux radiales. Une partie des échantillons est fixée au Lugol neutre pour le dénombrement des cellules de coccolithophores au MO (microscope optique, 25 mL, objectif x40). Une autre partie des échantillons est fixée au glutaraldéhyde et filtrée sur filtre de polycarbonate de 0.2 μm pour l'identification des espèces et groupes de coccolithophores au Microscope Optique à Balayage (MEB). Le comptage des coccolithes est réalisé à partir des images prises au MEB, et calculé pour chaque station à partir des triplicats de comptages, correspondant au nombre de coccolithes sur l'image prise au MEB multiplié par le rapport entre la surface du filtre (25 mm) et la surface de l'image (292 μm sur 341 μm) et le rapport de volume filtré pour l'échantillon.

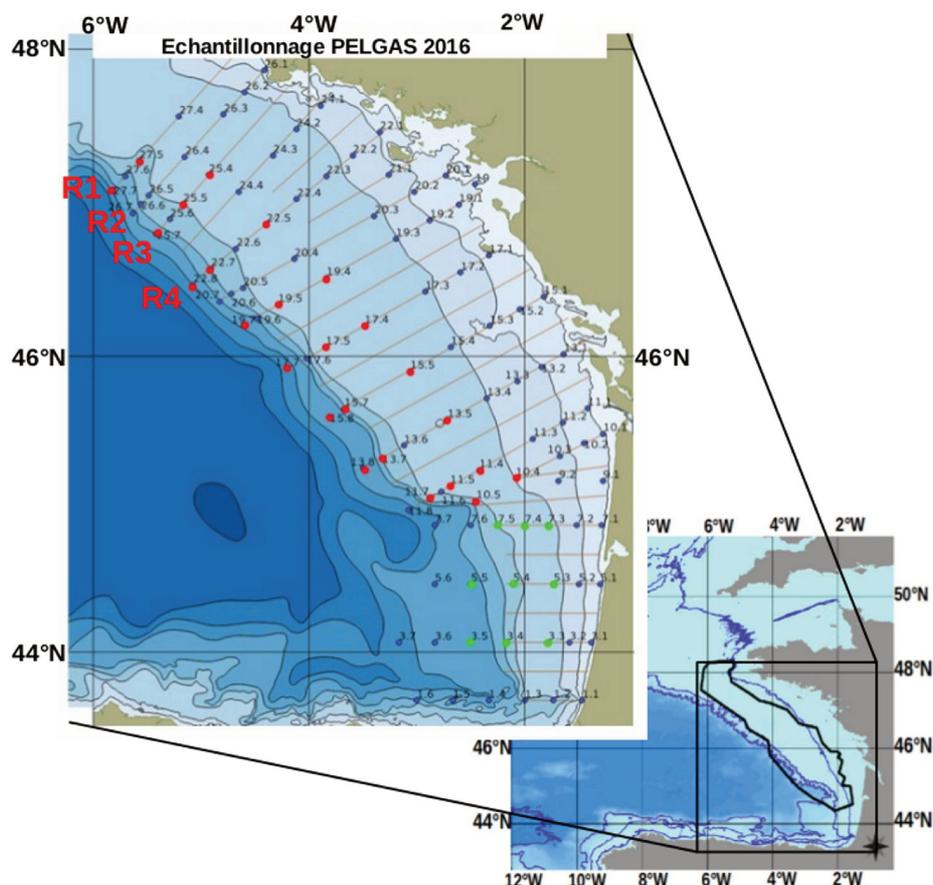


Fig. 4B.1.

Plan d'échantillonnage de la campagne PELGAS 2016 dans le Golfe de Gascogne avec la zone Coccolithe indiquée en noir.

3. Résultats

3.1 Données de SPM

Les images de SPM krigées montrent un début de bloom dans le Golfe de Gascogne à partir du 30 avril (Fig. 4B.2a), un maximum de signal de SPM autour du 3 mai (Fig. 4B.2b), et une diminution progressive du bloom visible dans la partie nord du Golfe de Gascogne (Fig. 4B.2c, le 15 mai 2016) jusqu'à la fin du bloom le 30 mai (Fig. 4B.2d).

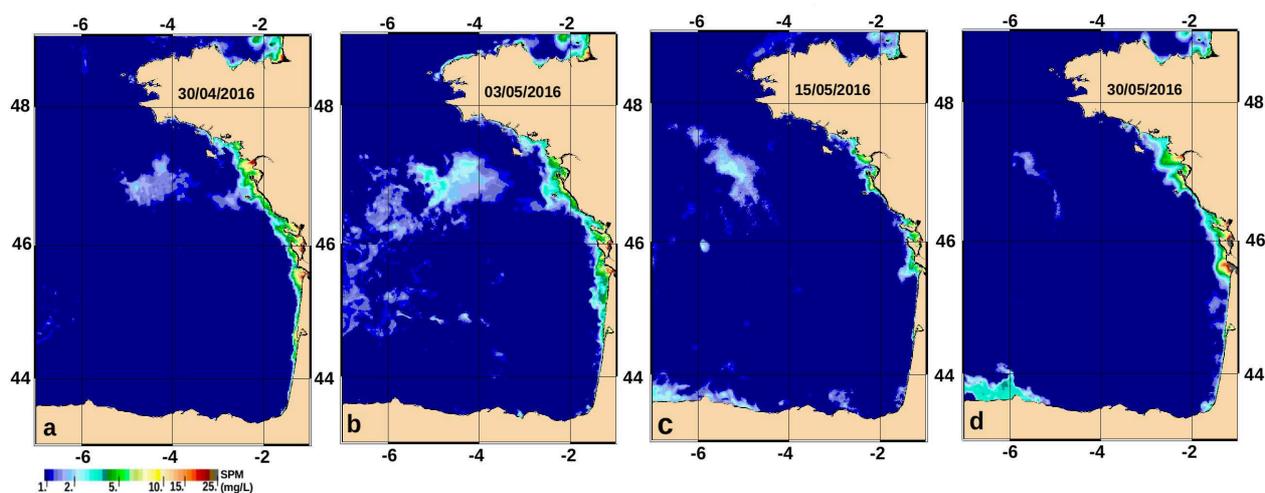


Fig. 4B.2. Images de SPM krigés dans le Golfe de Gascogne entre le 30 avril et le 30 mai 2016.

Les images SPM permettent ainsi de prévoir un plan d'échantillonnage pour les coccolithophores selon la position du bloom par rapport aux stations de la campagne PELGAS 2016. Quatre radiales susceptibles de traverser le bloom sont ainsi définies dans la zone nord-ouest entre 46°N et 48°N : la radiale R1 (stations 309, 310, 311 et 312, Fig. 4B.3a), la radiale R2 (stations 332, 333 et 334, Fig. 4B.3b), la radiale R3 (stations 331, 330, 329, Fig. 4B.3b) et la radiale R4 (stations 325, 324 et 323, Fig. 4B.3c). La campagne PELGAS 2016 a traversé le bloom de coccolithophores entre le 21 et le 27 mai, donc durant la phase de déclin du bloom.

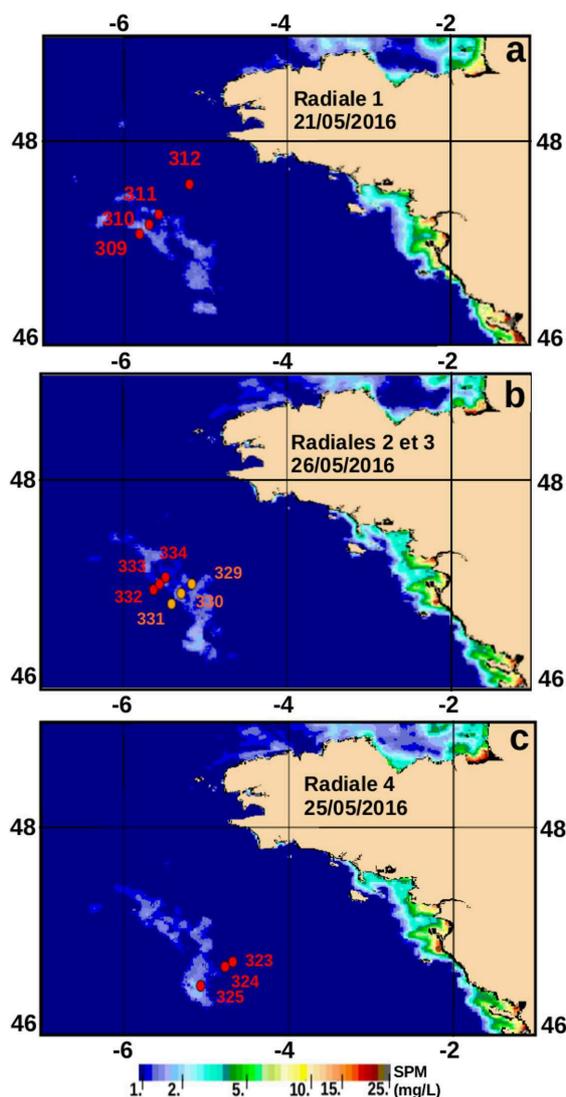


Fig. 4B.3.

Images krigées de SPM (algorithme OC5) de la zone nord du Golfe de Gascogne pendant la campagne PELGAS 2016 avec a) radiale 1 (21/05/2016 ; b) radiale 2 et 3 (26/05/2016) et c) radiale 4 (25/05/2016).

3.2 Observations in situ des coccolithophores

Les identifications et dénombrements des coccolithophores ont été effectuées pour les stations de la radiale 1 (Fig. 4B.3a) et la radiale 2 (Fig. 4B.3b) en surface et au maximum du profil de fluorescence pour les stations 310, 311 et 312. La radiale 1 traverse le bloom du bord du talus au milieu du plateau continental, avec la station 309 en bordure de bloom, les stations 310 et

311 au milieu du bloom et la station 312 à l'extérieur du bloom (à la date du 21 mai 2016, Fig. 4B.3a). La radiale 2 traverse également le bloom, avec la station 332 en bordure de bloom et au bord du talus, et les stations 333 et 334 situées au milieu du bloom (au 26 mai 2016, Fig. 4B.3b).

L'identification des coccolithophores réalisée au MEB pour ces deux radiales montre une grande diversité d'espèces (cf Table 4B.1) sur les stations en surface et en profondeur pour les stations de la radiale R1.

En surface, la station 333, de la radiale 2, au milieu du bloom (Fig. 4B.3b), présente la plus grande diversité avec un total de 13 espèces de coccolithophores, contre une moyenne de 7 pour toutes les stations. Les stations 309 et 334 sont également au-dessus de la moyenne avec 8 espèces identifiées, et les stations 310, 311 et 312 de la radiale 1 sont en-dessous avec 6 espèces de coccolithophores identifiées sur ces trois stations.

Au maximum de fluorescence, sur les stations 310 et 311 nous observons un nombre d'espèces supérieur à la moyenne (8 et 9 respectivement, Table 4B.1).

La distribution spatiale des différentes espèces de coccolithophores montre la présence de *Emiliana huxleyi* sur toutes les stations, les 7 échantillonnées en surface et les 3 stations échantillonnées en profondeur (Table 4B.1). L'espèce *Syracosphaera molischii* T2 a une répartition similaire à *Emiliana huxleyi*, en étant présente sur 6 stations sur 7 en surface et sur les 3 stations en profondeur (Table 4B.1). Parmi les autres espèces présentes dans au moins 4 stations des 7 stations de surface, on retrouve *Syracosphaera marginaporata*, *Alisphaera sp* et *Gephyrocapsa sp*.

Genre	Espèce	Stations (surface)						Stations (Max)			
		Radiale R1				Radiale R2			Radiale R1		
		309	310	311	312	332	333	334	310	311	312
<i>Emiliana</i>	<i>Emiliana huxleyi</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Gephyrocapsa</i>	<i>Gephyrocapsa sp</i>	x				x	x	x	x	x	
<i>Syracosphaera</i>	<i>Syracosphaera sp</i>							x			
	<i>Syracosphaera spp gpe molischii</i>		x				x			x	
	<i>Syracosphaera molischii T1</i>	x		x			x		x	x	x
	<i>Syracosphaera molischii T2</i>	x		x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Syracosphaera molischii T4</i>				x						
	<i>Syracosphaera epigrosa</i>						x			x	x
	<i>Syracosphaera ossa</i>				x				x		x
	<i>Syracosphaera marginaporata</i>	x	x	x			x	x	x	x	x
<i>Calciopappus</i>	<i>Calciopappus sp</i>			x	x		x		x		
<i>Ophiaster</i>	<i>Ophiaster formosus</i>		x			x	x			x	
<i>Algirosphaera</i>	<i>Algirosphaera cf robusta</i>		x				x	x			
<i>Acanthoica</i>	<i>Acantoica quattrosolina</i>						x				
<i>Alisphaera</i>	<i>Alisphaera sp</i>	x	x	x	x		x	x	x	x	
	<i>Coccolithus pelagicus ssp pelagicus</i>	x					x				
	<i>Anthosphaera fragaria</i>							x			
	<i>Helicosphaera carteri</i>	x									

Table 4B.1.

Présence des différents genres et espèces de coccolithophores pour les stations 309, 310, 311, 332, 333 et 334 en surface observés au MEB durant la campagne PELGAS 2016.

Bien que certaines espèces, telle que *Emiliana huxleyi*, soient présentes dans une majorité de stations des radiales R1 et R2, leur occurrence ne reflète pas forcément leur dominance. Les identifications au MEB permettent d'établir la proportion de ces espèces (Table 4B.2). Les trois espèces identifiées comme dominant la population de coccolithophores sur l'ensemble des stations des radiales R1 et R2 sont présentées sur la Fig. 4B.4 (*Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa sp.*, et *Syracosphaera molischii*).

N° station	Observations au MEB	Observations au MO
	Dominance	Nbre cellules.L ⁻¹
Radiale 1		
309 (Surface)	<i>Syracosphaera</i> > <i>Emiliana</i> / <i>Gephyrocapsae</i>	46 000
310 (Surface)	<i>Syracosphaera molischii</i> T2	202 000
311 (Surface)	<i>Emiliana huxleyi</i> > <i>S. molischii</i> T2	130 000
311 (Max)	<i>Emiliana huxleyi</i>	114 000
312 (Surface)	<i>Emiliana huxleyi</i>	7 000
312 (Max)	<i>S. molischii</i> T2 (+ <i>Emiliana</i>)	32 000
Radiale 2		
332 (Surface)	<i>Gephyrocapsa sp</i> (+ <i>Emiliana</i>)	21 000
333 (Surface)	<i>Syracosphaera</i> > <i>Emiliana</i>	120 000
334 (Surface)	<i>Syracosphaera molischii</i> T2	71 000

Table 4B.2.

Observations des espèces dominantes au MEB et comptages des cellules (L⁻¹) au MO pour les stations 312,311, 310, 309, 334, 333 et 332 en surface et au maximum de fluorescence (Max) durant la campagne PELGAS 2016.

L'espèce *Syracosphaera molischii* est dominante dans 5 stations, avec un maximum de nombre de cellules à la station 310 positionnée au milieu du bloom (202 000 cellules.L⁻¹). Cette espèce est également présente en profondeur à la station 312 de la radiale 1, et en surface à la station 333 et 334 (milieu de bloom) de la radiale 2. *Emiliana huxleyi* domine sur 3 stations de la radiale 1. Le genre *Gephyrocapsa sp.*, même si présent dans moins de stations

que *Emiliana huxleyi* et *Syracosphaera molischii*, est le troisième genre de coccolithophores dominant sur l'ensemble des stations, avec une forte proportion à la station 332 (milieu du bloom).

Les abondances de cellules identifiées au MO indiquent des valeurs maximales pour les stations 310, 311 et 333 positionnées au milieu du bloom sur les images de SPM (cf Fig. 4B.3) et une valeur minimale pour la station 312 positionnée à l'extérieur du bloom. Des concentrations élevées sont également observées en profondeur notamment à la station 311 (114 000 cellules.L⁻¹), et à la station 312 où la concentration de cellules en profondeur (32 000 cellules.L⁻¹) est supérieure à la concentration de surface (7000 cellules.L⁻¹).

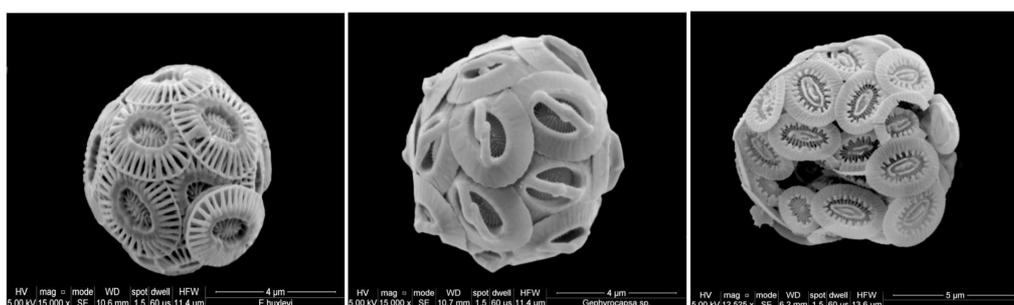


Fig. 4B.4.

Images au MEB des 3 genres/espèces dominants de coccolithophores observés durant la campagne PELGAS 2016 : *Emiliana huxleyi* (image de gauche), *Gephyrocapsa sp.* (milieu), et *Syracosphaera molischii* (image de droite).

3.3. Turbidité in situ

La distribution spatiale de turbidité in situ de surface, mesurée pendant la campagne est présentée dans la Fig. 4B.5. La turbidité satellite aux mêmes points d'observation, montrée en Fig. 4B.5b, corrobore et complète les structures observées in situ mais avec des niveaux un peu plus élevés. Les profils continus de turbidité issus des radiales R1, R2, R3 et R4 traversant le bloom (Fig. 4B.3a-c) sont visibles en Fig. 4B.6.

Le seuil du « bruit » de turbidité, la valeur minimale, se situe autour de 0.2 NTU. Les valeurs de turbidité restent inférieures à 0.5 NTU, sauf en zone très côtière où le signal de turbidité est sensible à la présence de SPM à l'embouchure des fleuves et à la remise en suspension des

sédiments : ils atteignent alors une valeur maximale à l'embouchure de la Gironde de 5.79 NTU (Fig. 4B.5a). La turbidité moyenne de surface dans la zone Coccolithe (cf Fig. 4B.1) atteint une valeur de 0.16 ± 0.2 NTU, avec des valeurs supérieures à la moyenne dans la zone nord (Fig. 4B.6), où le bloom de coccolithophores est présent entre le 21 mai et le 27 mai. La turbidité moyenne de surface sur les stations des radiales R1, R2, R3 et R4 atteint une valeur de 0.34 ± 0.02 NTU, soit environ 2 fois la valeur moyenne de la zone Coccolithe. Les fortes abondances en cellules (L-1) observées en surface sur la radiale 1 (Table 4B.2) correspondent aux plus fortes valeurs de turbidité de la zone Coccolithe.

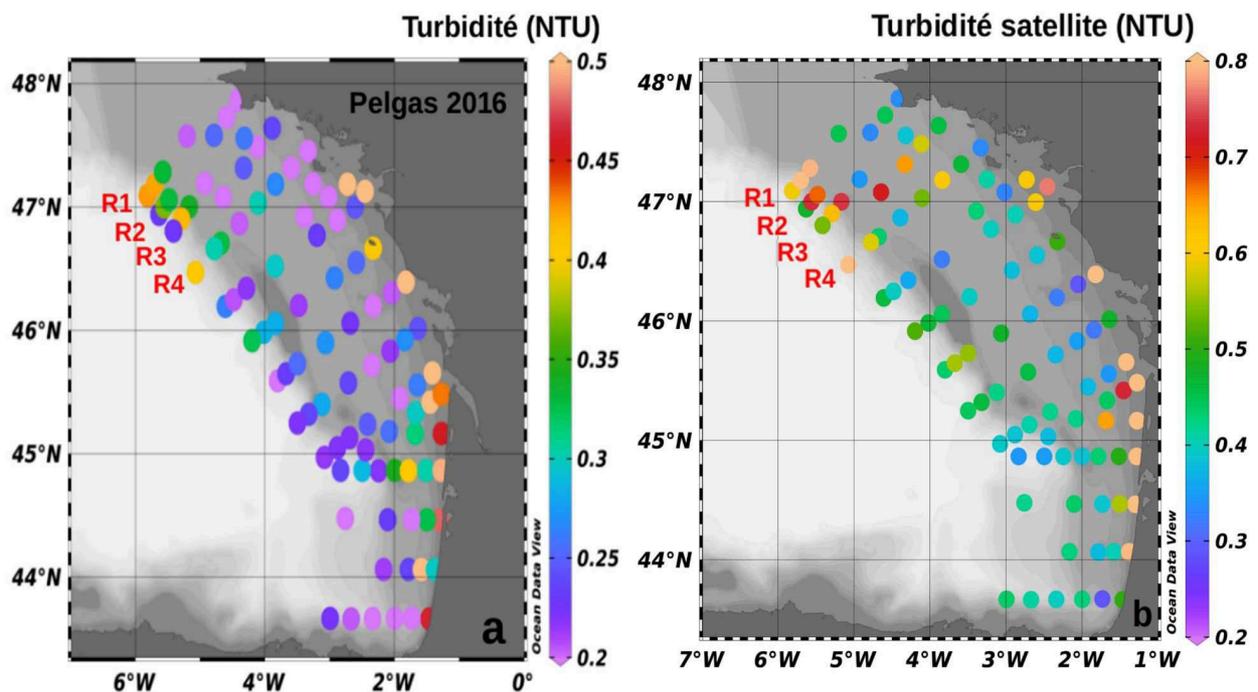


Fig. 4B.5.

Turbidité in situ de surface (a) et satellite (b) en (NTU) pendant la campagne PELGAS 2016 dans le Golfe de Gascogne avec indication des radiales R1 (radiale 1), R2 (radiale2), R3 (radiale 3) et R4 (radiale 4).

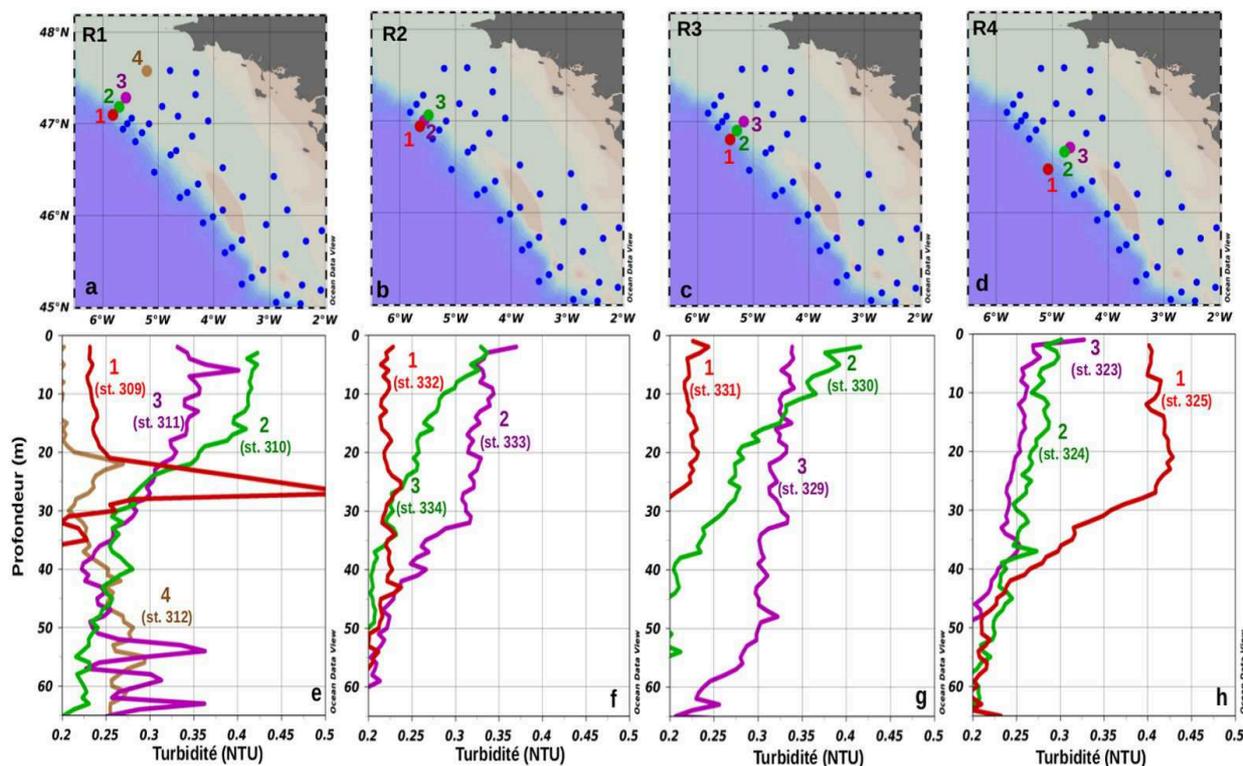


Fig. 4B.6.

Radiales (R1, R2, R3, R4) traversant le bloom de coccolithophores et les profils de turbidité in situ (NTU) correspondants.

Les profils de turbidité des 4 radiales qui traversent le bloom sont visibles en Fig. 4B.6a-d : les valeurs de turbidité les plus élevées en surface, aux stations 310 et 311 correspondent aux fortes valeurs d'abondance de cellules en surface de la radiale 1 (202 000 et 130 000 cellules.L⁻¹, Table 4B.2). Les profils nous indiquent que pour ces deux stations, ainsi que la station 309, les cellules sont présentes également en profondeur, puisque le signal de turbidité est supérieur à 0.22 NTU jusqu'à 40 m pour la station 311 et 50 m pour la station 310 (Fig. 4B.6e). Les dénombrements réalisés à 15 m pour la station 311 révèle la présence de coccolithophores (Table 4B.2) avec un signal de turbidité à 0.34 NTU. La station 312, située à l'extérieur du bloom, montre un faible signal de turbidité de 0.2 NTU dans les premiers 20 m, correspondant à une faible abondance de cellules en surface (7 000 cellules.L⁻¹, Table 4B.2). Cependant, on observe une plus forte abondance de cellules au maximum de fluorescence (32 000 cellules.L⁻¹, Table 4B.2), correspondant à une augmentation du signal de turbidité (0.27 NTU à 22 m, Fig. 4B.6e).

Le même schéma est observé pour les profils de turbidité de la radiale 2, avec des valeurs plus élevées de turbidité en surface pour les stations 333 et 334 (0.37 et 0.33 NTU respectivement) que la station 332. Ces valeurs correspondent à un plus petit nombre de cellules pour cette dernière station (Table 4B.2), située en périphérie de bloom par rapport aux deux autres. Les profils de cette radiale montrent un signal de turbidité supérieur à 0.22 NTU jusqu'à 25 m pour la station 332 et 45 m pour la station 333, ce qui suppose la présence de coccolithophores. Les profils de turbidité des radiales R3 et R4 suggèrent la présence de coccolithophores pour les stations 329 et 330, avec des valeurs de turbidité supérieures à 0.22 NTU jusqu'à 60 m pour la station 329 (Fig. 4B.6g). Des faibles valeurs sont observées en périphérie du bloom (station 331, Fig. 4B.6g) tout comme dans les profils des stations 323 et 324 en bordure de bloom (Fig. 4B.6h).

La régression entre les valeurs de turbidité et les abondances des cellules de coccolithophores montrent une forte corrélation en surface et en profondeur ($R^2=0.89$, Fig. 4B.7). Le signal de turbidité se présente encore, lors de cette campagne 2016, comme un bon proxy pour décrire la structure spatiale et verticale des blooms de coccolithophores.

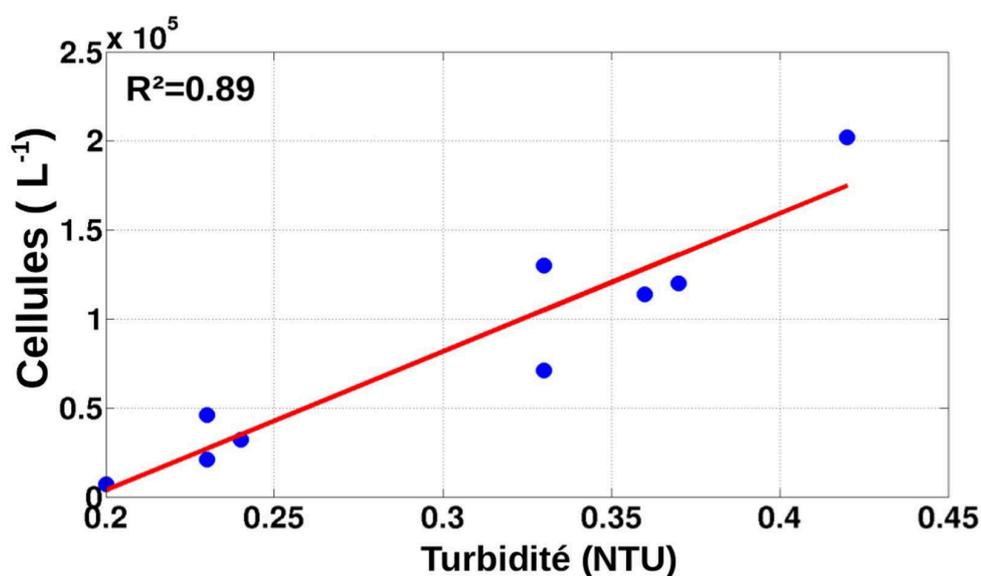


Fig. 4B.7. Nombre de cellules de coccolithophores (L^{-1}) vs Turbidité in situ (NTU) des stations des radiales R1, R2, R3 et R4 ($p < 0.001$).

3.4. Stratification de la masse d'eau en 2016

Les mesures de température de surface (SST en °C) et de salinité in situ de la campagne PELGAS 2016 sont présentées en Fig. 4B.8 pour toutes les stations de la zone. Une zone de températures plus froides (Fig. 4B.8a.) et de salinité élevée (Fig. 4B.8b) est visible sur la partie Nord-Ouest au niveau des quatre radiales.

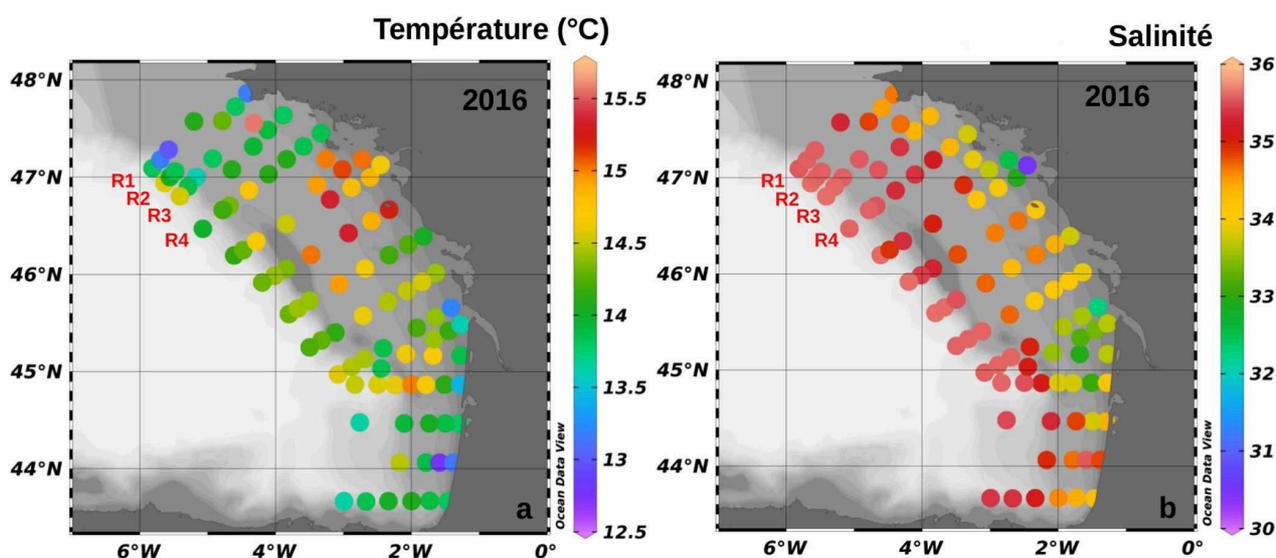


Fig. 4B.8.

SST (°C) et salinité in situ de surface avec la position des radiales R1, R2, R3 et R4 de la campagne PELGAS 2016.

L'état de stratification est décrit par les profils de température, salinité et densité (Fig. 4B.9a-c). Les profils de toutes les stations de la zone Coccolithe (cf Fig. 4B.1.) sont indiqués en bleu clair pour les trois paramètres. La moyenne de température en surface de la zone Coccolithe est de $14.26 \pm 0.06^\circ\text{C}$ (profil bleu foncé, Fig. 4B.9b), supérieure à la moyenne des températures provenant des stations sur le bloom de coccolithophores qui est de $13.9 \pm 0.14^\circ\text{C}$ (profil rouge, Fig. 4B.9b). Le profil moyen des températures des stations sur le bloom de coccolithophores reste inférieur au profil moyen de la zone Coccolithe jusqu'à 22 m de profondeur.

La moyenne de salinité de surface de la zone Coccolithe (35.19 ± 0.07 , profil bleu foncé, Fig.

4B.9c), est inférieure à la moyenne de salinité de surface des stations sur le bloom de coccolithophores (35.56 ± 0.01 , sur le profil rouge). Le profil moyen de salinité des stations sur le bloom reste supérieur au profil moyen de la zone Coccolithe jusqu'à 120 m de profondeur.

La moyenne de densité de surface de la zone Coccolithe est de 26.28 ± 0.06 (profil bleu foncé, Fig. 4B.9a), ce qui est inférieur à la moyenne de densité de surface des stations sur le bloom de coccolithophores (26.65 ± 0.03 , sur le profil rouge). Le profil moyen de densité des stations sur le bloom de coccolithophores reste supérieur au profil moyen de la zone Coccolithe jusqu'à 100 m de profondeur. Les trois paramètres hydrologiques indiquent ainsi un état de la couche de surface plus froid, plus salé et plus dense pour les stations sur le bloom de coccolithophores, avec des profils de densité plus homogènes que pour la zone Coccolithe, ce qui corrobore les observations de la série de 2012-2015 (cf Chapitre 4-1ère partie).

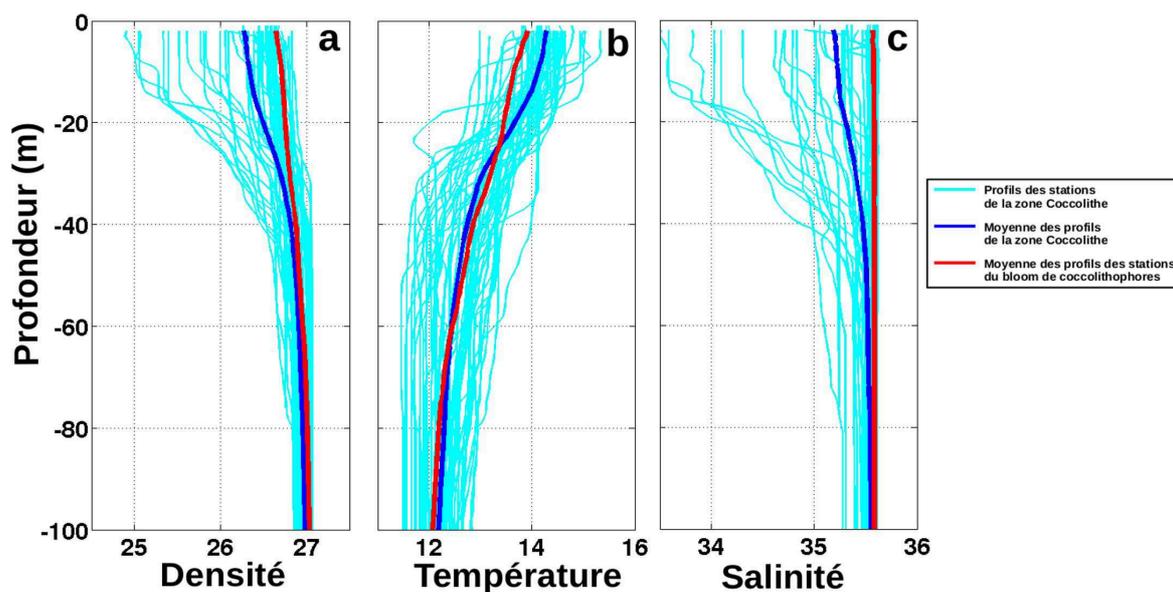


Fig. 4B.9.

Profils des paramètres hydrologiques de la campagne PELGAS 2016 sur la zone Coccolithe (profils cyan), moyenne des profils de la zone Coccolithe (profils bleus), moyenne des profils des stations du bloom de coccolithophores (profils rouges) pour a) la densité ; b) la température ; c) la salinité.

Les profils de densité permettent ensuite de calculer l'indice de stratification, présenté en Fig.

4B.10. Un patch de valeurs inférieures à 0.7 est visible sur la zone du bloom de coccolithophores (entre 46.5°N/47.5°N et 5°W/6°W, Fig. 4B.10). La moyenne de l'indice Ind_i sur la zone Coccolithe est de 0.82 ± 0.06 : une valeur située entre les moyennes de deux années productives 2012 (0.61) et 2013 (0.88, cf Chapitre 4 1ère partie). La moyenne de l'indice Ind_i pour les 12 stations à l'intérieur du bloom de coccolithophores est de 0.53 ± 0.04 , valeur située entre les moyennes de 2012 (0.35) et 2013 (0.82) (cf Chap 4- 1ère partie). La valeur minimale est atteinte pour la station 311 ($Ind_i=0.22$), à l'intérieur du bloom de coccolithophores.

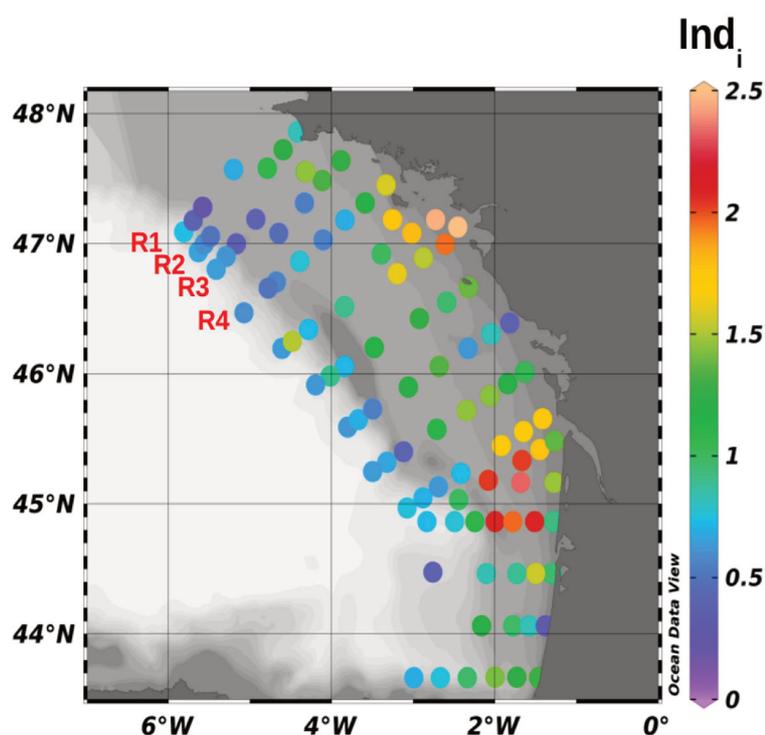


Fig. 4B.10. Indice Ind_i de stratification pour la campagne PELGAS 2016.

Dans le Chapitre 4-1ère partie, l'analyse de la variabilité de la structure verticale des blooms par rapport à l'état de stratification est décrite par l'intégration du signal de turbidité entre la surface et la MLD, et entre la MLD et le maximum de gradient de densité (DGL). L'intégration du signal de turbidité est également calculée pour les stations sur le bloom de coccolithophores en 2016 (Table 4B.3). La moyenne d'intégration totale de turbidité est de 11.35 NTU, avec 45.3 % du signal de turbidité compris entre la surface et la MLD, et 46.4 %

entre la MLD et la profondeur de DGL (Table 4B.3). La moyenne de la MLD est de 22.5 m pour les stations sur le bloom en 2016, une valeur proche de la MLD de 2013 (19.8 m), mais deux fois plus petite que la MLD de 2012 (42.75 m, cf Tab. 4A.3 du Chapitre 4-1ère partie). La structure verticale du bloom en 2016 est donc plus proche de la situation de 2013, avec une structure de bloom plus étendue dans la colonne d'eau.

		Stations sur le bloom de coccolithophores (2016)
TIT	Intégration totale de turbidité (NTU)	11,35
TMLD	Intégration de turbidité entre la surface et MLD (NTU)	5,8
TMLDTIT (%)	% de l'intégration totale de turbidité	45,3
TGLD	Intégration de turbidité entre MLD et DGL (NTU)	5,31
TGLDTIT(%)	% de l' intégration totale de turbidité	46,4
MLD	MLD (m)	22,5
DGL	Couche de gradient de densité (m)	50,3

Table 4B.3. Moyennes d'intégration des profils de turbidité des stations du bloom de coccolithophores : intégration totale, intégration entre la surface et la MLD (TMLD), le pourcentage de l'intégration totale correspondant, intégration entre la MLD et la DGL (TGLD) et le pourcentage de l'intégration totale correspondant.

4. Discussion - Conclusion

La campagne PELGAS 2016 a traversé un bloom de coccolithophores durant le mois de mai dans la partie Nord-Ouest du Golfe de Gascogne, pas très dense mais bien visible sur les images satellite de SPM. Celles-ci ont permis d'organiser l'échantillonnage sur les stations du bloom. Les observations de coccolithophores au microscope optique et au MEB ont permis de confirmer la présence de coccolithophores sur cette zone, correspondant également à des valeurs de turbidité plus élevées que les stations situées hors bloom. L'identification et quantification des coccolithophores sur les patchs de SPM et de turbidité permettent de confirmer la forte corrélation entre SPM, turbidité et présence de coccolithophores. La bonne corrélation entre la turbidité et le nombre de cellules confirme encore la robustesse du signal

de turbidité pour suivre les blooms de coccolithophores en surface, mais également pour décrire la structure du bloom sur la colonne d'eau.

Des observations de coccolithophores ont été reportées dans la zone nord du Golfe de Gascogne en juin 2004 en montrant une forte abondance de cellules en surface ($> 8.10^6$ cellules.L⁻¹), et avec un maximum en sub-surface à 40 m de profondeur (Harlay et al., 2010). Ceci est cohérent avec les observations in situ de la campagne PELGAS 2016, où un maximum de sub-surface est observé à la fois dans l'abondance de cellules et dans le signal de turbidité (station 312). Sur l'ensemble des stations, les abondances restent cependant bien inférieures (d'un facteur 10) à ce qui a été observé pour le bloom de 2004. Cette différence peut être liée au fait que l'échantillonnage a été effectué entre le 21 et le 27 mai, dans la phase de déclin du bloom de coccolithophores. Il est à noter également que les images SPM précédant la campagne n'ont pas montré de fort bloom à cet endroit.

Le bloom de coccolithophores de 2016 se situe dans la même zone que les blooms observés en 2012 et 2015, celle-ci correspondant à la zone de la « Cold pool », région hydrologique décrite par Le Cann (1996). La campagne PELGAS 2016 confirme également les tendances hydrologiques observées sur la période 2012-2015 (Chapitre 4-1ère partie) pour les blooms de coccolithophores : un état de stratification plus faible correspondant à des profils de densité plus homogènes sur les stations à l'intérieur du bloom que sur la zone Coccolithe. Durant la campagne, la température de surface sur les stations de bloom est plus faible que la moyenne de la zone Coccolithe, et la salinité de surface est plus élevée. La structure verticale des blooms de coccolithophores, décrite par les profils de turbidité, montre une situation proche de celle de 2013, avec 50 % du signal de turbidité entre la surface et la MLD, et 50 % entre la MLD et le maximum de gradient de densité. La situation de stratification durant le bloom de 2016, avec l'observation in situ de cellules de coccolithophores en profondeur, confirme le signal profond observé en 2013 (cf Chapitre 4-2ème partie), et reste cohérent avec des observations de cellules de coccolithophores en profondeur, résultant du processus de sédimentation, dans des conditions peu stratifiées (Schiebel et al., 2011 ; Giraudeau et al., 2016).

Les blooms de coccolithophores sont généralement attribués à la présence de *Emiliana huxleyi* (Tyrell et Merico, 2004), notamment dans le Golfe de Gascogne (Morozov et al.,

2013). La campagne PELGAS 2016 montre cependant une population de coccolithophores relativement hétérogène dans le bloom, avec trois taxons dominants : *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa sp*, et *Syracosphaera molischii*. Bien que *Emiliana huxleyi* soit dominant sur certaines stations au milieu de bloom, la plus forte abondance correspond à *Syracosphaera molischii*. Cette hétérogénéité de la population de coccolithophores montre également que les images de SPM et la turbidité sont sensibles à la présence d'autres espèces de coccolithophores que *Emiliana huxleyi*.

Ces premiers résultats montrent la nécessité de s'intéresser de manière plus détaillée à la sensibilité de la méthode satellite (et de la turbidité) par rapport à la composition spécifique du peuplement de coccolithophoridés et au ratio coccosphères/coccolithes.

Chapitre 5

Sensibilité de la méthode satellite : avantages et limites

Le chapitre 4 a montré que le produit SPM satellite et les profils de turbidité in situ permettent de suivre les blooms de coccolithophores en surface et sur la colonne d'eau de façon cohérente. La campagne PELGAS 2016, présentée dans la deuxième partie du chapitre 4, s'appuie sur les données collectées de coccolithophores pour confirmer les observations du bloom par satellite et sur le signal de turbidité. Les données hydrologiques en 2016 confirment la tendance observée entre 2012 et 2015, avec des blooms favorisés par des conditions hydrologiques peu stratifiées, des températures plus faibles et une salinité plus élevée. Le signal de SPM satellite et la mesure de turbidité permettent de suivre les blooms de coccolithophores, mais quelle est la sensibilité de la méthode satellite face à l'abondance réelle de coccosphères et de coccolithes dans le milieu ? Telle est la question que nous allons aborder dans ce chapitre.

1. Introduction

Lors de la campagne PELGAS en mai 2016, des prélèvements ont été réalisés sur une zone identifiée comme un bloom à coccolithophoridés par les images SPM. Les profils de turbidité, ainsi que les dénombrements au microscope optique et électronique ont confirmé la présence de coccolithophores. Bien que les études avec des images satellite concernant la présence des coccolithophoridés dans l'océan mondial aient attribué la plus forte abondance à l'espèce *Emiliana huxleyi* (Tyrrell and Merico, 2004) ; la question de la sensibilité du signal satellite selon les espèces de coccolithophores et leur stade d'évolution reste à explorer.

Dans l'Atlantique Sud-Ouest, le plateau continental argentin est également une région très productive en blooms de coccolithophores visibles par leur forte réflectance (Brown and Yoder, 1994 ; Brown and Podesta, 1997 ; Tyrrell and Merico, 2004 ; Garcia et al., 2011), durant l'été austral. Cette zone est caractérisée par un plateau continental élargi au sud et étroit au nord, avec présence d'un talus et un fort gradient bathymétrique au-delà de 200m. La

méthode fuzzy utilisée sur la zone Nord-Est Atlantique (cf Chapitre 3) a été appliquée également à la zone du plateau argentin pour détecter et quantifier les blooms de coccolithophores. Les premières observations in situ de coccolithophores dans cette zone ont été décrites par Gayoso et al. (1998) et plus récemment, lors d'un bloom en janvier 2008 (Painter et al., 2010 ; Garcia et al., 2011 ; Poulton et al., 2013). Peu de travaux permettent d'attribuer la forte rétrodiffusion observée à des coccolithophores identifiés sur cette zone (Signorini et al., 2006). Cependant, des observations dans les sédiments du talus argentin ont montré une forte dominance d'*Emiliana huxleyi* (Boeckel et al., 2006). Cette dominance a également été observée lors du bloom de décembre 2008 (Garcia et al., 2011 ; Poulton et al., 2013). L'identification et le dénombrement de coccosphères et de coccolithes libres dans les campagnes du Golfe de Gascogne et de Patagonie, couplé aux images SPM (MODIS) nous permettra d'aborder les seuils de détectabilité des blooms par satellite en fonction : i) du rapport coccosphères/coccolithes présent dans l'eau, et ii) de leur composition spécifique.

2. Matériel et méthodes

2.1 Campagne PELGAS 2016

Pour la description de cette campagne, et l'acquisition des données, voir le chapitre 4.

Les images de SPM krigées ont permis de suivre jour par jour l'évolution du bloom de coccolithophores en temps réel. Des prélèvements, sur plusieurs radiales, ont été ciblés entre le 21 et le 26 mai 2016 sur la zone de bloom (Fig. 5.1).

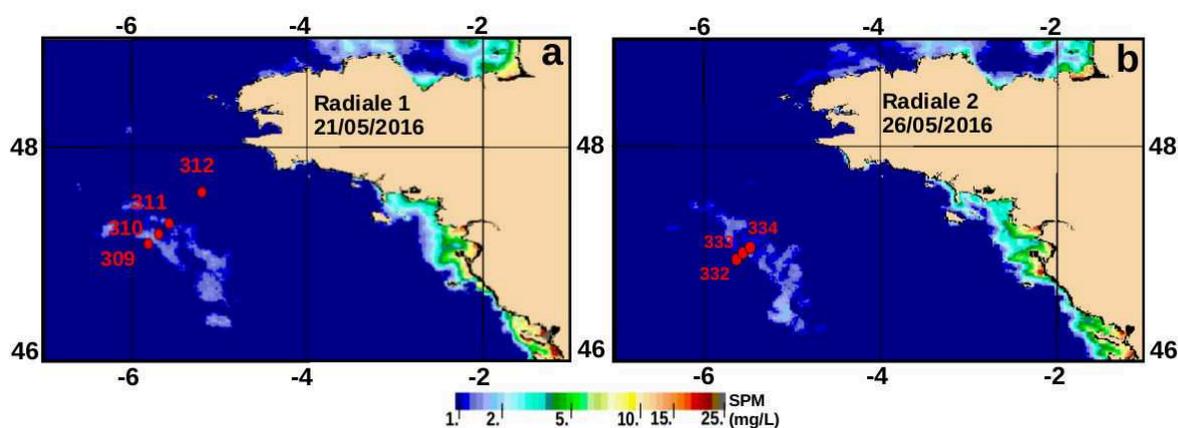


Fig. 5.1.

Images de SPM krigé du 21 et 26 mai et positions des stations échantillonnées sur 2 radiales pendant la campagne PELGAS 2016.

Les coccolithophores ont été dénombrés sur deux radiales traversant le bloom entre le bord du talus et le plateau continental (Fig. 5.1) : radiale R1 (stations 309, 310, 311, 312) et la radiale R2 (stations 332, 333, 334).

L'identification des espèces est réalisée au Microscope Electronique à Balayage (MEB) et les coccosphères et coccolithes sont dénombrés au microscope optique et au MEB (cf Chapitre 4).

2.2 Campagne MODYCOT 1998

Cette campagne s'est déroulée sur le plateau continental Atlantique français en avril 1998 (Fig. 5.2) lorsqu'un bloom de coccolithophoridés était présent. Elle est décrite en détail dans Lampert (2001) et Lampert et al. (2002).

Pour chaque point de prélèvement, des échantillons d'eau de mer préfiltrés à 200 µm fixés au Lugol (250 µL dans 100 mL d'échantillon) et au glutaraldéhyde (6 mL de glutaraldéhyde tamponné au cacodylate dans 300 mL d'échantillon) ont été stockés au frais et à l'ombre pour le dénombrement et l'identification des groupes phytoplanctoniques au microscope optique et l'identification au microscope électronique (MEB).

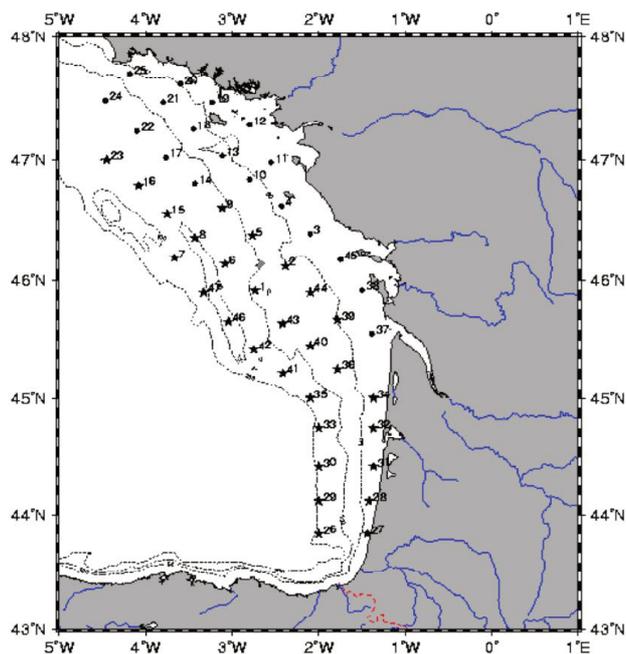


Fig. 5.2. Stations échantillonnées lors de la campagne MODYCOT 1998

2.3 Campagnes ARGAU 2 et ARGAU 3

Le plateau est bordé par un talus continental abrupt, dont la distance côte-talus varie entre 50 et 800 km. La zone du plateau patagonien est caractérisée par un courant s'écoulant vers le nord le long du talus, le courant des Malouines qui apporte des eaux froides et riches. La transition entre le courant froid des Malouines et les eaux du plateau continental est à l'origine d'une zone de front le long du talus (Carreto et al., 1995). Au nord de la zone du plateau patagonien, le courant froid des Malouines rencontre le courant chaud du Brésil formant une nouvelle zone de front (Acha et al., 2004 ; Saraceno et al., 2005). Ces fronts ainsi que l'ensemble du plateau argentin donnent les eaux parmi les plus productives du globe.

Le déroulement des campagnes ARGAU 2 et ARGAU 3, ainsi que les stations de prélèvements sont visibles en Fig. 5.14. La campagne ARGAU 2 concerne les observations effectuées entre le 31 janvier et le 26 mars 2002 et la campagne ARGAU 3 s'est déroulée entre le 7 et le 10 février 2003, en périodes post-bloom. Durant ces deux campagnes, des

dénombrements au MEB de coccosphères et de coccolithes ont pu être réalisés sur le plateau le long du talus.

2.4 Campagne TIC-MOC

La campagne TIC-MOC, qui a eu lieu sur le NO. Hespérides, a été organisée dans le cadre de l'ANR Calhis. Elle a parcouru le plateau argentin, du sud au nord, entre le 5 et le 25 mars 2015 (Fig. 5.3). Ces dates correspondent à la période post-bloom de coccolithophores dans cette région.

Pour quantifier les coccolithophores, des filtrations ont été menées sur une partie des stations en surface et en profondeur. Des dénombrements de coccosphères et coccolithes ont été réalisés en optique au MEB sur 10 stations. Des échantillons congelés ont été analysés par HPLC afin d'obtenir une matrice de pigments phytoplanctoniques selon la méthode de van Heukelem et Thomas (2001). Ces données pigmentaires permettent ensuite de quantifier la biomasse chlorophyllienne des classes algales par chémotaxonomie. La méthode CHEMTAX utilisée ici, est basée sur les rapports multi-pigmentaires permettant de discriminer la matrice algale, dont les coccolithophoridés (cf rapport Lampert, Perrot, Delmas, 2016).

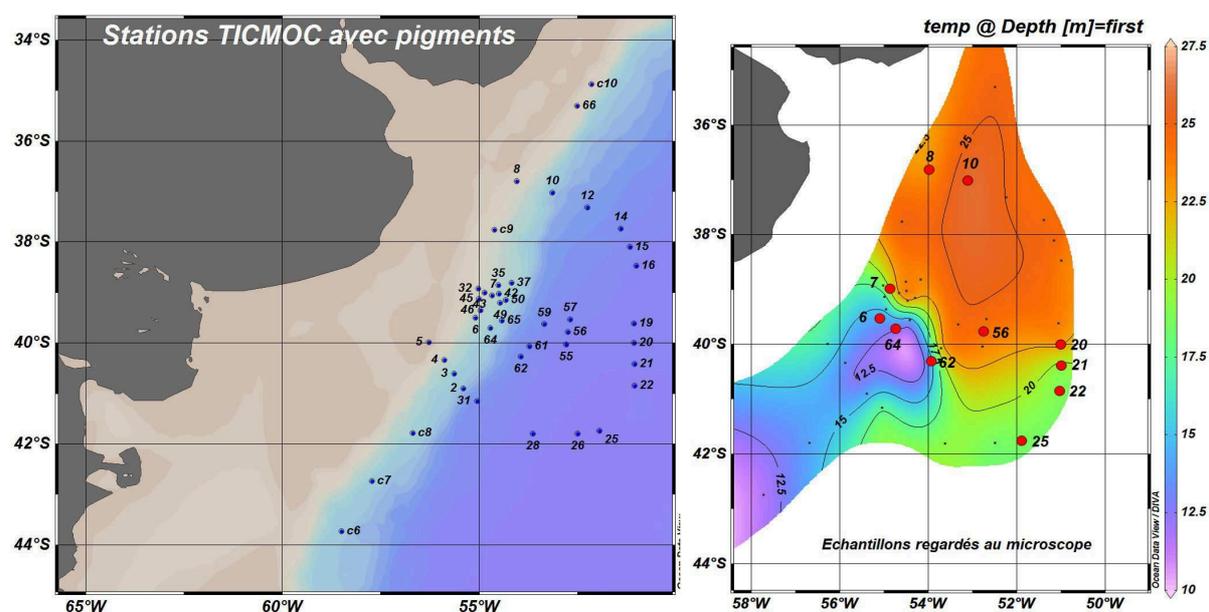


Fig. 5.3. Stations échantillonnées lors de la campagne TIC-MOC en mars 2015. A gauche : stations échantillonnées pour les analyses pigmentaires. A droite : stations avec

dénombrements de coccosphères sous fond de température de surface de l'eau.

Une sonde de fluorescence *in vivo* (fluoroprobe) a été alimentée avec de l'eau de surface sur le trajet et pendant la réalisation des stations. Ces données permettent également de repérer la présence de coccolithophores. Le fluoroprobe est une mesure de fluorescence permettant d'estimer la contribution relative à la biomasse chlorophyllienne de quatre classes phytoplanctoniques (haptophycées (*Phaeocystis* dans le logiciel du programme), diatomées, cyanobactéries et cryptophycées), à partir de leur signature spectrale. Leur signature spectrale est basée sur la réponse des pigments de chaque groupe phytoplanctonique à une excitation des diodes à 450, 525, 570 et 610 nm. Si les coccolithophores sont présents dans le milieu, ils sont détectés dans la classe haptophycées (*Phaeocystis*).

2.5 Données satellite

Pour les périodes couvrant les campagnes MODYCOT et PELGAS 2016 sur le Golfe de Gascogne, les SPM, ont été obtenues par krigeage du produit SPM de l'Ifremer (cf Chapitre 1).

La méthode fuzzy (cf Chapitre 2) a été appliquée à la zone du plateau argentin pour identifier et quantifier les blooms de coccolithophores *via* le même produit satellite SPM. Son application à cette région est illustrée dans la Fig. 5.4.

La méthode fuzzy est ensuite appliquée aux radiances journalières des images de la zone du plateau patagonien de 1998 à 2014, pour sélectionner et quantifier les pixels de SPM correspondants aux blooms de coccolithophores (cf Chapitre 1). La quantification journalière de ces pixels permet d'établir la variabilité interannuelle du nombre de pixels de coccolithophores (Fig. 5.5).

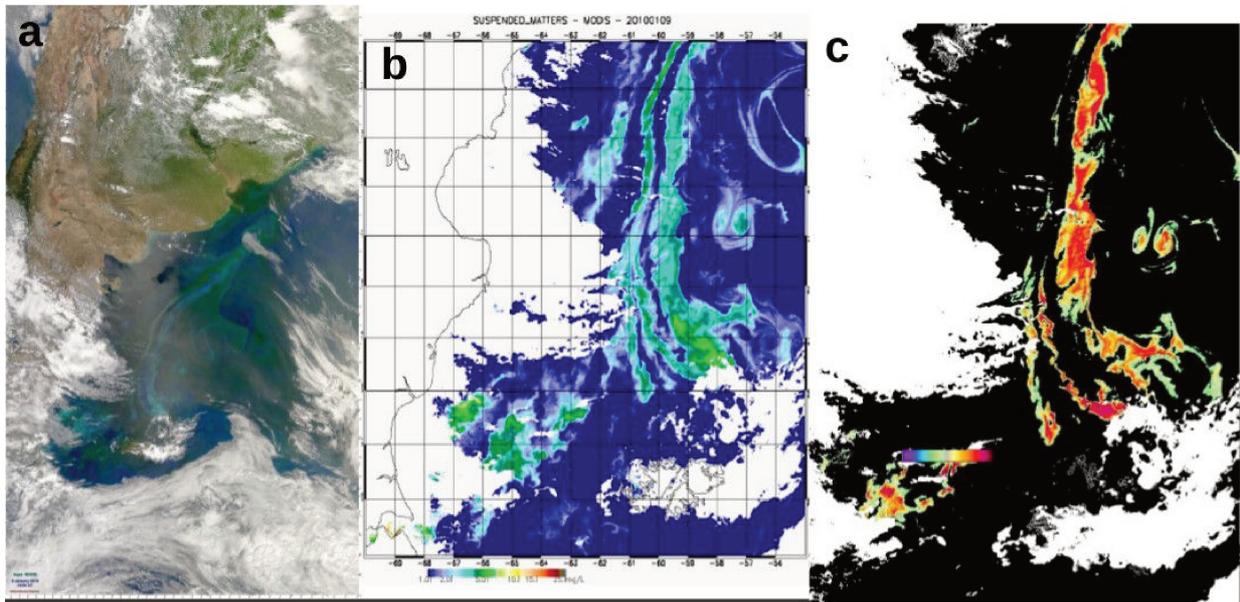


Fig. 5.4.

Le plateau patagonien du 9/01/2010 : a) Images MODIS en fausses couleurs ; b) Image SPM ; c) Indice fuzzy calculé.

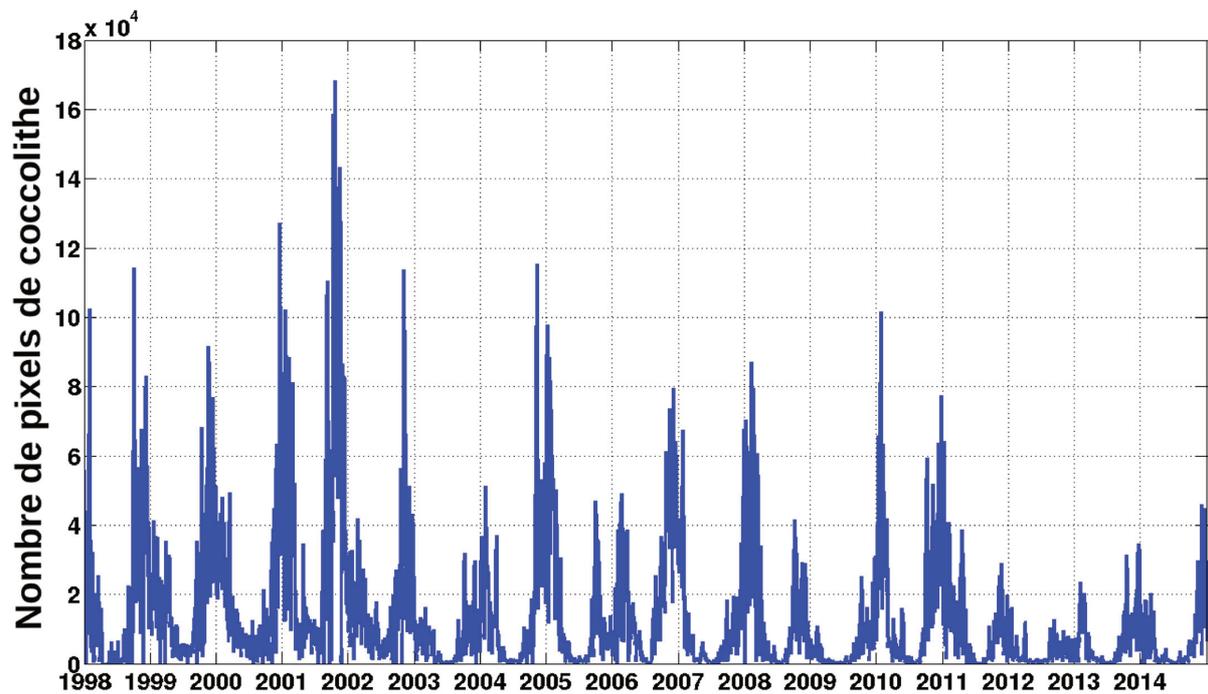


Fig. 5.5.

Variabilité interannuelle du nombre de pixels de coccolithes entre 1998 et 2014.

3. Résultats

3.1 MODYCOT 1998

En avril 1998, 47 stations ont été échantillonnées lors de la campagne MODYCOT entre le 22 et le 27 avril sur un bloom d'*Emiliana huxleyi* (Fig. 5.6) et des comptages de coccolithes et de coccolithophores ont été réalisés sur 33 échantillons au microscope optique. Nous allons comparer les SPM aux observations in situ des coccolithes et coccosphères.

La masse des coccolithes (CaCO_3) dépend du morphotype d'*Emiliana huxleyi* et peut varier entre 1.5 et 6.8 pg (CaCO_3) par coccolithe (Poulton et al., 2011). Elle a été estimée à 3.9 pg (CaCO_3) par Balch et al. (1996) et entre 2.3 et 4.6 pg (CaCO_3) par Young et Ziveri (2000). Si l'on fait l'hypothèse que la masse d'un coccolithe varie entre 5 ± 2 pg et que la masse moyenne d'une coccosphères est de 60 pg (Beaufort et al., 2011) ± 10 pg, la biomasse totale en calcite des coccolithes+coccosphères (nommée [cocco]) peut être estimée par l'équation (5.1) :

$$[\text{cocco}](\text{mgL}^{-1}) = (\text{coccospheres } \bar{m}_{\text{cocco}}) 1000 + (\text{coccolithes } \bar{m}_{\text{coccolithe}}) 1000 \quad (5.1)$$

avec *coccospheres* : le nombre de coccosphères observés dans les échantillons (par mL),
coccolithes : le nombre de coccolithes, m_{cocco} : la masse moyenne d'une coccosphère et
 $m_{\text{coccolithe}}$: la masse moyenne d'un coccolithe.

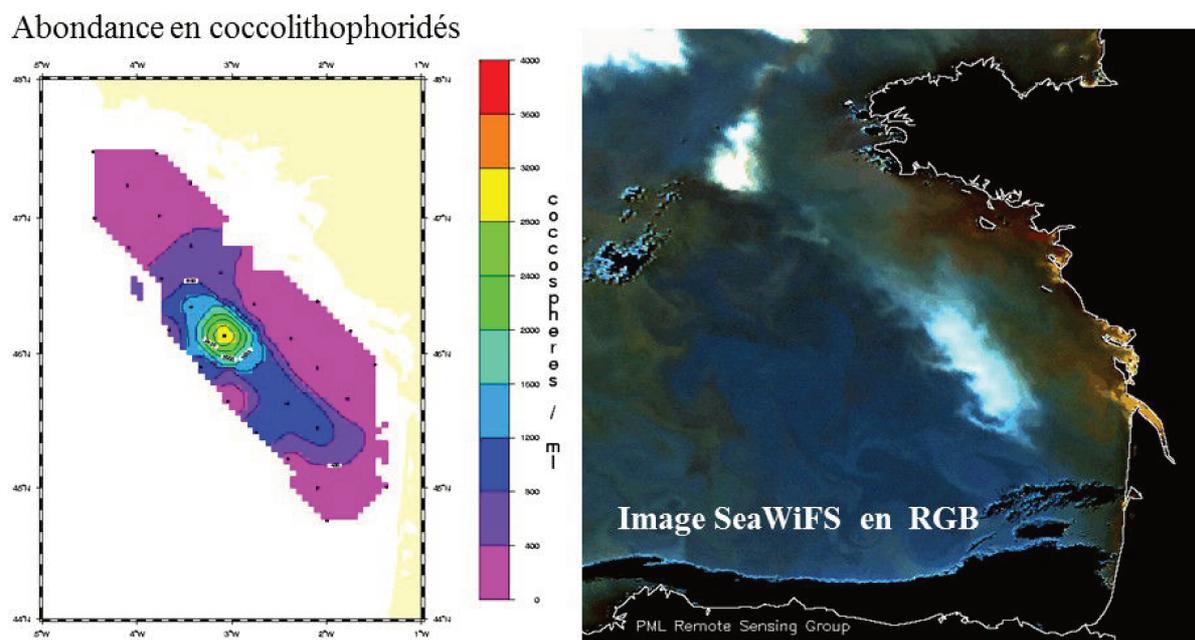


Fig. 5.6. Abondances en coccosphères et image en fausses couleurs RGB lors du bloom de coccolithophoridés en avril 1998 lors de la campagne MODYCOT.

Les masses (calculées en calcite) des coccosphères restent inférieures à celles des coccolithes pour toutes les stations entre le 23 et le 26 avril, ce qui suggère l'état avancé de la phase dissipative du bloom d'*Emiliana huxleyi*. Pour les huit stations, la concentration SPM est mieux corrélée aux données de coccolithes qu'aux données de coccosphères (Fig. 5.7d). Les concentrations en SPM et en coccosphères présentent un coefficient de détermination $R^2=0.85$ (ligne bleue sur la Fig. 5.7d), avec une relation significative (p -value=0.006) et une pente de 7.1. Les concentrations en SPM calculées à partir des coccolithes montrent une plus forte dépendance ($R^2=0.99$, p -value<0.001, ligne rouge sur la Fig. 5.7d) avec une pente de 3.4. Il faut noter également que pour quelques stations (6, 14 et 39), il y a un décalage temporel de deux jours entre la date des données in situ et celle de SPM dû à la couverture nuageuse. La comparaison reste cependant cohérente puisque le bloom est de longue durée et reste présent dans la zone jusqu'au 27 avril (cf Lampert et al., 2002). On note en Fig. 5.7c que la SPM satellite est de l'ordre du double de la masse totale des coccolithes et coccosphères, selon l'hypothèse moyenne faite sur les masses en 5.1, en cohérence avec les conclusions du chapitre 1.

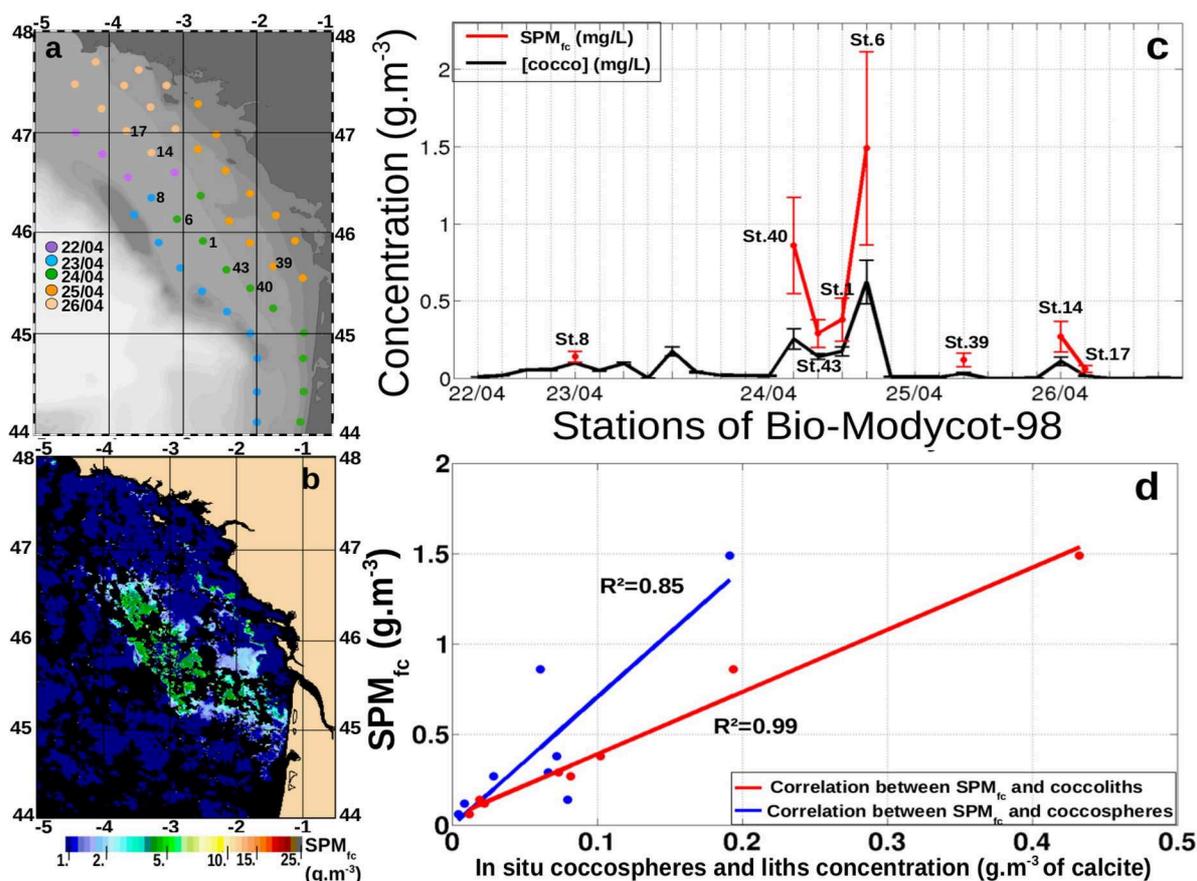


Fig. 5.7.

Concentration en SPM (g.m^{-3}) versus données in situ (coccolithes. mL^{-1} et coccosphères. mL^{-1}) en avril 1998 dans le Golfe de Gascogne : a) stations échantillonnées Modycot (22-27 avril) ; b) Concentration en SPM_{fc} des pixels de coccolithes ; c) Concentration en SPM des pixels sélectionnés pour les 8 stations (points rouges) entre le 22 et le 26 avril, concentration [cocco] (courbe noire) ; d) régression entre les concentrations de SPM (g.m^{-3}), de coccosphères ($p < 0.01$) et de coccolithes détachés (g.m^{-3} de calcite, $p < 0.001$).

3.2 PELGAS 2016

Espèces dominantes :

Une partie de la diversité de coccolithophores identifiés au MEB sur l'ensemble des stations est illustrée par la Fig. 5.8. *Emiliana huxleyi* (Fig. 5.8a), *Gephyrocapsa sp* (Fig. 5.8b) et *Syracosphaera molischii* (Fig. 5.8c) sont les 3 taxons dominants sur l'ensemble des

échantillons (Table 5.1), mais d'autres sont également présentes (cf Table 4B.1 Chapitre 4) : *Syracosphaera marginaporata* (stations 309, 310, 311, 333 et 334 en surface), *Calciopappus* sp. (stations 311, 312, 333), *Coccolithus pelagicus* (stations 309 et 333), *Ophiaster formosus* (stations 310, 311, 332, 333), *Anthosphaera fragaria* [= *Syracosphaera molischii* HOL] (station 334) et *Acanthoica quattrosipina* (station 333).

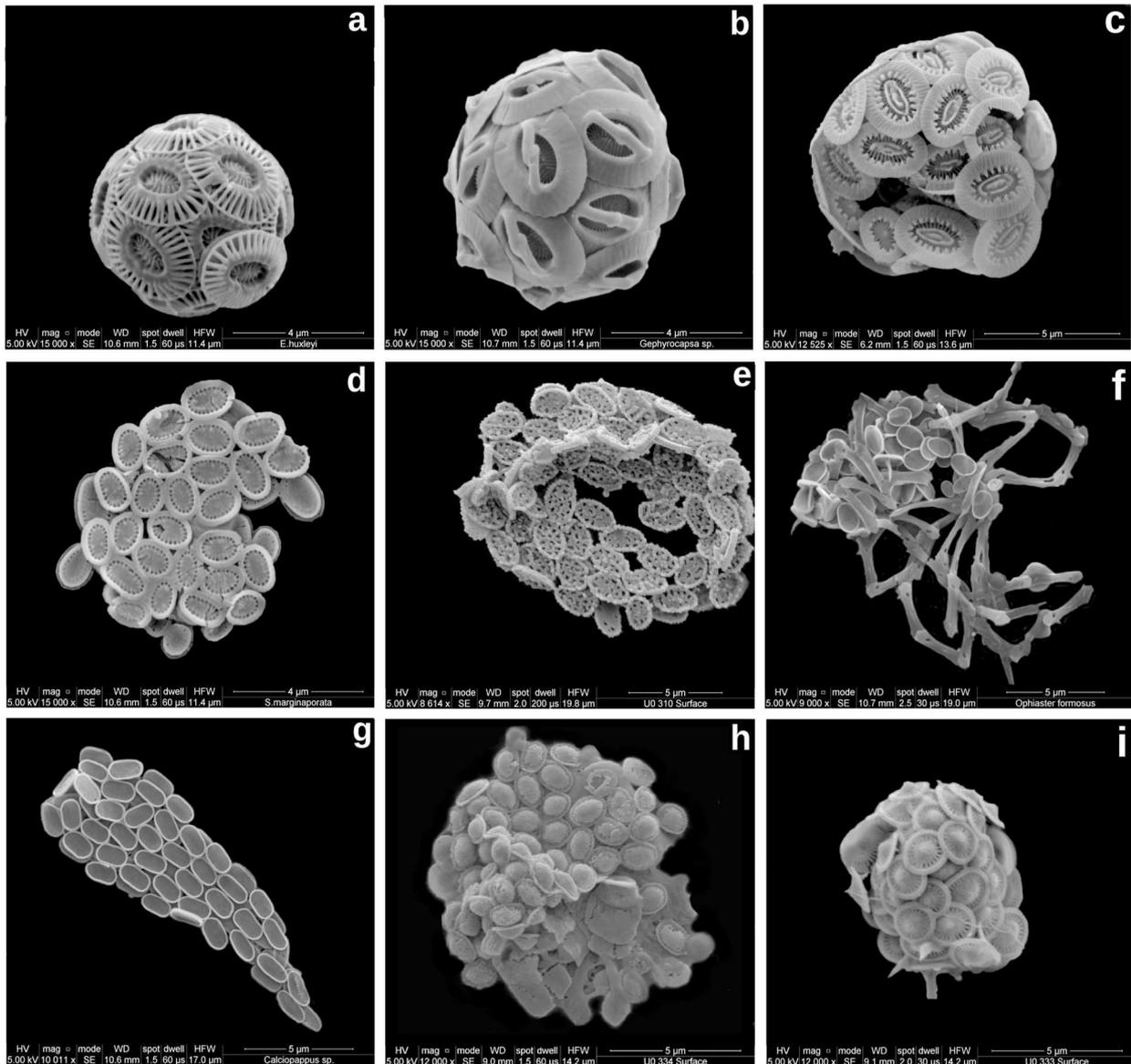


Fig. 5.8.

Images au MEB des espèces de coccolithophores identifiées durant la campagne PELGAS 2016 : a) *Emiliania huxleyi*, b) *Gephyrocapsa* sp., c) *Syracosphaera molischii*, d) *Syracosphaera marginaporata*, e) *Coccolithus pelagicus* HOL, f) *Ophiaster formosus*, g)

Calciopappus sp., h) *Anthosphaera fragaria* [*Syracosphaera molischii* HOL], i) *Acanthoica quattrosolina*.

Gephyrocapsa sp et *Emiliana huxleyi* dominent la population de coccolithophores à la station 332, puis *Syracosphaera molischii* aux stations 309, 3010, 333 et 334, alors qu'*Emiliana huxleyi* domine sur le plateau continental aux stations 311 et 312 (Fig. 5.1a). Du large vers le plateau continental, *Syracosphaera molischii* domine la population de coccolithophores en surface sur les deux premières stations situées au large et sur le talus (309 et 310).

Abondance en coccosphères et coccolithes :

Les abondances de coccosphères varient entre 25 800 L⁻¹ et 1 570 000 L⁻¹ (facteur x60) et les coccolithes entre 439 000 L⁻¹ et 9 440 000 L⁻¹ (facteur x21), ces derniers présentent donc une plus faible variabilité (Table 5.1 et Fig. 5.9). Les plus fortes abondances de coccosphères en surface sont présentes aux stations 310, 333 et 334 (> 700 000 L⁻¹), et le maximum de coccolithes est observé à la station 310. Les moyennes de coccosphères et de coccolithes en profondeur (10 à 25 m) sur les stations de la radiale R1 sont supérieures à celles de surface.

Stations	date	Coccosph.L ⁻¹	Lithes.L ⁻¹	Turbidité (NTU)	Espèces dominantes (MEB)
RADIALE R1					
St. 309 (surf.)	21/05	412 000	1 640 000	0.23	<i>Syracosphaera</i> > <i>Emiliana huxleyi</i> / <i>Gephyrocapsa</i> sp
St. 310 (surf.)	21/05	84 500	8 390 000	0.42	<i>Syracosphaera molischii</i> T2
St. 311 (surf.)	21/05	649 000	2 710 000	0.33	<i>Emiliana huxleyi</i> > <i>Syracosphaera molischii</i> T2
St. 312 (surf.)	22/05	41 200	439 000	0.2	<i>Emiliana huxleyi</i>
Moy. Surf R1→		296 675	3 294 750	0.30	
St. 310 (10m)	21/05	1 570 000	9 440 000	0.41	<i>Syracosphaera molischii</i> T2
St. 311 (10m)	21/05	659 000	3 190 000	0.36	<i>Emiliana huxleyi</i>
St. 312 (25m)	22/05	335 000	1 470 000	0.23	<i>Syracosphaera molischii</i> T2 + <i>Emiliana huxleyi</i>
Moy. prof R1→		854 667	4 700 000	0.33	
RADIALE R2					
St. 332 (surf.)	26/05	25 800	928 000	0.24	<i>Gephyrocapsa</i> sp (+ <i>Emiliana huxleyi</i>)
St. 333 (surf.)	26/05	766 000	4 450 000	0.37	<i>Syracosphaera</i> sp > <i>Emiliana huxleyi</i>
St. 334 (surf.)	27/05	876 000	3 620 000	0.33	<i>Syracosphaera molischii</i> T2 +HOL
Moy. Surf R2→		555 933	2 999 333	0.31	
Moy. Surf R1+R2→		407 786	3 168 143	0.30	

Table 5.1.

Stations des radiales R1 et R2 en surface (surf.) et au maximum de fluorescence (prof.) avec : dénombrement de coccosphères et de coccolithes (L⁻¹), turbidité (NTU) et dominance des

espèces de coccolithophores.

La corrélation entre coccosphères et coccolithes présente un coefficient de détermination élevée ($R^2=0.8$, Fig. 5.10). Pour les deux radiales, la turbidité est mieux corrélée aux abondances en coccolithes ($R^2=0.81$, Fig. 5.11b) qu'à celles en coccosphères ($R^2=0.74$, Fig. 5.11a). Les corrélations entre abondances de coccolithes et coccosphères sont moindre si l'on considère la SPM par rapport à la turbidité, avec des $R^2 < 0.50$ (Fig. 5.12).

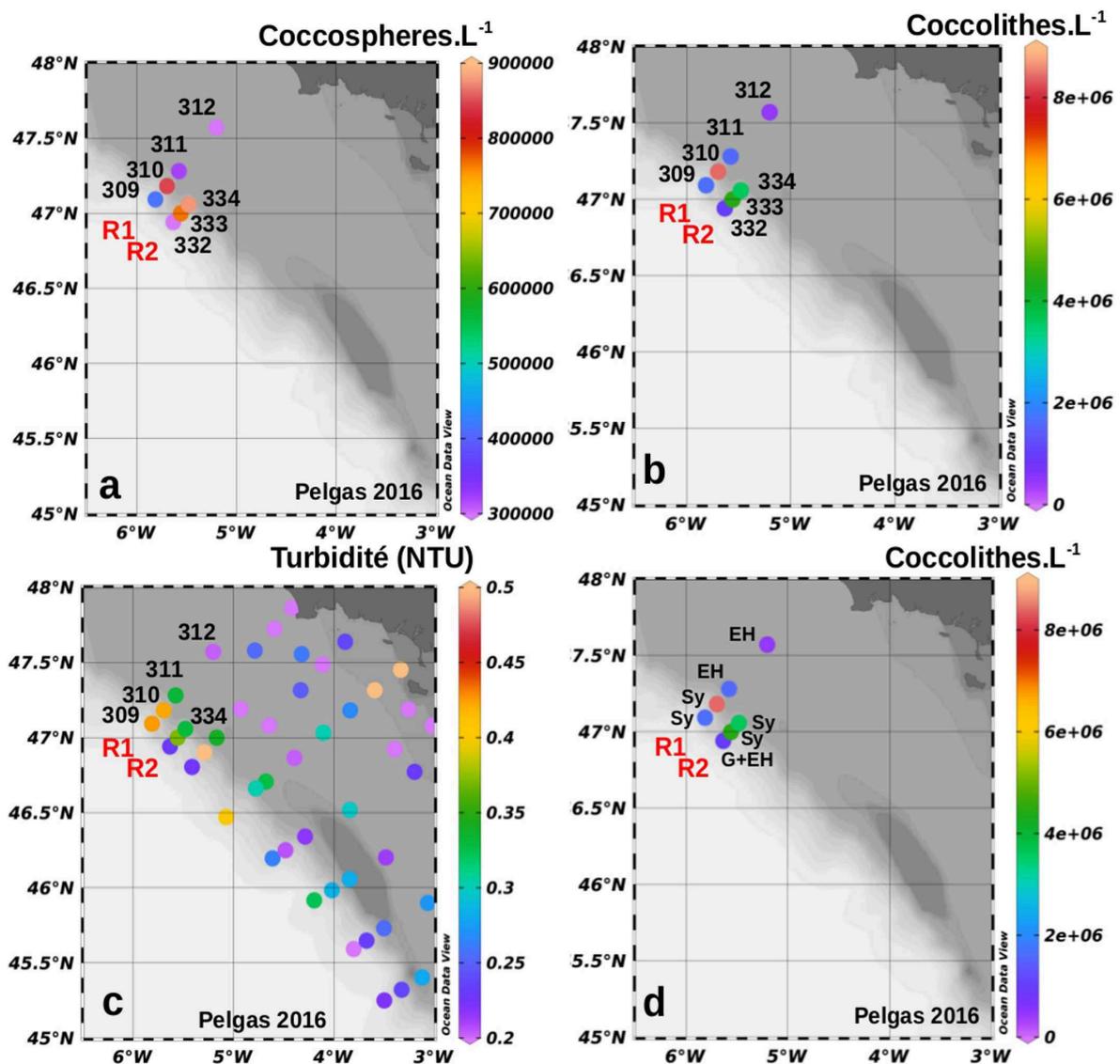


Fig. 5.9.

Concentration de surface de la campagne PELGAS 2016 pour les radiales R1 et R2 : a) en

coccosphères (L^{-1}) ; b) en coccolithes (L^{-1}) ; c) Turbidité (NTU) ; d) abondances en lithes. La barre de couleurs verticale présente l'échelle de dominance d'espèces de coccolithophores sur les stations (EH=*Emiliana huxleyi*, Sy=*Syracosphaera molischii*, G=*Gephyrocapsa sp.*).

Il est à noter également que les plus fortes valeurs de turbidité, aux stations 310, 333 et 334 en surface, présentent les plus fortes abondances de *Syracosphaera molischii*. Notamment à la station 310, située au milieu du bloom et atteignant les plus fortes valeurs de turbidité (0.42 NTU) et des abondances en coccolithes (8 390 000 L^{-1}). *Coccolithus pelagicus* a été observé uniquement sous sa forme d'holococcolithe (HOL), tandis que *Syracosphaera molischii*, dans la station 334, était présente sous sa forme d'hétérococcolithe et d'holococcolithe (*Anthosphaera fragaria*).

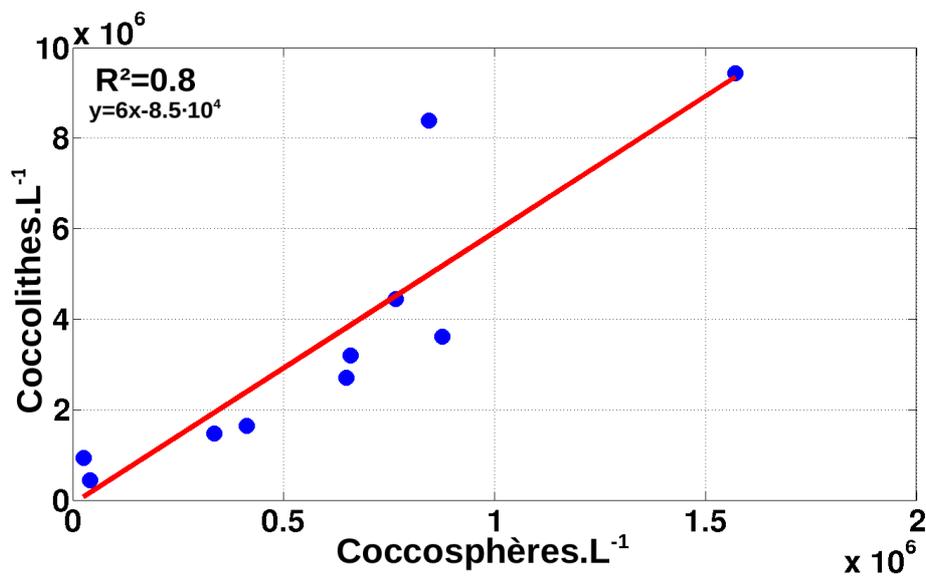


Fig. 5.10.

Corrélation entre coccosphères et coccolithes (R1+R2, surface et profondeur) lors de la campagne PELGAS 2016 ($p < 0.001$).

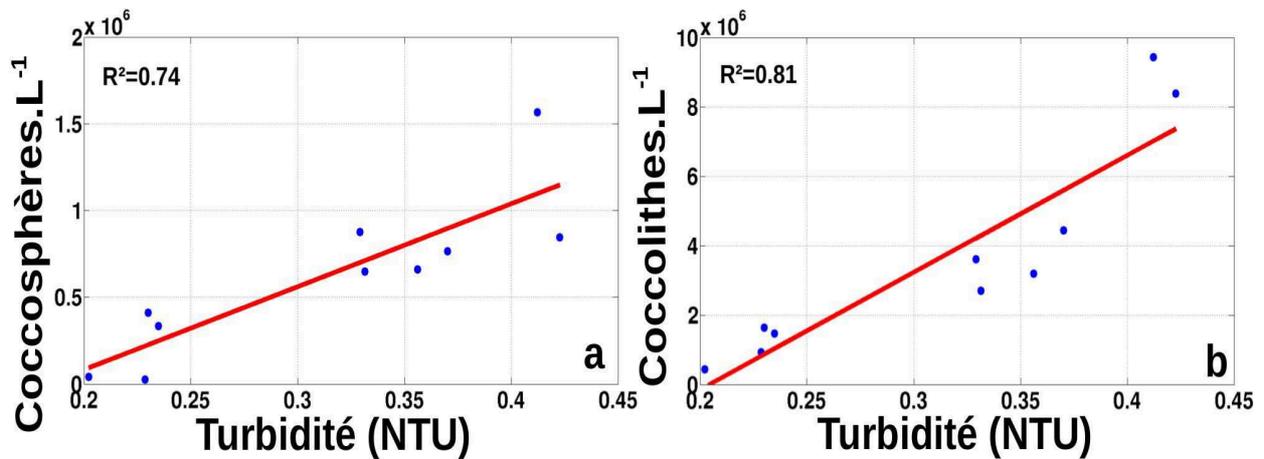


Fig. 5.11.

Campagne PELGAS 2016 : a) Abondances en coccosphères vs. turbidité in situ (NTU), $p < 0.001$ et b) abondances de coccolithes vs. turbidité des stations des radiales R1 et R2 (surface + profondeur), $p < 0.001$.

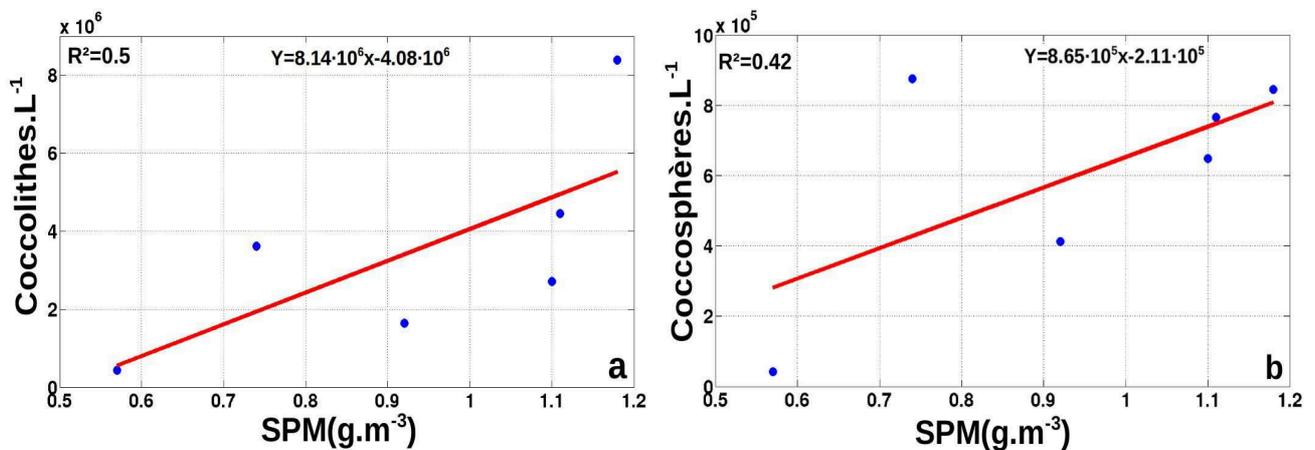


Fig. 5.12.

Campagne PELGAS 2016 : a) Abondances en coccolithes ($p=0.11$) et b) coccosphères vs. SPM des stations des radiales R1 et R2 (surface), $p=0.16$.

L'excellente correspondance entre la turbidité in situ et le nombre de coccolithes ou de coccosphères peut être étendue à la turbidité satellite du fait de la bonne relation entre les deux turbidités (Fig. 5.13).

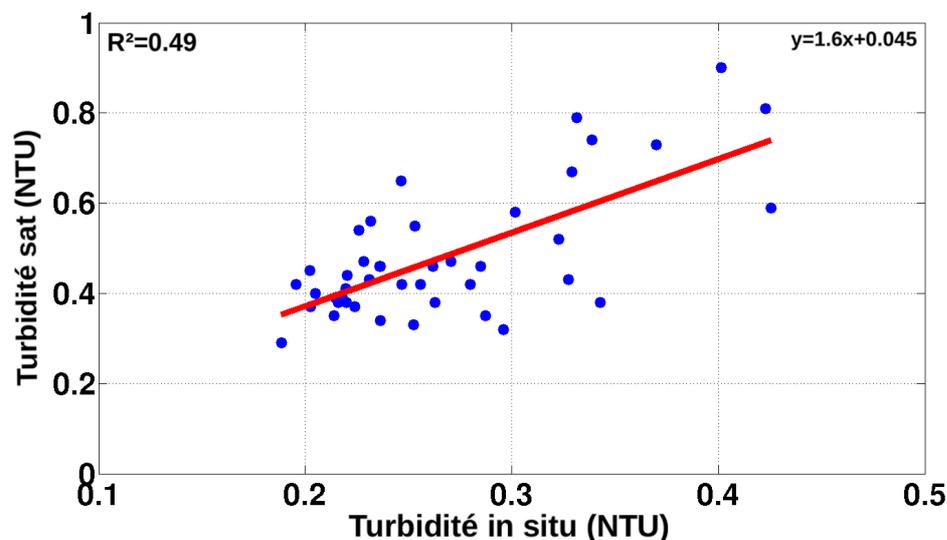


Fig. 5.13.

Campagne PELGAS 2016 : Turbidité satellite vs. Turbidité in situ dans la zone Coccolithe ($p < 0.001$).

3.3 ARGAU 2 et ARGAU 3

La distribution spatiale des abondances en coccolithes et coccosphères est présentée dans la Fig. 5.14.

ARGAU 2

La Fig. 5.15 montre une forte disparité dans la distribution des espèces de coccolithophores parmi les 29 stations d'ARGAU 2. Sur l'ensemble, *Emiliana huxleyi* ne domine la population des coccolithophores que sur 12 stations, et *Gephyrocapsa oceanica* est présent en majorité sur 11. Les fortes concentrations en coccosphères et en coccolithes observées dans la station 16 correspondent à 60 % de *Gephyrocapsa oceanica* et à 40 % d'autres groupes de coccolithophores, alors que les fortes concentrations observées en station 214 concernent à 90 % *Emiliana huxleyi* et 10 % *Gephyrocapsa oceanica*.

Les abondances en coccosphères restent globalement inférieures à $4 \cdot 10^4$ coccosphères.L⁻¹, sauf pour la station 16 (Fig. 5.16). A cette station, la concentration en SPM reste inférieure à 1 g.m⁻³, alors qu'elle dépasse 4 g.m⁻³ à la station 203, avec seulement 7400 coccosphères.L⁻¹.

Aux stations 6, 16, 20 et 214, où les abondances en coccosphères et coccolithes sont bien corrélées, *Emiliana huxleyi* est dominante ; sauf pour la station 16 où *Gephyrocapsa* spp. domine la population.

Seulement trois stations présentent des abondances en coccolithes supérieures à 1 000 000 coccolithes.L⁻¹ (stations 16, 203 et 214) et aucune ne dépasse les 2 000 000 coccolithes.L⁻¹.

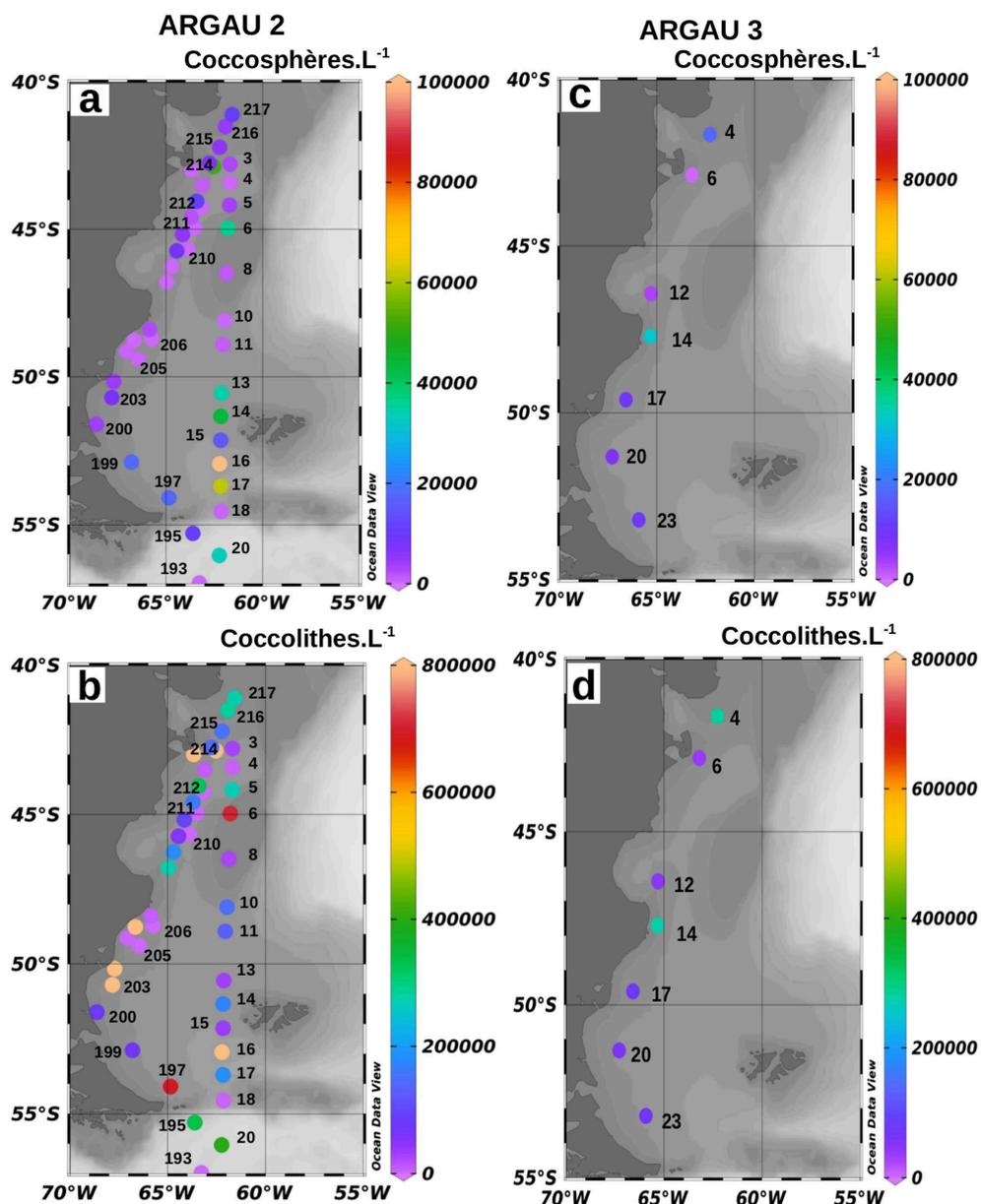


Fig. 5.14. Distribution spatiale des abondances en coccosphères et en coccolithes de la campagne a-b) ARGAU 2 (2002) et c-d) ARGAU 3 (2003).

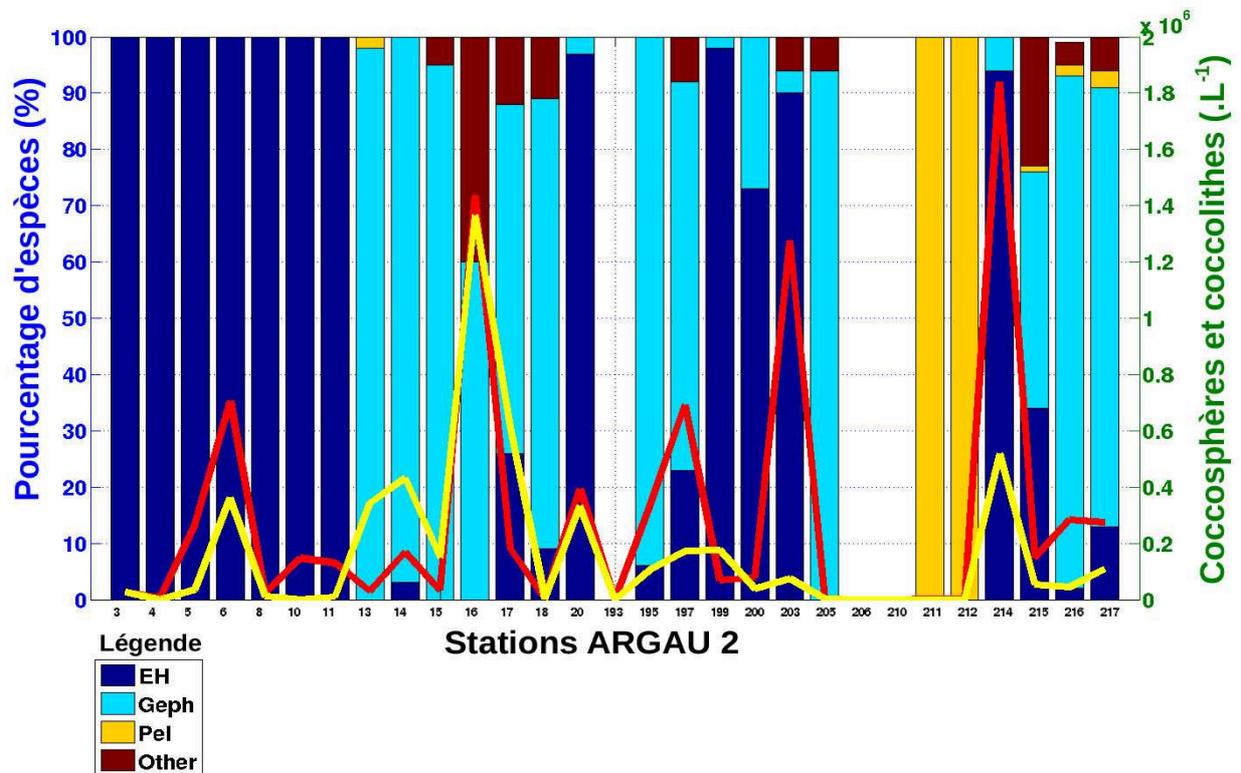


Fig. 5.15.

Pourcentage de 4 groupes de coccolithophores (EH : *Emiliana huxleyi* ; Geph : *Gephyrocapsa spp* ; Pel : *Coccolitus pelagicus* ; Other : Autres groupes) de la campagne ARGAU 2 et abondances de coccolithes (courbe rouge) et coccosphères (x10, courbe jaune) par station.

Les concentrations en SPM pour la campagne ARGAU 2 sont comparées aux abondances en coccosphères et en coccolithes (Fig. 5.17). Les coccolithes présentent une meilleure corrélation par rapport aux valeurs en SPM que les coccosphères, avec un coefficient de détermination de $R^2=0.79$ pour SPM-coccolithes et de $R^2=0.47$ pour SPM-coccosphères).

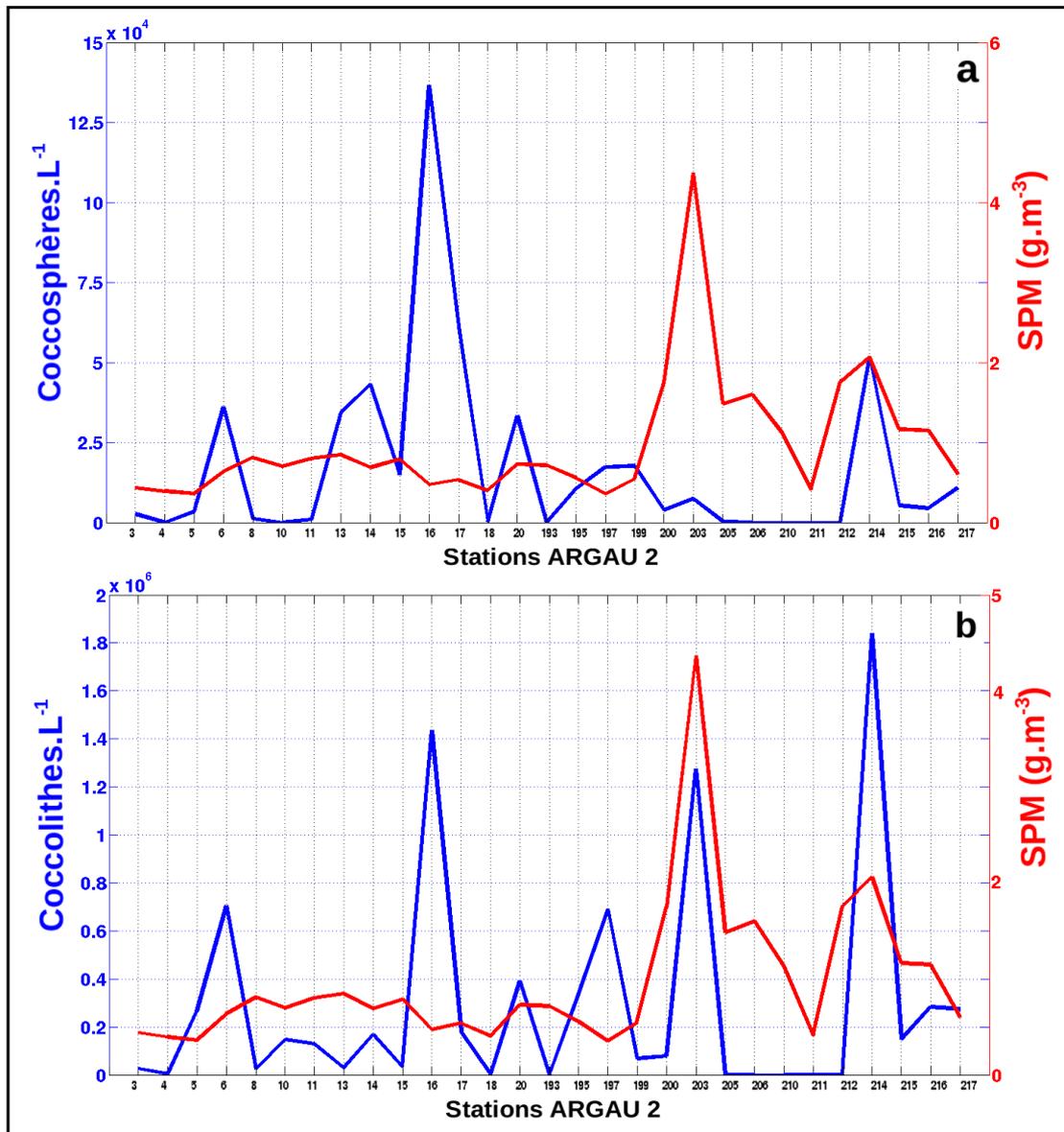


Fig. 5.16.

Concentrations entre SPM et abondances de : a) coccosphères et b) de coccolithes, durant la campagne ARGAU 2.

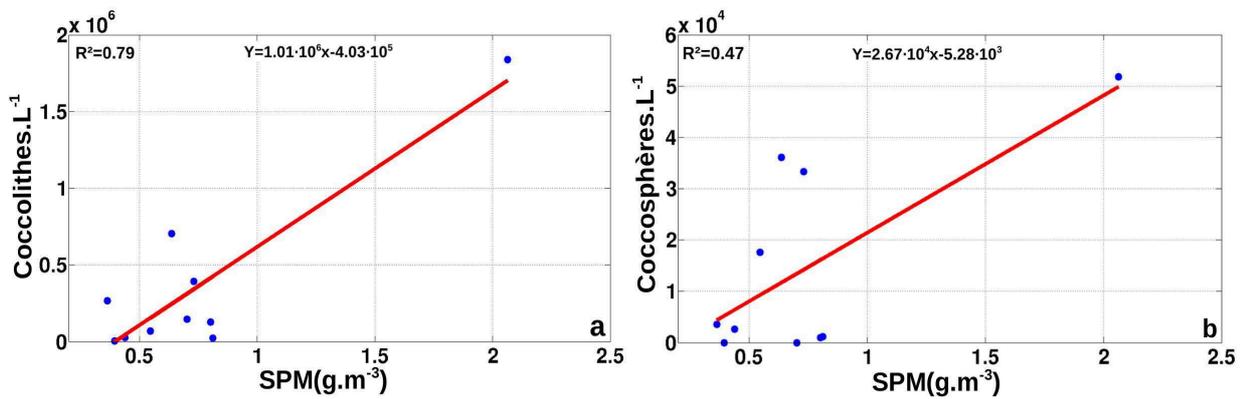


Fig. 5.17.

Corrélations entre SPM et abondances en coccolithes ($p < 0.001$) et coccosphères pour la campagne ARGAU 2 ($p = 0.03$).

ARGAU 3

Pour la campagne ARGAU 3, les dominances d'espèces et les abondances de coccolithophores et coccolithes sont présentées dans la Fig. 5.18. Sur les sept stations où des dénombrements ont été réalisés, nous constatons la dominance d'*Emiliana huxleyi* à 100 % sur 5 stations, ou avec un faible partage d'autres espèces (*Gephyrocapsa* spp.) sur les stations 4 et 23. Les abondances en coccolithes restent en-dessous de 300 000 coccolithes.L⁻¹, avec deux valeurs proches de ce seuil dans les stations 4 et 14. Les abondances en coccosphères suivent la même tendance que les coccolithes avec un rapport d'un facteur x10 en-dessous.

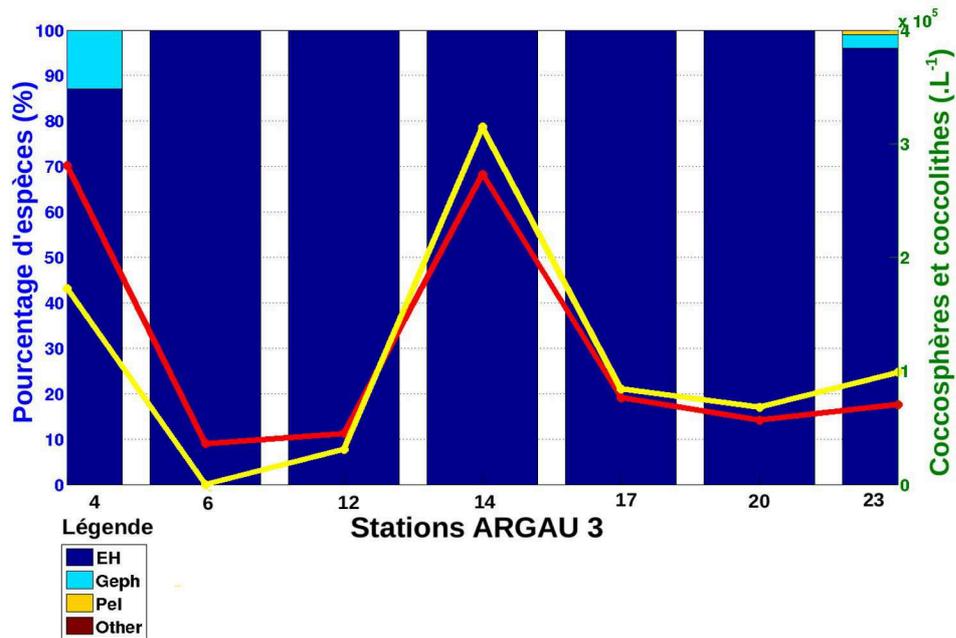


Fig. 5.18.

Pourcentage de 4 groupes de coccolithophores (EH : *Emiliana huxleyi* ; Geph : *Gephyrocapsa spp* ; Pel : *Coccolitus pelagicus* ; Other : Autres groupes) de la campagne ARGAU 3 et abondances de coccolithes (courbe rouge) et coccosphères (x10, courbe jaune) par station.

Les concentrations en SPM restent plus faibles que pour la campagne ARGAU 2, avec un maximum de 1.7 g.m^{-3} contre 4.4 g.m^{-3} pour ARGAU 2. Les variations de SPM suivent globalement celles des abondances en coccolithes et en coccosphères (Fig. 5.19), avec des corrélations respectivement de $R^2=0.7$ et $R^2=0.66$ (Fig. 5.20).

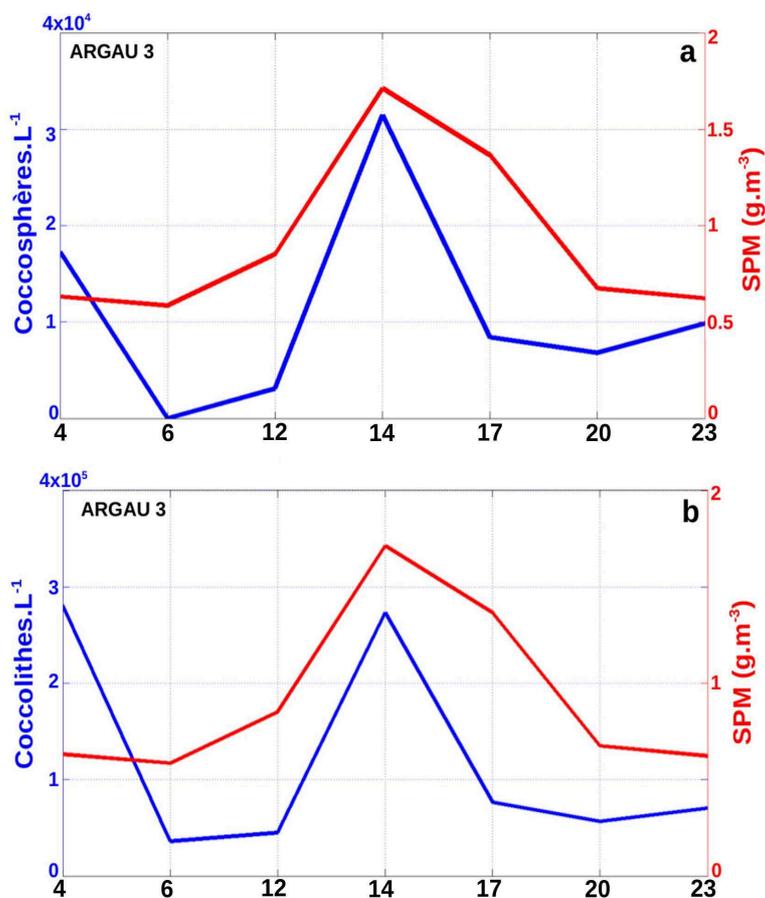


Fig. 5.19. Concentrations en SPM (g.m⁻³) durant la campagne ARGAU 3 et abondances de : a) coccosphères (L⁻¹) et b) coccolithes (L⁻¹) .

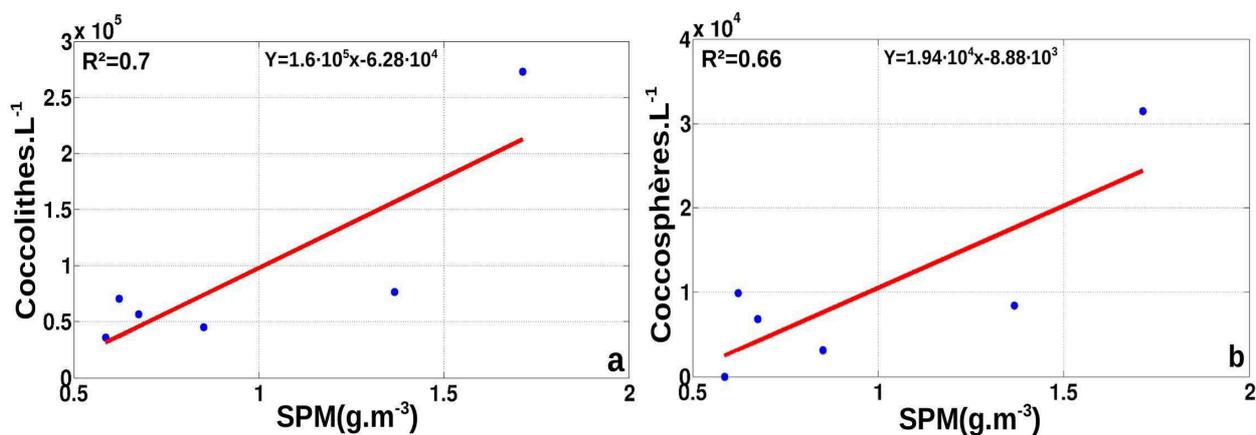


Fig. 5.20. Corrélations entre SPM et abondances en coccolithes (p=0.04) et coccosphères pour la campagne ARGAU 3 (p=0.05).

3.4 TIC-MOC

Images satellite SPM :

Pendant la campagne TIC-MOC, hormis un patch visible dans la partie Sud-Est où la concentration en SPM est supérieure à 2 g.m^{-3} , aucun signal de SPM correspondant à un bloom de coccolithophores n'a été mis en évidence durant ce mois de mars 2015.

Abondance en coccolithophoridés et concentrations en SPM :

Pour cette campagne, nous ne disposons que des dénombrements de coccosphères sur 10 stations (Fig. 5.3 et Fig. 5.21). Les abondances en coccosphères présentent un maximum de $560\,000 \text{ coccosphères.L}^{-1}$ à la station 22 et presque la même valeur à la station 25, avec un maximum de SPM (à 0.5 g.m^{-3}) à la station 25. Le coefficient de détermination pour ces deux paramètres est $R^2=0.43$.

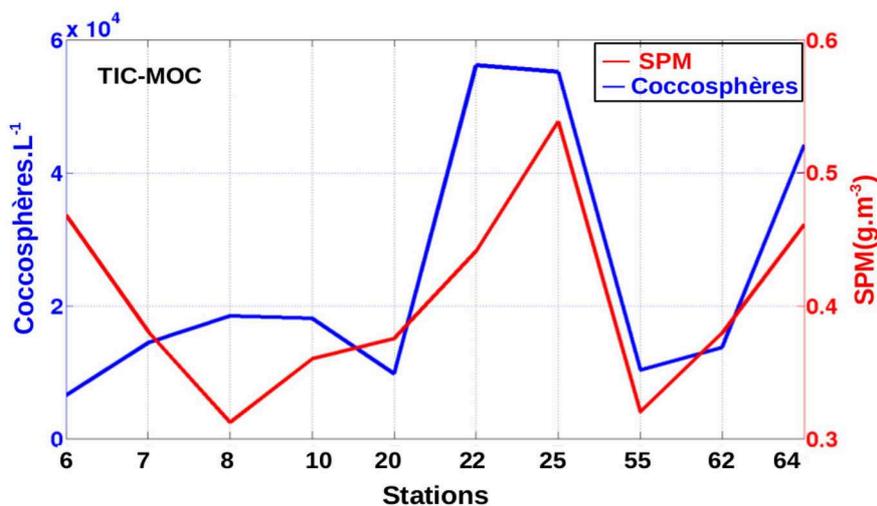


Fig. 5.21.

Concentrations entre SPM durant la campagne TIC-MOC et abondances de coccosphères.

Analyses par chémotaxonomie :

Une partie des résultats de l'analyse par HPLC et par chémotaxonomie est présentée en Fig. 5.22. La distribution spatiale du pigment 19HF, principalement présent dans le groupe des haptophycées, dont les coccolithophores font partie, est présentée en Fig. 5.22a. La classe des haptophycées du type 8 (coccolithophoridés) déterminée par chémotaxonomie est visible sur

la Fig. 5.22b. Les analyses pigmentaires confirment les fortes dominances de coccolithophores sur les stations et 46, 64 et 65 (Fig. 5.3).

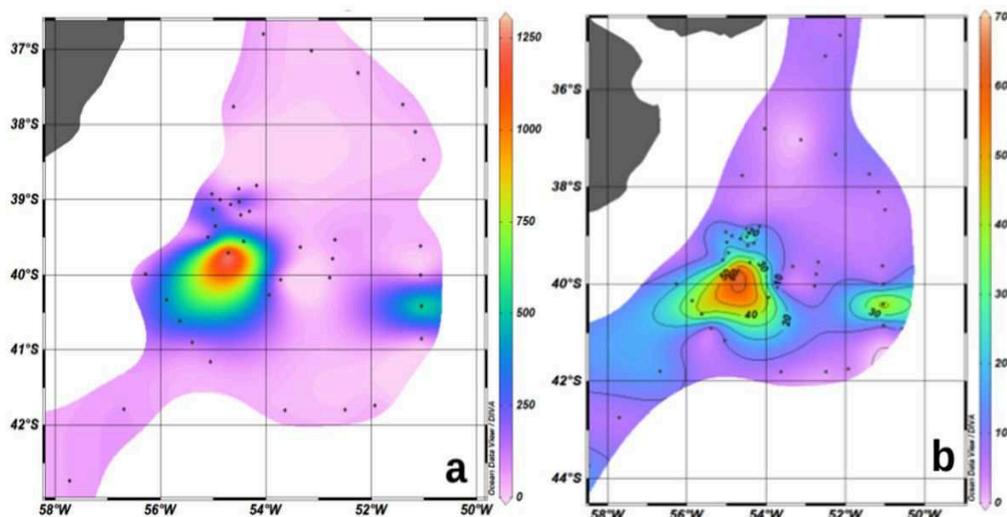


Fig. 5.22. a) Concentration du pigment 19'-Hexanoyloxyfucoxanthine (19HF) en ng.L^{-1} ; b) dominance de coccolithophoridés (%) sur le plateau patagonien durant la campagne TIC-MOC.

Fluoroprobe :

La contribution des différentes classes algales en surface, issue du fluoroprobe, est présentée pour deux transects (Fig. 5.22a-b). Le premier transect, réalisé entre le 17 et le 18 mars traverse un front sur la zone séparant le courant froid des Malouines du courant chaud du Brésil (Fig. 5.22b). L'enregistrement du fluoroprobe montre un changement de communauté phytoplanctonique, avec une contribution plus importante des diatomées sur la zone nord du front (Fig. 5.22a). Entre le 20 et le 21 mars, dans la zone sud du front, sur les stations où la signature pigmentaire a identifié des coccolithophores (Fig. 5.23), le signal de fluorescence est largement dominé par les coccolithophoridés (Phaeo dans la figure), avec une absence totale des autres classes, ce qui confirme les observations effectuées par les pigments.

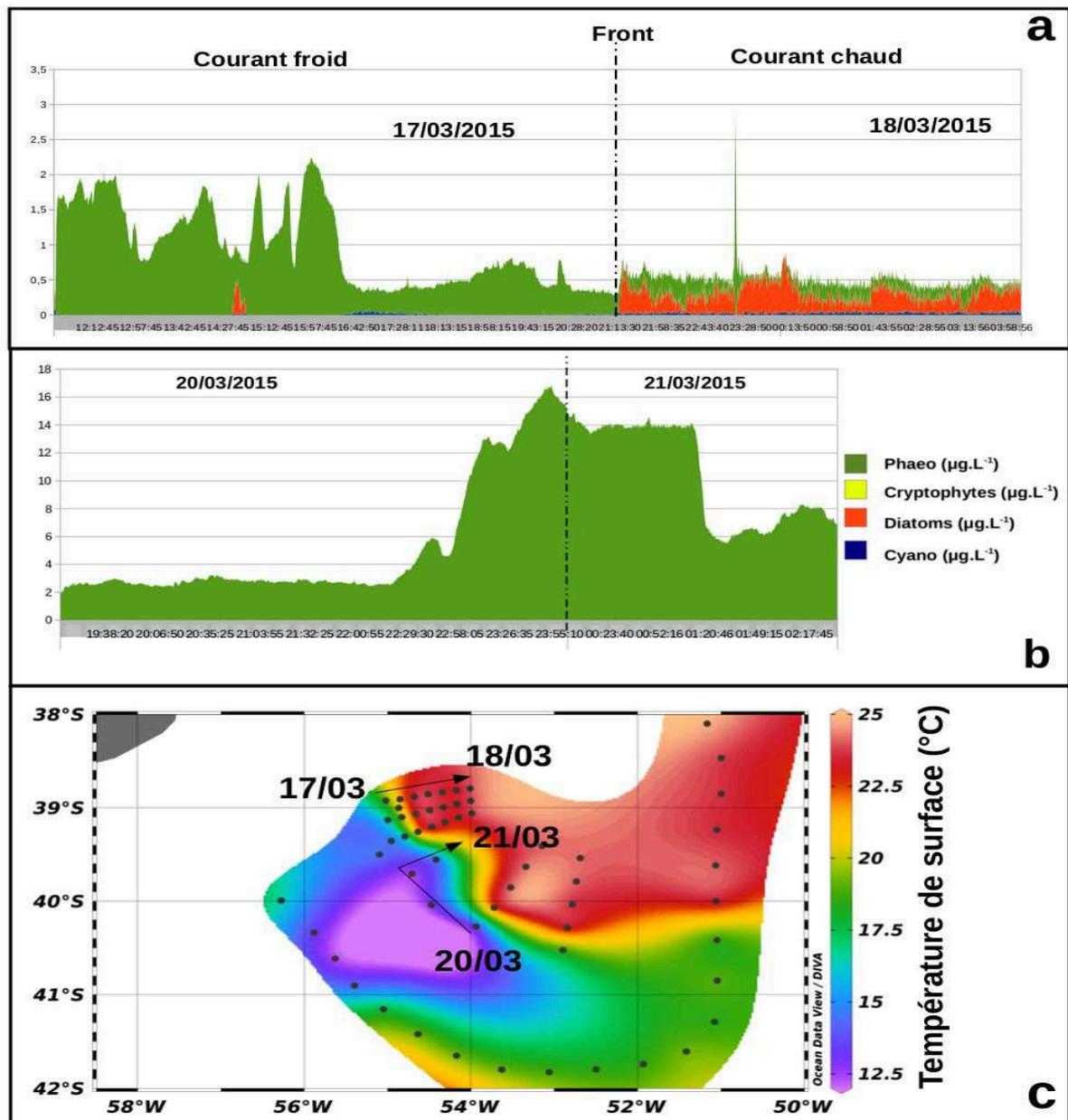


Fig. 5.23. Série temporelle de la contribution de quatre groupes phytoplanctoniques (coccolithophoridés [haptophycées-Phaeo], cryptophycées, diatomées, cyanophycées) au signal de fluorescence en flux continue issu du fluoroprobe de la campagne TIC-MOC entre : a) le 17 et le 18 mars 2015 et b) le 20 et le 21 mars 2015 ; c) Température de surface (°C) avec la trajectoire entre le 17 et le 18 mars et entre le 20 et 21 mars.

4. Discussion-Conclusion

Le signal satellite en SPM a montré sa capacité à quantifier les blooms à coccolithophoridés sur le plateau ouest européen (chapitres 3 et 4). L'application de la méthode fuzzy à la région du plateau patagonien montre la variabilité saisonnière de ces blooms (Fig. 5.5) et permet de confirmer leur présence régulière en période estivale entre les mois d'octobre et février, comme décrit par Signorini et al. (2006), avec des maximums atteints au mois de décembre.

Les caractéristiques intrinsèques de ces blooms sont cependant assez variables bien que jusqu'à présent, il a été considéré qu'ils sont en majorité dominés par l'espèce *Emiliana huxleyi* (Brown and Yoder, 1994 ; Tyrrell and Merico, 2004). Suite aux campagnes MODYCOT, (1998), PELGAS 2016, TIC-MOC (2015), ARGAU 2 (2002) et ARGAU 3 (2003), les identifications et dénombrements des espèces de coccolithophoridés réalisés ont permis de mettre en évidence leur diversité spécifique lors de ces blooms. Cette diversité va influencer leur capacité à rétrodiffuser la lumière vers l'espace ; ceci en fonction des populations présentes, mais également en fonction de leur cycle de vie, car toutes les espèces n'ont pas une phase dissipative avec expulsion massive de coccolithes libres. Même s'il y a phase dissipative, tous les coccolithes ne présentent pas la même capacité de rétrodiffusion, qui elle, est fonction de leur composition et de leur forme (Fig. 5.8). Le tableau se complique si l'on tient compte de la production, pour la même espèce, des hétérococcolithes (plus communs) et des holococcolithes, ces derniers étant beaucoup plus petits (Baumann et al., 2005). L'étude des seuils de sensibilité des capteurs embarqués n'est donc pas triviale et dépendra de ces facteurs.

Les abondances observées sur le Golfe de Gascogne sont plus élevées que celles rencontrées sur le plateau argentin (Table 5.2). Ceci est essentiellement dû au fait que les campagnes TIC-MOC et ARGAU ont été réalisées en dehors de la période de bloom. Ceci peut être mis à profit pour comparer les quantités de coccosphères et de coccolithes quand le signal satellite est faible ou absent des images SPM, et essayer d'estimer à partir de quelles abondances et pour quelles espèces nous pouvons

espérer obtenir une image en SPM correspondant à un bloom de coccolithophoridés.

campagne	date	capteur	stations echant.	coccosphères.L ⁻¹		coccolithes.L ⁻¹		SPM (g.m ⁻³)		
				min	max	min	max	min	max	dominance
MODYCOT	avril 1998	SeaWiFS	27	6 000	3 190 000	204 000	86 500 000	0,06	1,49	EH
PELGAS	mai 2016	MODIS	11	25 800	1 567 000	440 000	9 440 000	NC	NC	Sy+EH+Gy
TIC-MOC	mars 20015	MODIS	10	6 508	56 160	NC	NC	0,31	0,54	EH ?
ARGAU 2	Fev-mars 2002	MODIS	29	294	137 000	294	1 839 000	0,35	4,37	EH+Gy+Pel
ARGAU 3	fev 2003	MODIS	7	3 083	31 500	36 000	281 000	0,59	1,71	EH

Table 5.2. Synthèse des résultats d'abondances des campagnes étudiées (EH : *Emiliana huxleyi* ; Sy : *Syracosphaera molischii* ; Gy : *Gephyrocapsa spp* ; Pel : *Coccolithus pelagicus*).

La campagne PELGAS 2016, qui souligne la diversité taxonomique du bloom observé dans le Golfe de Gascogne, met en évidence une plus forte proportion du coccolithophore *Syracosphaera molischii* dans le cœur du bloom (Table 5.1). Pour cette espèce, le signal satellite est sensible aux abondances en coccosphères et en coccolithes, ce qui n'est pas le cas pour *Gephyrocapsa sp*. La sensibilité du signal satellite à la présence de *Syracosphaera molischii* pourrait provenir de la ressemblance des formes de coccosphères et de coccolithes à celles d'*Emiliana huxleyi*, mieux adaptées pour rétrodiffuser la lumière.

Pour les deux régions étudiées (plateau argentin et Golfe de Gascogne), le signal de SPM réagit mieux aux abondances en coccolithes qu'à celles des coccosphères (Table 5.3), ce qui est en accord avec les observations de Gordon et al. (2001) qui n'utilisent que les coccolithes libres dans l'évaluation de l'algorithme 3-bandes de la calcite.

	n	Lithes	sphères	Lit+Sph
MODYCOT	8	0.98	0.74	0.98
PELGAS 2016	6	0.50	0.42	0.50
ARGAU 2	10	0.79	0.47	0.78
ARGAU 3	6	0.70	0.66	0.69
TIC-MOC	10	NC	0.43	NC

Table 5.3. Synthèse des résultats des corrélations entre SPM satellite et abondances de coccolithes (Lithes), coccosphères (sphères) et de leur somme.

Si nous nous plaçons dans le contexte d'un opérateur (un « user » dans le langage de télédétection) qui dispose des images SPM distribués par l'Ifremer, nous constatons que l'échelle de SPM démarre à 1 g.m^{-3} sur les images au format PNG. Ce seuil a été fixé à ce niveau sur les images sorties en PNG (le seuil absolu réel des images est à 0.05 g.m^{-3}) car le bruit de fond de la méthode, dû aux variabilités des corrections atmosphériques, peut faire varier en pratique le signal SPM de base de 0.5 à 0.7 g.m^{-3} .

	n	Lithes	sphères	Lit+Sph
MODYCOT	8	5.50E+07	2.00E+06	6.00E+07
PELGAS 2016	6	4.00E+06	6.50E+05	6.00E+07
ARGAU 2	10	6.00E+05	2.50E+04	6.50E+05
ARGAU 3	6	1.00E+05	1.00E+04	1.00E+05
TIC-MOC	10	NC	Horsrange	NC

Table 5.4. Synthèse des valeurs en abondances en coccolithes et coccosphères constatées dans les régressions SPM-Abondances pour une valeur SPM= 1 g.m^{-3} .

Les valeurs d'abondance de coccolithes correspondantes à cette valeur de SPM= 1 g.m^{-3} sont présentées dans la Table 5.4 pour chacune des campagnes traitées. En considérant la somme de coccolithes+coccosphères, dans la dernière colonne, nous n'observons pas de fortes différences. On peut noter également qu'en décembre 2008, des observations in situ d'*Emiliana huxleyi* ont été réalisées sur le plateau patagonien en traversant un bloom de coccolithophores avec des concentrations supérieures à $1 \cdot 10^6 \text{ coccolithes.L}^{-1}$ (Painter et al., 2010 ; Poulton et al., 2013). Les niveaux de SPM sont corrélés dans ce cas aux abondances de coccolithes avec un

$R^2=0.6$ et la valeur de $SPM=1 \text{ g.m}^{-3}$ correspond à un niveau de $9 \cdot 10^6$ coccolithes. L^{-1} , dans le même ordre de grandeur et entre les seuils observés pour MODYCOT et PELGAS 2016. Il est cependant à noter que les observations réalisées en décembre 2008 ont mis en évidence des morphotypes B/C d'*Emiliana huxleyi*, correspondant à des cellules sous-calcifiées (Poulton et al., 2011 ; Poulton et al., 2013).

Pour toutes les observations de ces campagnes, ce sont bien les coccolithes libres qui conditionnent l'essentiel du signal retrodiffusé. Nous pourrions également faire cette comparaison en turbidité, avec une turbidité satellite minimale en terme de significativité d'environ 0.35 NTU, soit 0.7 g.m^{-3} .

Mais le fait de ne pas avoir de signal SPM ou de turbidité visible dans une image quotidienne ne veut pas dire qu'il n'y a pas de coccolithophoridés présents dans la masse d'eau. Premièrement, il s'agit des espèces distribuées sur toutes les eaux du globe, qui peuvent se trouver en fortes abondances mais sous une forme difficilement détectable par les capteurs satellite (formes nues ou holococcolithes). Sur le plateau argentin nous observons la présence des coccolithophoridés par chémotaxonomie, fluorimétrie *in vivo* (fluoroprobe) et par imagerie (MEB), mais les images SPM correspondent à un signal très faible. Ceci est confirmé pour les campagnes ARGAU 2 et ARGAU 3, où les valeurs d'abondance sont restées très basses. En effet, pour une valeur de $SPM=1 \text{ g.m}^{-3}$ nous obtenons une abondance maximale de 600 000 coccolithes. L^{-1} (Table 5.4, Fig. 5.16 et 5.19).

Dans le Golfe de Gascogne, les blooms ont été bien identifiés et les abondances observées plus fortes (cf Table 5.2). Pour les campagnes MODYCOT et PELGAS 2016, nous obtenons pour une valeur de $SPM=1 \text{ g.m}^{-3}$ des abondances respectivement de $50 \cdot 10^6$ et $4 \cdot 10^6$ coccolithes. L^{-1} , soit une différence d'un facteur x10. Les différences dans la composition spécifique de ces blooms pourrait en être la cause. Lors de la campagne MODYCOT nous avons constaté un bloom dominé par *Emiliana huxleyi*, tandis que pour PELGAS 2016 nous avons une forte diversité de coccolithophores. Un plus grand échantillonnage pour les dénombrements serait nécessaire pour conclure à cette hypothèse.

Nous avons également conclu aux meilleures corrélations Turbidité/Abondances que pour le couple SPM/Abondances. La mesure de la turbidité par satellite, moins axée sur la biomasse que les produits SPM et PIC, pourrait alors constituer une voie intéressante pour le suivi des bloom de coccolithophoridés.

Comment en effet interpréter un signal de bloom de coccolithophoridés sur une image SPM ou de Calcite ? Les résultats de nos campagnes, mais aussi celles exposées dans la littérature, montrent à quel point nous aurons du mal à déduire la quantité réelle de matière Calcite-SPM, ou l'abondance des cellules, de la rétrodiffusion quand on sait à quel point le signal identifié peut varier avec l'espèce présente ou dominante, leur cycle de vie (haploïde-diploïde) ou leur morphotype (holococcolithe-hétérococcolithe).

Dans le contexte de changement climatique, les modifications possibles de la composition taxonomique des communautés de coccolithophores pourraient ainsi impacter la rétrodiffusion du signal, et donc biaiser la quantification des blooms de coccolithophores et son interprétation. Afin de suivre leur évolution, notamment dans le Golfe de Gascogne, où les campagnes PELGAS ont lieu chaque année, un suivi des dénombrements de coccolithophores en parallèle de la quantification des blooms *via* le signal de SPM ou de turbidité permettrait de renforcer l'estimation de la sensibilité de la méthode satellite aux blooms de coccolithophores.

Discussion générale

La mise en place de l'algorithme « Calcite » par la NASA (également appelé PIC [Carbone Inorganique Particulaire]) a permis, depuis le lancement de SeaWiFS en 1997, d'identifier et de quantifier les blooms de coccolithophoridés au niveau global (Gordon et al. 2001, Balch et al., 2005). L'utilisation de l'algorithme à deux bandes de Balch (443 et 555 nm) bascule à celui de trois bandes (670, 750, et 870 nm) quand les concentrations en PIC augmentent. Son utilisation présente cependant quelques inconvénients. Le passage de l'utilisation d'une LUT (look-up table), avec plusieurs sorties dans le premier algorithme, pour les faibles concentrations, vers un second algorithme pour les fortes concentrations, produit un raccordement instable entre les bandes. D'autre part, la méthode reste basée sur les caractéristiques de la seule espèce *Emiliana huxleyi*. Si des changements dans les propriétés de cette espèce (acidification des océans), ou des changements dans les proportions des espèces dominantes dans les blooms devaient arriver dans le futur, il serait plus difficile de retrouver les bons niveaux.

La méthode Ifremer de son côté propose des estimations des concentrations en chlorophylle-*a* (Gohin et al., 2002) et en SPM dans les zones côtières et turbides en se basant sur les niveaux de radiances (nLw) à 555 et 670 nm pour ces dernières (Gohin et al., 2005, 2011). Largement utilisé par la communauté des modélisateurs en biogéochimie marine du plateau nord-ouest européen, nous avons choisi d'utiliser cet algorithme dans le but de l'évaluer sur un certain type de particule, mais somme toute assez simple, afin de l'améliorer et de mieux connaître ses limites. Contrairement à l'algorithme Calcite, qui n'est pas ajustable, il est envisageable dans l'algorithme SPM de modifier le coefficient de rétrodiffusion des particules rapporté à leur masse (b_b^*) pour l'adapter aux coccolithes et coccosphères. Les coccolithes, sont des particules minérales qui présentent des coefficients b_b^* plus élevés que ceux des matières en suspension couramment observées en mer ; ce qui donne des valeurs en SPM supérieures à celles de la Calcite dans les cas étudiés. Toutefois, les corrélations entre les deux produits reste très élevées ; ce qui conforte la robustesse des deux méthodes, tout en laissant la possibilité d'amélioration. En effet, il apparaît clairement qu'à partir de la bonne linéarité de la relation entre les concentrations en SPM(555), en SPM(670) et la concentration en PIC, une

modification de l'algorithme SPM (avec suppression de la commutation ou un déplacement de celle-ci à de plus fortes valeurs), et une augmentation du coefficient de rétrodiffusion spécifique à la masse pourrait conduire à une estimation de SPM spécifiques aux blooms de coccolithophores similaire aux estimations de l'algorithme de PIC.

Les chapitres 1 et 2 de cette thèse ont été soumis sous forme de publication scientifique dans la revue «Ocean Science». Elle a été refusée sur l'argument de « pourquoi utiliser un nouveau produit, tel que les SPM Ifremer, quand le produit Calcite NASA est disponible ? » On peut comprendre cet argument mais est-il aussi raisonnable de ne pas voir que les coccolithes sont des particules comme les autres et que les progrès méthodologiques faits dans l'estimation des contenus en particules sur le plateau continental, et pas seulement dans le cadre Ifremer, pourraient servir aussi pour les coccolithes et réciproquement ? En outre, nous n'aurions pas pu utiliser l'algorithme Calcite, car depuis juillet 2015, les résultats fournis par la NASA présentent un défaut de traitement (les valeurs élevées ne sont pas considérées). Nous avons été les premiers à signaler le problème à la NASA, car il est très difficile de se rendre compte de ce type d'erreur pour un utilisateur non spécialiste. Ainsi, des mois durant, tous ces résultats biaisés vers le bas ont été récupérés par les utilisateurs du monde entier sur le site de la NASA (depuis le reprocessing MODIS R2014 de juin 2015).

Le produit SPM n'est pas à l'abri d'un problème de ce type, mais il serait plus rapidement repérable du fait du nombre d'utilisateurs quotidiens. Par ailleurs, ce type de problème est facilement repérable par simple contrôle visuel de routine du fait que la SPM est fortement contrainte par les tempêtes et la marée (exemple du centre de la Manche, Rivier et al., 2011 ; Gohin et al., 2015).

Des comparaisons entre SPM et turbidité in situ, pour les années productives et non productives en blooms à coccolithes, nous retenons qu'il existe de très fortes corrélations ($R^2 > 0.6$). Le signal de SPM satellite reflète en fait la turbidité car ces deux paramètres environnementaux sont reliés fortement à la rétrodiffusion des particules (Jafar-Sidik et al., soumis). C'est en particulier vrai pour la turbidité satellite issue de la SPM non-algale et de la chlorophylle suivant la méthode Ifremer (Gohin, 2011) qui est très proche en absolu de la turbidité observée lors des campagnes PELGAS (à partir de 2012 un turbidimètre OBS était systématiquement mis en œuvre). Il faut également ajouter que ces deux paramètres sont

basés sur des mesures optiques, ce qui n'est pas le cas pour les SPM in situ, analysées par gravimétrie.

Mais comment faire pour déterminer si les valeurs de SPM obtenues correspondent à des coccolithophoridés, à des remises en suspension ou des développement d'autres espèces phytoplanctoniques ? Pour répondre à cette question, nous avons adapté la méthode « fuzzy » déjà appliquée aux données de la Couler de l'Eau par Moore et al. (2012), aux radiances de la zone Nord-Est Atlantique pour filtrer les images sur les coccolithophoridés. Cette méthode réalise un premier tri des pixels SPM, en écartant ceux des mois, où des tempêtes saisonnières peuvent remettre en suspension les sédiments, et en analysant la concentration en Chl-a. Sachant que les coccolithophoridés, et à plus forte raison les coccolithes seuls, présentent de très faibles valeurs en Chl-a, tout signal de SPM avec des fortes concentrations en Chl-a est écarté. Une fois les pixels sélectionnées, une base de données spectrales des pixels avec coccolithes est générée. Ceci permet de quantifier le bloom spatialement par la quantité de pixels et par leur valeur de SPM_{fc} .

Une méthode se basant sur les spectres d'absorption de six classes algales, essentiellement présentes dans les eaux du CAS 1 (diatomées, nanoeucaryotes, *Prochlorococcus*, *Synechococcus*-cyanobactéries, *Phaeocystis* et coccolithophores) a été développé depuis une dizaine d'années (PHYSAT - Alvain et al., 2008). Nous avons mené une comparaison des résultats des méthodes fuzzy (SPM_{fc} -OC5) et PHYSAT sur les eaux du Golfe de Gascogne entre 1998 et 2003. Les résultats montrent une très bonne corrélation pour les coccolithophoridés ($R^2=0.71$).

Nous pouvons alors appliquer cette méthode sur une vaste zone marine de l'Europe de l'ouest et sur une série de 18 ans d'images SeaWIFS et MODIS. Le premier constat est la régularité dans l'apparition de ces blooms à coccolithophoridés dans les mêmes zones chaque année. Le talus et le centre du Golfe de Gascogne, la Mer d'Irlande et son talus, ainsi que la Mer Celtique semblent les lieux préférés de ces efflorescences (Holligan and Groom, 1986 ; Westbroek et al., 1993 ; Leblanc et al., 2009 ; Harlay et al., 2010 ; Schiebel et al., 2011 ; Van Oostende et al., 2012 ; Poulton et al., 2014). Mais s'agit-il des mêmes causes pour les mêmes effets ? Sur cette zone, vaste, mais à la même échelle régionale, il est possible qu'il s'agisse

des mêmes forçages hydrologiques : ondes internes du bord du talus, stratification des eaux du plateau, maturation des masses d'eau influencées par les apports côtiers. Chacune des zones ayant leur propre synchronisation avec les forçages météorologiques (irradiance, périodicité et force des vents), il peut y avoir un décalage temporel par rapport aux autres et changer d'une année sur autre, mais présentant globalement les mêmes caractéristiques. Ces zones semblent homogènes face à des blooms à coccolithophoridés qui occupent des milliers de kilomètres carrés dans l'Atlantique Nord, par des fonds de plus de 3000 m (Taylor et al., 1991 ; Westbroek et al., 1993 ; Brown and Yoder, 1994 ; Holligan et al., 1993 ; 2010). D'une zone à l'autre, les conditions peuvent cependant être complètement différentes pour un même résultat. Sur le nord de l'Europe, en Mer de Barents, des blooms se sont développés sur une distance d'une centaine de kilomètres, avec des conditions hydrologiques opposées. L'un se développait dans des eaux stratifiées, ce qui avait été rapporté comme condition hydrologique classique de ces blooms (Schiebel et al., 2011), et l'autre dans des eaux mélangées (Giraudeau et al., 2016).

Le deuxième constat de cette étude de 18 ans avec la méthode fuzzy est la diminution de la taille des blooms dans le temps. Cette diminution du nombre de pixels, s'accompagne d'un glissement des blooms vers le nord. La migration de *Emiliana huxleyi* vers les pôles a été déjà décrite récemment (Harada et al., 2012 ; Winter et al., 2013). Il faudrait cependant un plus grand nombre d'années d'observations pour corroborer ces tendances et fixer une conclusion sur l'effet du changement climatique sur le développement des blooms de coccolithophores. L'application de la méthode fuzzy testée sur une partie plus au nord de notre zone d'étude (région entre -12°W et 12.5°E, 53°-59.9°N) ne montre d'ailleurs pas de diminution sur les 18 années, mais un maintien des blooms.

La diminution progressive de la taille des blooms observée dans cette étude de 18 ans a permis d'établir un troisième constat, l'absence totale de bloom de coccolithophores dans le signal satellite en 2014 dans toute la zone Nord-Est Atlantique. Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer cet absence. La présence d'un bloom plus en profondeur, qui aurait alors échappé au satellite, ou une abondance de cellules et de coccolithes trop faible pour être détectée par le satellite pourraient expliquer cet absence de signal de bloom. Dans le cas d'une absence totale de bloom dans la zone d'étude, l'effet des tempêtes exceptionnelles de l'hiver 2013/2014 (Castelle et al., 2015 ; Gohin et al., 2015) pourrait avoir impacté la situation

hydrologique du plateau ouest européenne et de la stratification du large. Toutefois, comme il a été noté par Gohin et al. (2015), ces fortes tempêtes hivernales 2013-2014 ont été suivies par un printemps lumineux qui a connu, à l'opposé de ce que l'on pouvait attendre, des efflorescences de phytoplancton précoces dans le Golfe de Gascogne. D'autres phénomènes biologiques sont également à considérer : le broutage rapide des populations de *Emiliana huxleyi* par le microzooplancton (Holligan et al., 1993b ; Olson and Strom, 2002), et les processus d'agrégation engendrant une sédimentation rapide (Cadee, 1985 ; Beaufort and Heussner, 1999). La présence d'organismes gélatineux planctoniques piégeant les coccolithophores dans leur mucus, et formant des pelotes fécales favorisent également l'export du matériel depuis la couche de surface vers le fond avec des vitesses de chute pouvant atteindre quelques centaines de mètres par jour (Iseki, 1981).

Nous avons tenté de répondre à ces questions en utilisant les données acquises lors des campagnes PELGAS de l'Ifremer, destinées prioritairement à l'évaluation des petits pélagiques. Ces campagnes, régulières dans le temps (mois de mai), nous permettent d'étudier les conditions hydrologiques autour des blooms de coccolithophoridés, et même en leur absence, ce qui est un atout pour comprendre leur fonctionnement. A partir des données des campagnes PELGAS 2012 à 2015, nous avons pu observer l'apparition des blooms, en surface grâce au signal satellite de SPM et dans la colonne d'eau grâce aux enregistrements de turbidité, et suivre l'évolution des paramètres hydrologiques associés. Nous avons sélectionné une période de quatre années, car elle nous offre un bon contraste dans l'apparition des blooms et des conditions hydrologiques. Ce travail a fait l'objet d'une soumission de publication scientifique dans la revue « Progress in Oceanography » sur un numéro spécial dédié aux surveillances intégrées.

Nous avons conclu dans le chapitre 1, à la bonne corrélation entre SPM et turbidité dans un bloom à coccolithophoridés. Sur les quatre années de campagnes, 2014 ne présente aucune image de bloom sur tout le Golfe de Gascogne, comme observé dans le chapitre 3 par la méthode fuzzy. L'année 2013, par contre, correspond à un développement maximal de bloom de coccolithophores dans le Golfe de Gascogne. Les pixels de SPM considérés comme des coccolithes ont été confirmés par les turbidités de surface mesurées. En 2014, la turbidité reste à son niveau minimal sur toute la zone Coccolithe définie dans le Golfe de Gascogne. Avec

cette validation supplémentaire pour le suivi des coccolithes par la turbidité, celle-ci peut être considérée comme un bon proxy pour décrire la structure verticale des blooms, et leur distribution est abordée sur la colonne d'eau pour toutes les stations échantillonnées. Au cœur des blooms, et selon l'année, la turbidité suggère une distribution de coccolithophoridés qui reste dans les premiers 20 à 30 m, telle que décrit dans la bibliographie (Tyrrell, T., Merico, 2004 ; Van der Wal et al., 1995) ; mais également une distribution avec des pics de sub-surface observés en 2013 en bordure de bloom, décrits également dans la littérature par Harlay et al. (2010) dans le Golfe de Gascogne (pic de sub-surface à 40 m) et par Beaufort et al. (2008) aux profondeurs du maximum de chlorophylle. Nous observons également une distribution verticale au-delà de 80 m, au milieu de la zone de bloom en 2013 ; ce type de distribution verticale a été observé par Schielbel et al. (2011) avec de fortes abondances de cellules jusqu'à 150 m de profondeur.

Les trois types de structure verticale des blooms de coccolithophoridés décrits ci-dessus grâce aux profils de turbidité correspondent à trois cas de situations hydrologiques : des profils de turbidité homogènes entre la surface et 20-30 m de profondeur au-dessus de la couche de mélange (MLD), des profils avec des pics de sub-surface en-dessous de la MLD, et des profils homogènes profonds correspondant à des profils de densité homogènes.

Cette forte variabilité de la structure verticale des blooms ne favorise pas les bilans intégrés sur la colonne d'eau. Il devient alors impossible d'établir une abondance en coccolithes ou une concentration en calcite par mètre carré à partir des seules images satellite. Celles-ci présentent l'avantage d'avoir une couverture spatiale et temporelle à haute fréquence pour l'étude de la variabilité des blooms, mais l'estimation des bilans de production de calcite par les blooms est sous-estimée par le satellite, limité par la profondeur.

Lors des campagnes PELGAS, l'acquisition de paramètres hydrologiques sur toutes les stations a mis en évidence la présence des plus fortes turbidités (correspondant à la présence de coccolithophoridés) dans les zones où le mélange vertical était plus fort, caractérisées par des profils de densité plus homogènes, correspondant à des températures de surface plus froides et une salinité plus élevée que la moyenne. Cette situation a notamment été décrite par Schielbel et al. (2011) et Giraudeau et al. (2016) en mer de Barents, mais également dans d'autres régions productives en blooms de coccolithophores telle que le plateau argentin.

L'opportunité d'une nouvelle campagne PELGAS en 2016, nous a conduit à adopter une stratégie d'échantillonnage de flores phytoplanctoniques en fonction des images SPM quotidiennes permettant de suivre le bloom de coccolithophoridés. Le cœur du bloom et les zones périphériques ont ainsi pu être ciblés pour mieux caractériser le gradient des abondances cellulaires et des conditions hydrologiques. Les identifications de coccolithophoridés au MEB et microscope optique ont permis de mettre en évidence la bonne corrélation entre SPM de surface, turbidité in situ et abondances des cellules de coccolithophoridés. Concernant les données hydrologiques supplémentaires apportées par la campagne PELGAS 2016, nous constatons les mêmes tendances que celles observées entre 2012 et 2015, avec un développement des blooms de coccolithophoridés sur les zones les plus mélangées verticalement, avec des températures de surface plus froides que la moyenne et une salinité plus élevée.

Les échantillons de PELGAS 2016 analysés au MEB, prélevés sur les stations de deux radiales du Nord-Ouest du Golfe de Gascogne traversant le bloom et perpendiculaires au talus, ont apporté des informations inédites jusqu'à présent concernant la composition du peuplement du bloom de coccolithophoridés. En effet, loin d'avoir un bloom monospécifique d'*Emiliana huxleyi* comme couramment décrit (Tyrrell et Merico, 2004 ; Morozov et al., 2013), 21 espèces de coccolithophoridés ont été identifiées, dont 3 genres dominants : *Syracosphaera*, *Emiliana* et *Gephyrocapsa*. C'est la première fois que une telle diversité de coccolithophoridés est observée dans un bloom identifié depuis l'espace.

Il existe peu de campagnes de dénombrements de coccosphères et de coccolithes, notamment en Patagonie qui est une région très productive en coccolithophores, dont les blooms sont essentiellement identifiés par images satellite (Images en fausses couleurs RGB, calcite ou SPM) mais très peu par des observations in situ. L'application de la méthode fuzzy à la région du plateau patagonien a permis de mettre en évidence la périodicité des blooms de coccolithophores durant l'été austral avec des pics observés sur la période décembre-janvier, comme observés par les images de forte réflectance dans cette région (Brown and Podesta, 1997 ; Garcia et al., 2011 ; Signorini et al., 2006 ; Painter et al., 2010 ; Poulton et al., 2013). Les données de dénombrements dans le Golfe de Gascogne (PELGAS en 2016 et MODYCOT en 1998), ainsi que les données issues des campagnes sur le plateau argentin

ARGAU 2, ARGAU 3 et TIC-MOC, organisée en mars 2015 dans le cadre de l'ANR Calhis, sont une opportunité d'une part pour confirmer la présence de coccolithophores en période de blooms et post-blooms dans ces deux régions, et d'autre part, pour évaluer la sensibilité du capteur satellite à la présence des coccolithophoridés.

Lors de la campagne MODYCOT (1998), le bloom sur le Golfe de Gascogne était dominé par *Emiliana huxleyi*, ce qui n'est pas le cas pour la campagne PELGAS 2016, où *Syracosphaera molischii* domine sur la majorité des stations. Bien que la forte rétrodiffusion des booms de coccolithophoridés soit généralement attribuée à *Emiliana huxleyi*, le signal satellite de SPM est sensible ici à la présence de *Syracosphaera molischii* (cf Chapitre 5). L'hypothèse de la forme des coccolithes pouvant impacter le signal de rétrodiffusion se pose ici, la forme des coccolithes de ces deux espèces étant relativement proches. Les identifications menées lors de la campagne ARGAU 3 (2003) présentent une faible diversité, avec une dominance de *Emiliana huxleyi* sur les 7 stations étudiées. Pour ARGAU 2 (2002), la situation est différente. Une partie est dominée par *Emiliana huxleyi* à 100 %, mais dans d'autres stations c'est *Gephyrocapsa* spp. qui domine. Cependant cette diversité semble moindre que celle observée sur le Golfe de Gascogne en 2016.

Les valeurs de SPM et abondances (coccolithes et coccosphères), dans le Golfe de Gascogne et en Patagonie, suggèrent que les SPM sont mieux corrélés avec les coccolithes qu'avec les coccosphères (respectivement $R^2=0.8$ et $R^2=0.47$ en Patagonie et $R^2=0.8$ et $R^2=0.7$ dans le Golfe de Gascogne). Mais nous devons nous poser la question : à quoi correspond un « bloom de coccolithophoridés » quand il est identifié par une image satellite ? En fait, nous identifions la présence d'une partie du cycle de vie, favorable à la production de coccolithes, et pour une fraction des espèces seulement. Tous les coccolithophoridés ne produisent pas des coccolithes libres et n'ont pas le même cycle de vie non plus. La phase de production des coccolithes peut rester active pendant plus de quatre semaines sur la même zone, puis disparaître, probablement suite à des infections virales qui semblent influencer le passage à la forme diploïde des cellules de *Emiliana huxleyi* (Frada et al., 2008). Pendant le temps que les cellules produisent de fortes quantités de coccolithes, il est remarquable de constater que le noyau du bloom reste sur la même zone malgré les courants (Lampert et al., 2002). Ceci veut dire qu'il y a des facteurs externes capables d'entretenir une forte activité de toute la population pendant des semaines, comme les ondes internes de marée sur le talus permettant

de maintenir un mélange vertical et d'injecter ainsi des nutriments dans la couche de surface (Holligan and Groom, 1986 ; Sharples et al., 2009 ; Harlay et al., 2010), et que le taux de sédimentation est suffisamment rapide pour ne pas voir les taches se déplacer sur des longues distances (Van Oostende et al., 2012).

Ceci met en évidence le fait que toute une partie du cycle de vie, de *Emiliana huxleyi* au moins, n'est pas visible depuis l'espace. La forme haploïde et/ou nue de la cellule est invisible aux capteurs et même difficile à identifier par microscopie à cause de leur petite taille et la difficulté à les fixer et stocker. Le morphotype des cellules serait également à prendre en compte, comme observé en décembre 2008 avec un bloom d'*Emilinia huxleyi* de morphotype BC sous-calcifié (Poulton et al., 2010 ; Poulton et al., 2013), correspondant dans ce cas à un seuil de sensibilité du signal de SPM plus faible que pour MODYCOT. Nous pourrions avoir également des difficultés à identifier les blooms par satellite, s'ils sont composés de coccosphères seules, car nous avons vu qu'il est moins aisé de les détecter dans une image satellite. Cependant, nous n'avons aucune étude de référence confirmant ou suggérant l'existence de ces blooms, avec des coccosphères et sans coccolithes. Pour toutes ces raisons, il est alors possible, que les bilans réalisés à partir des images satellite, concernant l'importance des coccolithes sur la production de DMS et sur les cycles biogéochimiques, soit sous-estimés.

Dans le cadre du changement climatique global, l'hypothèse principale prédit une augmentation de la température des eaux marines. Sur l'Europe de l'Ouest, cette augmentation pourrait avoir comme conséquence de favoriser la stratification des eaux de surface, ce qui nuirait aux blooms de coccolithophoridés, tels que nous les connaissons aujourd'hui. La diminution de la superficie des blooms et la migration vers le nord de ces blooms (Winter et al., 2013), pourrait être accélérée. Nous pouvons alors nous demander si la forte diversité constatée dans le Golfe de Gascogne en 2016 n'est déjà pas un signe de ces changements ? Si le déplacement de *Emiliana huxleyi* vers le nord est avéré, sa niche écologique pourrait être comblée par d'autres espèces de coccolithophoridés.

Perspectives

Concernant le produit satellite SPM, considérant que les coccolithes sont des particules ordinaires mais avec une rétrodiffusion par unité de masse double, nous pouvons adapter l'algorithme. Nous avons constaté aussi que l'algorithme Calcite de la NASA avait des déficiences et à ce stade nous ne pouvons le considérer comme une référence sur laquelle nous aurions pu nous baser. Il est toutefois important de souligner que les deux méthodes Ifremer et NASA suivent des raisonnements similaires sur le choix de deux longueurs d'onde principales suivant le niveau de turbidité. L'effet de la chlorophylle est aussi résolu par une LUT dans les deux cas. Toutefois dans le cas Ifremer, seule la chlorophylle est extraite de la LUT. La SPM non-algale est elle issue de la radiance à 555 nm par une formule biunivoque ; ce qui limite les problèmes lors de la commutation. La turbidité satellite obtenue à partir de la chlorophylle-a et, terme dominant, de la SPM non-algale s'est montrée très bien reliée à la turbidité in situ. Ce n'est pas étonnant car les deux paramètres dépendent de la rétrodiffusion du milieu. Ainsi, malgré le fait que les turbidimètres, ici un OBS, ne sont pas intercalibrés (sauf sur la formazine mais ce n'était pas le cas pour l'instrument de PELGAS), la turbidité satellite, telle que proposée dans Gohin (2011), s'avère pertinente pour le suivi des blooms de coccolithophores et ceci en évitant de quantifier les masses de calcite car, nous l'avons vu, l'exercice est périlleux.

Pour les halieutes, le suivi des blooms à coccolithophoridés pourrait constituer un indicateur de la maturité de la masse d'eau au printemps. Comme décrit dans le chapitre 4, l'absence de bloom de coccolithophoridés en 2014 dans le Golfe de Gascogne était marqué par un bloom printanier précoce qui a fait évoluer la chaîne trophique plus rapidement ; ce qui a pu avoir une influence dans le développement du zooplancton et des larves de poissons. Une fois de plus, l'aide du satellite par sa capacité à intégrer de vastes zones géographiques et plusieurs paramètres semble un outil dont il sera impossible de se passer dans la surveillance du milieu marin, telle que nécessitée par les directives européennes de la DCE ou la DCSMM.

A l'avenir, il serait possible de tirer avantage à la fois des possibilités de surveillance du

satellite et des moyens de mesure à la mer lors des campagnes régulières afin de cibler les prélèvements sur les blooms de coccolithophoridés, en parallèle des mesures automatisées de turbidité et du suivi par images satellite de SPM.

De nombreuses questions sur les interactions entre facteurs du milieu, biologiques ou non, restent sans réponse ; ce qui incite à poursuivre dans cette dynamique d'échange interdisciplinaire telle qu'initiée dans les campagnes PELGAS sur le Golfe de Gascogne. Cette voie n'a pas eu le temps d'être totalement exploitée dans cette étude, et ce travail interdisciplinaire devra aussi associer la modélisation physique, complexe au niveau des zones où des coccolithophoridés se développent.

L'étude de la variabilité saisonnière et interannuelle devra être poursuivie dans le futur pour analyser l'impact des changements environnementaux et climatiques dans l'Atlantique Nord-Est, et sur le plateau patagonien, qui pourraient considérablement affecter les blooms de coccolithophores. Les cartes de SPM vont continuer à être produites dans le cadre du CMEMS (Copernicus Marine Environment Monitoring Service) et la présence ou l'absence de blooms de coccolithophores dans le Golfe de Gascogne, zone particulièrement sensible, pourra être observée en routine. L'étude d'autres groupes de phytoplancton avec le même schéma méthodologique de télédétection pourrait également contribuer à une meilleure compréhension de la chronologie des différentes populations de phytoplancton avant et après les blooms de coccolithophores.

Références

Acha, E.M., Mianzan, H.W., Guerrero, R.A., Favero, M., Bava, J., 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44, 83–105. doi:10.1016/j.jmarsys.2003.09.005

Ackleson, Steven G., William M. Balch, et Patrick M. Holligan. « Response of Water-Leaving Radiance to Particulate Calcite and Chlorophyll a Concentrations: A Model for Gulf of Maine Coccolithophore Blooms. » *Journal of Geophysical Research: Oceans* 99, n° C4 (1994): 7483-99. doi:10.1029/93JC02150.

Alvain, S., C. Moulin, Y. Dandonneau, et H. Loisel., 2008. Seasonal Distribution and Succession of Dominant Phytoplankton Groups in the Global Ocean: A Satellite View. *Global Biogeochemical Cycles* 22, n° 3 (1 septembre 2008): GB3001. doi:10.1029/2007GB003154.

Amin, R., Gilerson, A., Gross, B., Moshary, F., Ahmed, S., 2009. MODIS and MERIS detection of dinoflagellates blooms using the RBD technique. pp. 747304-747304–11. doi:10.1117/12.830631

Andruleit, H., Stäger, S., Rogalla, U. & Cepek, P., 2003. Living coccolithophores in the northern Arabian Sea: ecological tolerances and environmental control. *Marine Micropaleontology*, 49: 157-181.

Armstrong, R. A., C. Lee, J. I. Hedges, S. Honjo and S. G. Wakeham (2002): A new, mechanistic model for organic carbon fluxes in the ocean: Based on the quantitative association of POC with ballast minerals. *Deep-Sea Res.*, **49**, 219–236.

Balch, W. M., P. M. Holligan, and K. A. Kilpatrick, 1992. Calcification, photosynthesis and growth of bloom-forming coccolithophore, *Emiliania huxleyi*. *Continental Shelf Research*, 12, 1353–1374, doi:10.1016/0278-4343(92) 90059-S.

Balch, W.M., Kilpatrick, K.A., Trees, C.C., 1996. The 1991 coccolithophore bloom in the central North Atlantic. 1. Optical properties and factors affecting their distribution. *Limnology Oceanography*, 41, 1669–1683. doi:10.4319/lo.1996.41.8.1669.

Balch, W.M., Gordon, H.R., Bowler, B.C., Drapeau, D.T., Booth, E.S., 2005. Calcium carbonate measurements in the surface global ocean based on Moderate-Resolution Imaging Spectroradiometer data. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 110, C07001, doi:10.1029/2004JC002560.

Barker S., Greaves M. and Elderfield H. (2003) A study of cleaning procedures used for foraminiferal Mg/Ca paleothermometry. *Geochem. Geophys. Geosyst.* 4, 8407

Baumann, K.H., Andruleit, H., Böckel, B., Geisen, M., Kinkel, H., 2005. The significance of extant coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface water temperature, and paleoproductivity: a review. *Paläontologische Zeitschrift*, 79,93–112.

Beaufort, L., Heussner, S., 1999. Coccolithophorids on the continental slope of the Bay of Biscay—production, transport and contribution to mass fluxes. *Deep Sea Research II*, 46, 2147–2174.

Beaufort, L., Couapel, M. J. J., Buchet, N. et al., 2008. Calcite production by Coccolithophores in the South East Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 5, 1101 – 1117.

Beaufort, L., I. Probert, T. de Garidel-Thoron, E. M. Bendif, D. Ruiz-Pino, N. Metzl, C. Goyet, et al., 2011. Sensitivity of Coccolithophores to Carbonate Chemistry and Ocean Acidification. *Nature* 476, n° 7358: 80-83. doi:10.1038/nature10295.

Behrenfeld, M.J., 2010. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology* 91, 977–989.

Bernard, S., et al., 2005. The Use of MERIS for Harmful Algal Bloom Monitoring in the Southern Benguela. In H. Lacoste (Ed.), *MAVT*, Vol. 348 (pp. 1-7). Frascati (It.): ESRIN

Boeckel, B., Baumann, K.-H., Henrich, R. & Kinkel, K. 2006. Coccolith distribution patterns in South Atlantic and Southern Ocean surface sediments in relation to environmental gradients. *Deep-Sea Res. I*, 53: 1073-1099

Boyd, P.W., Strzepek, R., Fu, F.X., Hutchins, D.A., 2010. Environmental control of open ocean phytoplankton groups: now and in the future. *Limnology and Oceanography*, 55, 1353–1376.

Brown, Christopher W., et James A. Yoder, 1994. Coccolithophorid Blooms in the Global Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 99, n° C4: 7467-82. doi:10.1029/93JC02156.

Brown, C.W., 1995. Global Distribution of Coccolithophore Blooms. *Oceanography*, 8, 59-60.

Brown, C. W., and G. P. Podesta, 1997. Remote sensing of coccolithophore blooms in the western South Atlantic Ocean, *Remote Sens. Environ.*, 60, 83–91.

Cadee GC (1985) Macroaggregates of *Emiliana huxleyi* sediment traps. *Mar Ecol Prog Ser* 24: 193–196

Capuzzo, E., Painting, S.J., Forster, R.M., Greenwood, N., Stephens, D.T., Mikkelsen, O.A., 2013. Variability in the sub-surface light climate at ecohydrodynamically distinct sites in the North Sea. *Biogeochemistry*, 113, 85–103. doi:10.1007/s10533-012-9772-6.

Carreto, J.I., Montoya, N., Akselman, R., Carignan, M.O., Silva, R.I., Cucchi Colleoni, D.A., 2008. Algal pigment patterns and phytoplankton assemblages in different water masses of the Río de la Plata maritime front. *Continental Shelf Research, Synoptic characterization of the Southeastern South American Continental shelf: The NICOP/Plata Experiment* 28, 1589–1606. doi:10.1016/j.csr.2007.02.012.

Castelle, B., Marieu, V., Bujan, S., Splinter, K.D., Robinet, A., Sénéchal, N., Ferreira, S., 2015. Impact of the winter 2013–2014 series of severe Western Europe storms on a double-

barred sandy coast: Beach and dune erosion and megacusp embayments. *Geomorphology*, 238, 135–148. doi:10.1016/j.geomorph.2015.03.006.

Cermeño, P., Dutkiewicz, S., Harris, R.P., Follows, M., Schofield, O., Falkowski, P.G., 2008. The role of nutricline depth in regulating the ocean carbon cycle. *PNAS* 105, 20344–20349. doi:10.1073/pnas.0811302106.

Charria, G., Lazure, P., Le Cann, B., Serpette, A., Reverdin, G., Louazel, S., Batifoulier, F., Dumas, F., Pichon, A., Morel, Y., 2013. Surface layer circulation derived from Lagrangian drifters in the Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems*, XII International Symposium on Oceanography of the Bay of Biscay 109–110, Supplement, S60–S76. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.09.015.

Costoya, X., deCastro, M., Gómez-Gesteira, M. and Santos, F., 2015. Changes in sea surface temperature seasonality in the Bay of Biscay over the last decades (1982-2014). *Journal of Marine System*, 150, 91–101.

de Boyer Montégut, C., J. Mignot, A. Lazar, and S. Cravatte, 2007. Control of salinity on the mixed layer depth in the world ocean: 1. General description. *Journal of Geophysical Research*, 112, C06011, doi:10.1029/2006JC003953

Dessier Aurélie, 2015. Analyse du compartiment mésozooplanctonique et écologie alimentaire printanière de la sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1782), et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758) adultes dans le Golfe de Gascogne. Interactions entre organismes. Université de La Rochelle. Français.<NNT : 2015LAROS036>.<tel-01373451>.

Dogliotti, A.I., Lutz, V.A., Segura, V., 2014. Estimation of primary production in the southern Argentine continental shelf and shelf-break regions using field and remote sensing data. *Remote Sensing of Environment* 140, 497–508. doi:10.1016/j.rse.2013.09.021

Doney, S.C., Fabry, V.J., Feely, R.A., Kleypas, J.A.: Ocean Acidification: The Other CO₂ Problem. *Annual Review of Marine Science* 1, 169–192. doi:10.1146/annurev.marine.010908.163834, 2009.

Doray, M., Masse, J., Duhamel, E., Huret, M., Doremus, G., Petitgas, P., 2014. Manual of fisheries survey protocols. PELGAS surveys (PELagiques GAScogne), doi:10.13155/30259.

Dupuy, C., Talarmin, A., Hartmann, H.J., Delmas, D., Courties, C., Marquis, E., 2011. Community structure and grazing of the nano-microzooplankton on the continental shelf of the Bay of Biscay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95, 1–13, doi:10.1016/j.ecss.2011.05.002.

Edwards, K. P., Barciela, R., and Butenschön, M., 2012. Validation of the NEMO-ERSEM operational ecosystem model for the North West European Continental Shelf, *Ocean Sci.*, 8, 983-1000, doi:10.5194/os-8-983-2012.

Ford, D.A., van der Molen, J., Hyder, K., Bacon, J., Barciela, R., Creach, V., McEwan, R., Ruardij, P., Forster, R., 2016. Observing and modelling phytoplankton community structure in the North Sea: can ERSEM-type models simulate biodiversity? *Biogeosciences Discuss.* 2016, 1–39. doi:10.5194/bg-2016-304

Frada, Miguel, Ian Probert, Michael J. Allen, William H. Wilson, et Colomban de Vargas. 2008. « The “Cheshire Cat” Escape Strategy of the Coccolithophore *Emiliana Huxleyi* in Response to Viral Infection ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (41): 15944-49. doi:10.1073/pnas.0807707105.

Garcia, C.A.E., Garcia, V.M.T., Dogliotti, A.I., Ferreira, A., Romero, S.I., Mannino, A., Souza, M.S., Mata, M.M., 2011. Environmental conditions and bio-optical signature of a coccolithophorid bloom in the Patagonian shelf. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 116, n/a–n/a. doi:10.1029/2010JC006595

Garcia-Soto, C., Pingree, R.D., 2009. Spring and summer blooms of phytoplankton (SeaWiFS/MODIS) along a ferry line in the Bay of Biscay and western English Channel. *Continental Shelf Research*, 29. 1111 - 1122. doi:10.1016/j.csr.2008.12.012

Gattuso J-P, Allemand D, Frankignoulle M, 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *Am Zool* 39:160–183.

Gayoso, A. M., 1998. Long-term phytoplankton studies in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *ICES J. Mar Sci.*, 55, 655–660.

Giraudeau J., Hulot V., Hanquiez V., Devaux L., Howa H., Garlan T., 2016. A survey of the summer coccolithophore community in the western Barents Sea. *Journal of Marine Systems*, 158,93-105,doi:10.1016/j.jmarsys.2016.02.012.

Gohin, F., Druon, J.N., Lampert, L., 2002. A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters. *International Journal of Remote Sensing*, 23, 1639–1661, doi:10.1080/01431160110071879.

Gohin, F., Loyer, S., Lunven, M., Labry, C., Froidefond, J.-M., Delmas, D., Huret, M., Herbland, A., 2005. Satellite-derived parameters for biological modelling in coastal waters: Illustration over the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Remote Sensing of Environment*, 95, 29–46, doi:10.1016/j.rse.2004.11.007.

Gohin, F., 2011. Annual cycles of chlorophyll-a, non-algal suspended particulate matter, and turbidity observed from space and in-situ in coastal waters. *Ocean Science*, 7, 705–732. doi:10.5194/os-7-705-2011.

Gohin, F., Bryère, P., Griffiths, J.W., 2015. The exceptional surface turbidity of the North West European shelf seas during the stormy 2013–2014 winter: Consequences for the initiation of the phytoplankton blooms? *Journal of Marine Systems*, 148, 70–85, doi:10.1016/j.jmarsys.2015.02.001.

Gordon, H., Boynton, G.C., Balch, W.M., Groom, S.B., Harbour, D.S., Smyth, T.J., 2001. Retrieval of coccolithophore calcite concentration from SeaWiFS imagery. *Geophysical Research Letters*, 28, 1587–1590.

Green, J. C., P. A. Course, et G. A. Tarran. 1996. « The life-cycle of *Emiliana huxleyi*: A brief review and a study of relative ploidy levels analysed by flow cytometry ». *Journal of Marine Systems*, EHUX (*Emiliana huxleyi*), 9 (1): 33-44. doi:10.1016/0924-7963(96)00014-0.

Groom, S.B., Holligan, P.M., 1987. Remote sensing of coccolithophore blooms. *Advances in Space Research*, 7, 73–78, doi:10.1016/0273-1177(87)90166-9.

Hagino, K., Okada, H., Matsuoka, H., 2000. Spatial dynamics of coccolithophore assemblages in the Equatorial Western-Central Pacific Ocean. *Marine Micro-paleontology*, 39, 53–72. [http://dx.doi.org/10.1016/S0377-8398\(00\)00014-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0377-8398(00)00014-1).

Han B., Loisel, H., Vantrepotte V., Mériaux X., Bryère P., Ouillon S., Dessailly D., Xing Q., Zhu J., 2016. Development of a semi-analytical algorithm for the retrieval of Suspended Particulate Matter from remote sensing over clear to very turbid waters, *Remote Sensing*, 8, 211, doi:10.3390/rs8030211

Harada N., Sato M., Oguri K., et al., 2012. Enhancement of coccolithophorid blooms in the Bering Sea by recent environmental changes, *Global Biogeochem. Cycles*, vol. 26 pg. GB2036

Harlay, J., Borges, A.V., Van Der Zee, C., Delille, B., Godoi, R.H.M., Schiettecatte, L.-S., Røevros, N., Aerts, K., Lapernat, P.-E., Rebreanu, L., Groom, S., Daro, M.-H., Van Grieken, R., Chou, L., 2010. Biogeochemical study of a coccolithophore bloom in the northern Bay of Biscay (NE Atlantic Ocean) in June 2004. *Progress in Oceanography*, 86, 317–336, doi:10.1016/j.pocean.2010.04.029.

Herbland, A., Delmas, D., Laborde, P., Sautour, B., Artigas, F., 1998. Phytoplankton spring bloom of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay: early phosphorus limitation and food-web consequences. *Oceanologica Acta*, 21, 279-291.

Hibberd, D. J., 1976. The ultrastructure and taxonomy of the Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae): a survey with some new observations on the ultrastructure of the Chrysophyceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 72: 55–80.

Holligan, P.M., Viollier, M., Harbour, D.S., Camus, P., Champagne-Philippe, M., 1983. Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge. *Nature*, 304, 339–342. doi:10.1038/304339a0.

Holligan, P.M., Groom, S.B., 1986. Phytoplankton distributions along the shelf break. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B – Biological Sciences* 88, 239–263.

Holligan, P.M., Fernández, E., Aiken, J., Balch, W.M., Boyd, P., Burkill, P.H., Finch, M., Groom, S.B., Malin, G., Muller, K., Purdie, D.A., Robinson, C., Trees, C.C., Turner, S.M., van der Wal, P., 1993a. A biogeochemical study of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, in the North Atlantic. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 879–900. doi:10.1029/93GB01731.

Holligan, P. M., Groom, S. B. and Harbour, D. S., 1993b. What controls the distribution of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, in the North Sea? *Fisheries Oceanography*, 2, 175–183.

Holligan, P.M., Groom, S.B., Harbour, D.S., 1993. What controls the distribution of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, in the North Sea? *Fisheries Oceanography* 2, 175–183. doi:10.1111/j.1365-2419.1993.tb00133.x

Holligan, P.M., Charalampopoulou, A., Hutson, R., 2010. Seasonal distributions of the coccolithophore, *Emiliana huxleyi*, and of particulate inorganic carbon in surface waters of the Scotia Sea. *Journal of Marine Systems* 82, 195–205. doi:10.1016/j.jmarsys.2010.05.007

Huret, M., Gohin, F., Delmas, D., Lunven, M., Garçon, V., 2007. Use of SeaWiFS data for light availability and parameter estimation of a phytoplankton production model of the Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems* 65, 509-531.

Iglesias-Rodríguez, M. D., Brown, C. W., Doney, S. C. et al., 2002. Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophores. *Global Biogeochemical Cycles*, 16,1100.

Iida, T., Saitoh, S.I., Miyamura, T., Toratani, M., Fukushima, H., Shiga, N., 2002. Temporal and spatial variability of coccolithophore blooms in the eastern Bering Sea, 1998-2001. *Progress in Oceanography* 55, 165–175. doi:10.1016/S0079-6611(02)00076-9

Iseki, K. 1981. Particulate organic matter transport to the deep sea by salp fecal pellets. *Marine Ecology Progress Series*, 5:55–60. doi:10.3354/meps005055.

Jacquet, S., Heldal, M., Iglesias-Rodriguez, D., Larsen, A., Wilson, W.H., Bratbak, G., 2002. Flow cytometric analysis of an *Emiliana huxleyi* bloom terminated by viral infection.

Jafar Sidik B., M., Gohin, F., Bowers, D., Howarth, J., Hull, T.. Relationship between Turbidity and Suspended Particulate Matter at a mooring station in a coastal environment: consequences for remote-sensing, submitted.

Jin, X., Liu, C., Poulton, A.J., Dai, M., Guo, X., 2016. Coccolithophore responses to environmental variability in the South China Sea: species composition and calcite content. *Biogeosciences*, 13, 4843–4861. doi:10.5194/bg-13-4843-2016.

Klaas, C., and D. E. Archer, 2002. Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio, *Global Biogeochem. Cycles*, 16(4), 1116, doi:10.1029/2001GB001765.

Klaveness D (1972) *Coccolithus huxleyi* (Lohm.) Kamptn. IL The flagellate cell, aberrant cell types, vegetative propagation and life cycles. *Br Phycol J* 7: 309–318

Kristiansen, S., T. F. Thingstad, P. Van der Wal, T. Farbrot, and E. F. Skjoldal, 1994. An *Emiliana huxleyi* dominated subsurface bloom in Samnangerfjorden, western Norway. Importance of hydrography and nutrients, *Sarsia*, 79, 357–368.

Lampert, Luis. 2001. « Dynamique saisonnière et variabilité pigmentaire des populations phytoplanctoniques dans l’atlantique nord (Golfe de Gascogne) ». Thèse de 3eme cycle,

Brest, France: Université de Bretagne Occidentale. <https://hal.archives-ouvertes.fr/tel-01280376v1>.

Lampert, L., Queguiner, B., Labasque, T., Pichon, A., Lebreton, N., 2002. Spatial variability of phytoplankton composition and biomass on the eastern continental shelf of the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean). Evidence for a bloom of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) in spring 1998. *Continental Shelf Research*, 22, 1225–1247. doi:10.1016/S0278-4343(01)00103-0, 2002.

Lampert, Luis, Laurie Perrot, et Daniel Delmas. 2016. « Etude chémotaxonomique de la campagne TIC-MOC (mars 2015) – Projet CALHIS », février. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00327/43784/>.

Leblanc, K., Hare, C.E., Feng, Y., Berg, G.M., DiTullio, G.R., Neeley, A., Benner, I., Sprengel, C., Beck, A., Sanudo-Wilhelmy, S.A., Passow, U., Klinck, K., Rowe, J.M., Wilhelm, S.W., Brown, C.W., Hutchins, D.A., 2009. Distribution of calcifying and silicifying phytoplankton in relation to environmental and biogeochemical parameters during the late stages of the 2005 North East Atlantic Spring Bloom. *Biogeosciences*, 6, 2155–2179.

Loisel, H.; Mangin, A.; Vantrepotte, V.; Dessailly, D.; Dinh, D.; Garnesson, P.; Ouillon, S.; Lefebvre, J.-P.; Meriaux, X.; Phan, T., 2014. Variability of suspended particulate matter concentration in coastal waters under the Mekong's influence from ocean color (MERIS) remote sensing over the last decade. *Remote Sens. Environ.*, 150, 218–230

Loyer, S., Lampert, L., Menesguen, A., Cann, P. and Labasque, T., 2006. Seasonal evolution of the nutrient pattern on Biscay Bay continental shelf over the years 1999-2000. *Scientia Marina*, 70, 31–46.

Merico, A., Tyrrell, T., Brown, C.W., Groom, S.B., Miller, P.I., 2003. Analysis of satellite imagery for *Emiliana huxleyi* blooms in the Bering Sea before 1997. *Geophysical Research Letters* 30, n/a–n/a. doi:10.1029/2002GL016648

Merico, A., Tyrrell, T., Lessard, E.J., Oguz, T., Stabeno, P.J., Zeeman, S.I., Whitledge, T.E., 2004. Modelling phytoplankton succession on the Bering Sea shelf: role of climate influences and trophic interactions in generating *Emiliana huxleyi* blooms 1997–2000. *Deep Sea Research I*, 51 (12), 1803. doi:10.1016/j.dsr. 2004.07.003.

Merien Davy, 2003. Variabilité biooptique à différentes échelles spatiales et temporelles dans l'Atlantique nord-est : interprétations biogéochimiques. Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie. 297 p.http://omtab.obs-vlfr.fr/fichiers_PDF/Merien_PhD_03.pdf

Milliman, J.D., 1993. Production and accumulation of CaCO₃ in the ocean: budget of a nonsteady state. *Global Biogeochemical Cycles* 7, 927–957

Moore, Timothy S., Janet W. Campbell, et Mark D. Dowell., 2009. A class-based approach to characterizing and mapping the uncertainty of the MODIS ocean chlorophyll product. *Remote Sensing of Environment*, 113, n° 11 (16 novembre 2009): 2424-30. doi:10.1016/j.rse.2009.07.016.

Moore, T.S., Dowell, M.D., Franz, B.A., 2012. Detection of coccolithophore blooms in ocean color satellite imagery: A generalized approach for use with multiple sensors. *Remote Sensing of Environment* 117, 249–263. doi:10.1016/j.rse.2011.10.001

Morel, A., 1988. Optical modelling of the upper ocean in relation to its biogeochemical matter content (Case 1 water). *Journal of Geophysical Research*, 93, 10749-10768.

Morozov, E., Pozdnyakov, D., Smyth, T., Sychev, V., Grassl, H., 2013. Space-borne study of seasonal, multi-year, and decadal phytoplankton dynamics in the Bay of Biscay. *International Journal of Remote Sensing*, 34, 1297–1331. doi:10.1080/01431161.2012.718462.

Nechad, B., Ruddick, K., Park, Y., 2010. Calibration and validation of a generic multisensor algorithm for mapping of total suspended matter in turbid waters. *Remote Sens. Environ.*, 114, 854–866.

- Olson, M. B. and Strom, S. L., 2002. Phytoplankton growth, micro-zooplankton herbivory and community structure in the southeast Bering Sea: insight into the formation and temporal persistence of an *Emiliana huxleyi* bloom. *Deep-Sea Research II*,49, 5969–5990.
- O'Reilly, J.E., et al., 2000. Ocean Color Chlorophyll-a Algorithms for SeaWiFS, Oc2 and Oc4:Version 4. In S.B. Hooker, E.R. Firestone (Eds.), *SeaWiFS postlaunch Technical Report Series* (pp. 9-23). Greenbelt (MD, U.S.A): NASA Goddard Space Flight Center.
- Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R.M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R.G., Plattner, G.-K., Rodgers, K.B., Sabine, C.L., Sarmiento, J.L., Schlitzer, R., Slater, R.D., Totterdell, I.J., Weirig, M.-F., Yamanaka, Y., Yool, A., 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437, 681–686. doi:10.1038/nature04095
- Paasche E., 2001. A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) with particular reference to growth, coccolith formation and calcification-photosynthesis interactions. *Phycologia*, 40:503–529.
- Painter, S.C., Poulton, A.J., Allen, J.T., Pidcock, R., Balch, W.M., 2010b. The COPAS'08 expedition to the Patagonian Shelf Physical and environmental conditions during the 2008 coccolithophore bloom. *Continental Shelf Research* 30, 1907– 1923.
- Parke, M., Adams, I., 1960. The motile (*Crystallolithus hyalinus* Gaarder & Markali) and non-motile phases in the life history of *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 39, 263–274. doi:10.1017/S002531540001331X
- Poulton, A.J., Young, J.R., Bates, N.R., Balch, W.M., 2011. Biometry of detached *Emiliana huxleyi* coccoliths along the Patagonian Shelf. *Marine Ecology Progress Series* 443, 1–17. doi:10.3354/meps09445 <<http://dx.doi.org/10.3354/meps09445>>).

Poulton, A.J., Painter, S.C., Young, J.R., Bates, N.R., Bowler, B., Drapeau, D., Lyczszkowski, E., Balch, W.M., 2013. The 2008 *Emiliana huxleyi* bloom along the Patagonian Shelf: Ecology, biogeochemistry, and cellular calcification. *Global Biogeochemical Cycles* 27, 1023–1033. doi:10.1002/2013GB004641

Poulton, A.J., Stinchcombe, M.C., Achterberg, E.P., Bakker, D.C.E., Dumousseaud, C., Lawson, H.E., Lee, G.A., Richier, S., Suggett, D.J., Young, J.R., 2014. Coccolithophores on the north-west European shelf: calcification rates and environmental controls. *Biogeosciences* 11, 3919–3940. doi:10.5194/bg-11-3919, 2014

Quéguiner Bernard., 2013. «Structure et Fonctionnement des Ecosystèmes Pélagiques Marins». Centre d’Océanologie de Marseille, Aix-Marseille Université ; CNRS ; LOBUMR 6535, Laboratoire d’Océanographie et de Biogéochimie, OSU/Centre d’Océanologie de Marseille, 93 pp. http://www.mio.univ-amu.fr/~queguiner/files/Master_1_OCE_102.pdf.

Raitsos, D. E., Lavender, S. J., Pradhan, Y., Tyrrell, T., Reid, P. C., & Edwards, M., 2006. Coccolithophore bloom size variation in response to the regional environment of the subarctic North Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 51(5), 2122–2130.

Rees, A.P., Joint, I., Donald, K.M., 1999. Early spring bloom phytoplankton-nutrient dynamics at the Celtic Sea Shelf Edge. *Deep-Sea Research Part I – Oceanographic Research Papers* 46, 483–510.

Rees, A. P., E. Malcolm, S. Woodward, C. Robinson, D. G. Cummings, G. A. Tarran, and I. Joint, 2002. Size-fractionated nitrogen uptake and carbon fixation during a developing coccolithophore bloom in the North Sea during June 1999. *Deep Sea Reserch, Part II*, 49, 2905–2927, doi:10.1016/S0967-0645(02)00063-2.

Rencher, Alvin C. *Methods of Multivariate Analysis*. Wiley, N.Y., 1995.

Riebesell U, et al. (2000) Reduced calcification in marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature* 407:634 – 637.

Rivier, A., Gohin, F., Bryère, P., Petus, C., Guillou, N., Chapalain, G., 2011. Observed vs. Predicted variability in non-algal suspended particulate matter concentration in the English Channel in relation to tides and waves. *Geo-Mar Lett* 32, 139–151. doi:10.1007/s00367-011-0271-x.

Rivero-Calle, S., Gnanadesikan, A., Castillo, C.E.D., Balch, W.M., Guikema, S.D., 2015. Multidecadal increase in North Atlantic coccolithophores and the potential role of rising CO₂. *Science* 350, 1533–1537. doi:10.1126/science.aaa8026.

Rose, M., 1933. *Faune de France - Copépodes Pélagiques*.

Rost, B., Riebesell, U., 2004. Coccolithophore calcification and the biological pump: response to environmental changes, in: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores: From Molecular Processes to Global Impact*. Springer, pp. 99–125.

Sabine, Christopher L., Richard A. Feely, Nicolas Gruber, Robert M. Key, Kitack Lee, John L. Bullister, Rik Wanninkhof, et al. « The Oceanic Sink for Anthropogenic CO₂. » *Science* 305, n° 5682 (16 juillet 2004): 367-71. doi:10.1126/science.1097403.

Saulquin, B., Gohin, F., and Garrello, R., 2011. Regional Objective Analysis for Merging High-Resolution MERIS, MODIS/Aqua, and SeaWiFS Chlorophyll-a Data from 1998 to 2008 on the European Atlantic Shelf. *Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 49, 143-154, 10.1109/tgrs.2010.2052813.

Sautour, B., Artigas, L. F., Delmas, D., Herbland, A. and Laborde, P., 2000. Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. *Journal of Plankton Research*, 22, 531–552.

Schiebel, R., Brupbacher, U., Schmidtko, S., Nausch, G., Waniek, J.J., Thierstein, H.R., 2011.

Spring coccolithophore production and dispersion in the temperate eastern North Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research – Oceans* 116, 12.

Schloss, I. R., G. A. Ferreyra, M. E. Ferrario, G. O. Almandoz, R. Codna, A. A. Bianchi, C. F. Balestrini, H. A. Ochoa, D. R. Pino, and A. Poisson, 2007. Role of plankton communities in sea-air variations in pCO₂ in the SW Atlantic Ocean, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 332, 93–106.

Sharples, J., Tweddle, J.F., Green, J.A.M., Palmer, Matthew R., Kim, Y-N., Hickman, A.E., Holligan, P.M., Moore, C.M., Rippeth, T.P., Simpson, J.H. and Krivtsov, V., 2007. Spring-neap modulation of internal tide mixing and vertical nitrate fluxes at a shelf edge in summer. *Limnology and Oceanography*, 52, (5), 1735-1747. doi:10.4319/lo.2007.52.5.1735.

Sharples, J., Moore, C.M., Hickman, A.E., Holligan, P.M., Tweddle, J.F., Palmer, M.R., Simpson, J.H., 2009. Internal tidal mixing as a control on continental margin ecosystems. *Geophysical Research Letters*, 36, L23603. doi:10.1029/2009GL040683.

Shutler, J. D., M. G. Grant, P. I. Miller, E. Rushton, et K. Anderson, 2010. Coccolithophore bloom detection in the north east Atlantic using SeaWiFS: Algorithm description, application and sensitivity analysis. *Remote Sensing of Environment*, 114, n° 5 (17 mai 2010): 1008-16. doi:10.1016/j.rse.2009.12.024.

Shutler, J.D., Land, P.E., Brown, C.W., Findlay, H.S., Donlon, C.J., Medland, M., Snooke, R., Blackford, J.C., 2013. Coccolithophore surface distributions in the North Atlantic and their modulation of the air-sea flux of CO₂ from 10 years of satellite Earth observation data. *Biogeosciences* 10, 2699–2709. doi:10.5194/bg-10-2699-2013

Signorini, S.R., Garcia, V.M.T., Piola, A.R., Garcia, C.A.E., Mata, M.M., McClain, C.R., 2006. Seasonal and interannual variability of calcite in the vicinity of the Patagonian shelf break (38°S–52°S). *Geophysical Research Letters* 33, n/a–n/a. doi:10.1029/2006GL026592

Simpson, J.H., 2009. Internal tidal mixing as a control on continental margin ecosystems. *Geophysical Research Letters*, 36, L23603. doi:10.1029/2009GL040683.

Smyth, TJ; Moore, GF; Groom, SB; Land, PE; Tyrrell, T., 2002. Optical modeling and

measurements of a coccolithophore bloom. *Applied Optics*, 41 (36), 7679.

doi:10.1364/AO.41.007679

Smyth, T.J., Tyrrell, T., Tarrant, B., 2004. Time series of coccolithophore activity in the Barents Sea, from twenty years of satellite imagery. *Geophys. Res. Lett.* 31, L11302.

doi:10.1029/2004GL019735

Smythe-Wright, Denise, Boswell, Stephen, Kim, Young-Nam and Kemp, Alan, 2010. Spatio-temporal changes in the distribution of phytopigments and phytoplanktonic groups at the Porcupine Abyssal Plain (PAP) site. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57, (15), 1324-1335. doi:10.1016/j.dsr2.2010.01.009.

Saraceno, M., Provost, C., Piola, A.R., 2005. On the relationship between satellite-retrieved surface temperature fronts and chlorophyll a in the western South Atlantic. *J. Geophys. Res.* 110, C11016. doi:10.1029/2004JC002736

Sourisseau, M., Jegou, K., Lunven, M., Quere, J., Gohin, F., Bryere, P., 2016. Distribution and dynamics of two species of Dinophyceae producing high biomass blooms over the French Atlantic Shelf. *Harmful Algae, Applied Simulations and Integrated Modelling for the Understanding of Toxic and Harmful Algal Blooms (ASIMUTH)* 53, 53–63. doi:10.1016/j.hal.2015.11.016.

Šupraha, Luka, Zrinka Ljubešić, Hrvoje Mihanović, et Jorijntje Henderiks., 2016. «Coccolithophore life-cycle dynamics in a coastal Mediterranean ecosystem : seasonality and species-specific patterns». *Journal of Plankton Research* 38 (5): 1178-93. doi:10.1093/plankt/fbw061.

Strickland, J.D.H., Parsons, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 167, 47e89.

Sykes, P.A., Barciela, R.M., 2012. Assessment and development of a sediment model within an operational system. *J. Geophys. Res.* 117, C04036. doi:10.1029/2011JC007420

- Taylor, A.H., Watson, A.J., Ainsworth, M., Robertson, J.E., Turner, D.R., 1991. A modelling investigation of the role of phytoplankton in the balance of carbon at the surface of the North Atlantic. *Global Biogeochem. Cycles* 5, 151–171. doi:10.1029/91GB00305
- Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P., Gernez, P., 2016. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. *J. Biogeogr.* 43, 568–579. doi:10.1111/jbi.12665
- Townsend, D.W., Keller, M.D., Holligan, P.M., Ackleson, S.G., Balch, W.M., 1994. Blooms of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* with respect to hydrography in the Gulf of Maine. *Continental Shelf Research*, 14, 979-1000.
- Tyrrell, T., 2008. Calcium carbonate cycling in future oceans and its influence on future climates. *J. Plankton Res.* 30, 141–156. doi:10.1093/plankt/fbm105
- Tyrrell, T., Merico, A., 2004. *Emiliana huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them, in: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores: From Molecular Processes to Global Impact*. Springer, pp. 75–97.
- Van der Molen, J., Ruardij, P., Greenwood, N., 2016. Potential environmental impact of tidal energy extraction in the Pentland Firth at large spatial scales: results of a biogeochemical model. *Biogeosciences* 13, 2593–2609. doi:10.5194/bg-13-2593-2016.
- Van der Molen, J., Ruardij, P., Greenwood, N., 2017. A 3D SPM model for biogeochemical modelling, with application to the northwest European continental shelf, *Journal of Sea Research*, in press, <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2016.12.003>
- Van der Wal, P., R. S. Kempers, and M. J. W. Veldhuis, 1995. Production and downward flux of organic matter and calcite in a North Sea bloom of the coccolithophore *Emiliana huxleyi*. *Marine Ecology Progress Series*, 126(1–3), 247–265, doi:10.3354/meps126247.

van Heukelem Laurie, et Crystal S Thomas. 2001. « Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments ». *Journal of Chromatography A* 910 (1): 31-49. doi:10.1016/S0378-4347(00)00603-4.

Van Lenning, Kees, Ian Probert, Mikel Latasa, Marta Estrada, et Jeremy R. Young. 2004. «Pigment Diversity of Coccolithophores in Relation to Taxonomy, Phylogeny and Ecological Preferences». In *Coccolithophores*, édité par Prof Dr Hans R. Thierstein et Dr Jeremy R. Young, 51-73. Springer Berlin Heidelberg. http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-06278-4_3.

Van Oostende, N. Harlay, J., Vanelslander, B., Chou, L., Vyverman, W., Sabbe, K., 2012. Phytoplankton community dynamics during late spring coccolithophore blooms at the continental margin of the Celtic Sea (North East Atlantic, 2006-2008). *Progress in Oceanography*, 104: 1-16. doi:10.1016/j.pocean.2012.01.016.

Vardi A, Haramaty L, Van Mooy BAS, Fredricks HF, Kimmance SA, et al., 2012. Host-virus dynamics and subcellular controls of cell fate in a natural coccolithophore population. *PNAS* 109:19327–32

Westbroek, P. et al., 1993. A model approach to biological climate forcing. The example of *Emiliana huxleyi*. *Global and Planetary Change*, 8: 27-46.

Winter A, Jordan RW, Roth PH, 1994. Biogeography of living coccolithophores in ocean waters. In: Winter A, Siesser WG (eds) *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, p 161–177 .

Winter, A., Henderiks, J., Beaufort, L., Rickaby, R.E.M., Brown, C.W.: Poleward expansion of the coccolithophore *Emiliana huxleyi*. *J. Plankton Res.* 36, 316–325, 2014.

Young, J.R., Ziveri, P., 2000. Calculation of coccolith volume and its use in calibration of

carbonate flux estimates. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47, 1679–1700. doi:10.1016/S0967-0645(00)00003-5

Young, J.R., Geisen, M., Cros, L., Kleijne, A., Sprengel, C., and Probert, I. (2003). A guide to extant calcareous nannoplankton taxonomy. *J. Nannoplankton Res.* 1–125.

Ziveri, Patrizia, Marcello Passaro, Alessandro Incarbona, Marco Milazzo, Riccardo Rodolfo Metalpa, et Jason M. Hall-Spencer. 2014. « Decline in Coccolithophore Diversity and Impact on Coccolith Morphogenesis along a Natural CO₂ Gradient ». *The Biological Bulletin* 226 (3): 282-90. doi:10.1086/BBLv226n3p282.

Zondervan, I., Zeebe, R.E., Rost, B., Riebesell, U., 2001. Decreasing marine biogenic calcification: A negative feedback on rising atmospheric $p\text{CO}_2$. *Global Biogeochemical Cycles* 15, 507–516. doi:10.1029/2000GB001321