



HAL
open science

Rôle de la biodiversité des diatomées dans la modulation des flux biogéochimiques du carbone et du silicium dans les milieux polaires

Augustin Lafond

► **To cite this version:**

Augustin Lafond. Rôle de la biodiversité des diatomées dans la modulation des flux biogéochimiques du carbone et du silicium dans les milieux polaires. Océanographie. Aix Marseille Université, 2021. Français. NNT: . tel-03137420

HAL Id: tel-03137420

<https://theses.hal.science/tel-03137420>

Submitted on 10 Feb 2021

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 d'Aix-Marseille
École doctorale 251-Sciences de l'environnement
Institut Méditerranéen d'Océanographie

Rôle de la biodiversité des diatomées dans la modulation des flux biogéochimiques du carbone et du silicium dans les milieux polaires



Par **Augustin Lafond**

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur

Discipline : Sciences de l'environnement

Spécialité : Océanographie

Soutenue devant un jury composé de :

Marcel Babin	DR CNRS, TAKUVIK/LOV	Rapporteur
Aude Leynaert	DR CNRS, LEMAR	Rapporteuse
Yolanda Del Amo	MCF Université de Bordeaux, EPOC	Examinatrice
Xavier Crosta	DR CNRS, EPOC	Examineur
Stéphane Blain	PR Sorbonne Université, LOMIC	Examineur
Frédéric Le Moigne	CR CNRS, MIO	Examineur
Bernard Quéguiner	PR Aix-Marseille Université, MIO	Co-Directeur
Karine Leblanc	CR CNRS, MIO	Co-Directrice

Aux animaux marins et terrestres sentients que l'on dépossède de leur individualité...

- Vous aimez la mer, capitaine.

- Oui ! je l'aime ! La mer est tout ! Elle couvre les sept dixièmes du globe terrestre. Son souffle est pur et sain. C'est l'immense désert où l'homme n'est jamais seul, car il sent frémir la vie à ses côtés. La mer n'est que le véhicule d'une surnaturelle et prodigieuse existence ; elle n'est que mouvement et amour ; c'est l'infini vivant, comme l'a dit un de vos poètes. [...] La mer n'appartient pas aux despotes. A sa surface, ils peuvent encore exercer des droits iniques, s'y battre, s'y dévorer, y transporter toutes les horreurs terrestres. Mais à trente pieds au-dessous de son niveau, leur pouvoir cesse, leur influence s'éteint, leur puissance disparaît ! Ah ! monsieur, vivez, vivez au sein des mers ! Là seulement est l'indépendance ! Là je ne reconnais pas de maîtres ! Là je suis libre !

Capitaine Nemo dans Vingt mille lieues sous les mers, 1870

Jules Verne

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier chaleureusement Karine Leblanc et Bernard Quéguiner pour m'avoir fait confiance il y a trois ans en me choisissant comme candidat pour représenter leur sujet. Merci pour vos précieux conseils et pour m'avoir guidé tout au long de cette thèse, tout en me laissant l'indépendance dont j'avais besoin. J'ai bien conscience de la chance que j'ai eu de pouvoir travailler sur un sujet aussi passionnant, de pouvoir participer à une expédition dans l'Océan Austral (un vieux rêve !), et d'avoir été aussi bien encadré. Ces trois années ont été un plaisir plus qu'une peine et c'est sans aucun doute grâce à votre encadrement. Il est rare de rencontrer des personnes engagé·e·s comme vous l'êtes, surtout dans la "neutralité" du milieu scientifique, et ça fait du bien ! Vous décrochez haut la main le titre du·de la meilleur·e direct·eur·rice de thèse !

Merci à Véronique Cornet pour m'avoir transmis ses connaissances sur l'identification taxonomique du phytoplancton et pour m'avoir aiguillé lors des manipulations en laboratoire. Je remercie également Justine Legras pour les interminables heures qu'elle a passé à compter les échantillons du phytoplancton. Les données présentées dans cette thèse sont le résultat d'un travail d'équipe, et ce travail n'aurait pu aboutir sans ton aide.

Merci également à Ingrid Obernosterer, cheffe de mission du programme MOBYDICK pour sa disponibilité au cours de ces 38 jours passés à braver les eaux tumultueuses (dix mètres de creux quand même !) de l'Austral. Je remercie également mes camarades de mission : Solène Irion, Coco Koedooder, Yan Liu, Clara Peron, Nagib Bhairy, Jérémie Habasque, et Audrey Guennégues. Je n'oublierai pas nos soirées endiablées sur la piste de dance du Marion et notre semaine post-mission passée à la Réunion à arpenter le Cirque de Mafate.

Merci à Christian Tamburini, Damien Cardinal, et Pascal Hingamp qui ont suivi l'avancée de mon travail au cours des comités de thèse et ont toujours été bienveillants et de bons conseils. Je tiens également à remercier Marcel Babin et Aude Leynaert pour avoir accepté d'être rapporteur·e de cette thèse ainsi que Yolanda Del Amo, Xavier Crosta, Stéphane Blain, et Frédéric Le Moigne pour avoir accepté d'être examinat·eur·rice.

Merci à la team des "Sc****" (l'omission des dernières lettres est voulue, pour préserver les membres de ce groupe) : Lauric Reynes, Guillaume Marchessaux, Amélie Vernale, Quentin Langevin, et Justine Legras. Je garderai en mémoire tous les bons moments passés avec vous : des soirées passées dans certains lieux improbables aux apéros sur la plage, sans oublier les rooftop ! Merci d'avoir veillé à ce que ces trois années de thèse ne soient pas non plus trop studieuses.

Je tiens à remercier Crapulou, mon meilleur ami non-humain aux grandes oreilles (*Oryctolagus cuniculus*) qui remplit chaque jour un peu mon cœur de bonheur. Puissent tes frères et sœurs enfermés dans d'horribles cages être un jour libres ! Merci également à Berlioz, Watson, Caïman, Sita, Wiko, et à ceux qui partagent cette même soif de justice de faire partie de mon cercle d'amis. Les concerts et les déménagements que nous avons vécus ensemble resteront gravés dans ma mémoire... L'humanité manque cruellement de gens comme vous !

Merci à ma mère et mon frère Adrien qui m'ont toujours encouragé à continuer les études, même si elles étaient difficiles, et à suivre mes passions. Je remercie également mon frère Victor pour la gentillesse et la capacité d'écoute qu'il m'a témoigné tout au long de mon parcours. Tu as toujours été là, même dans les moments compliqués.

Merci à Josiane Thiémonge, sans nul doute la meilleure des belles-mamans, pour son accueil chaleureux et ses délicieux petits-plats, chaque fois préparés avec amour.

Enfin et surtout merci à Marie. Merci d'avoir accepté tous ces sacrifices. La vision du monde que nous partageons est précieuse.

Table des matières

1	INTRODUCTION	1
1.1.	Influence des changements climatiques en cours sur les régions polaires	2
1.1.1.	Évolution rapide du cycle du carbone	2
1.1.2.	Impact des changements climatiques sur les régions polaires.....	4
1.1.3.	Influence des changements climatiques sur les communautés planctoniques.....	6
1.2.	Séquestration du carbone par les océans	8
1.2.1.	Les trois pompes océaniques de carbone classiques	8
1.2.2.	Émergence d'une diversité de pompes océaniques de carbone	11
1.2.3.	Fonctionnement et variabilité du puits de carbone anthropique de l'océan Austral.....	14
1.3.	Couplage des cycles du carbone et du silicium via les diatomées	17
1.3.1.	Le succès écologique des diatomées	17
1.3.2.	Distribution de l'acide orthosilicique et des diatomées dans l'océan global.....	21
1.3.3.	Importance des diatomées pour l'export de carbone : l'effet ballast	24
1.4.	Facteurs limitant le développement des diatomées dans les régions polaires.....	25
1.4.1.	Conditions générales initiant le développement de blooms en eaux libres.....	25
1.4.2.	Développement du phytoplancton dans les zones de glace saisonnière de l'Arctique.....	27
1.4.3.	Le rôle limitant du fer dans l'Océan Austral	29
1.4.4.	Co-limitations dans l'océan Austral	31
1.4.5.	Influence des limitations sur la stœchiométrie des diatomées.....	32
1.5.	Rôle de la structure des communautés dans les processus de production et d'export du C et du Si ..	34
1.5.1.	Les flux d'export du carbone à l'échelle globale.....	34
1.5.2.	Influence de la diversité des diatomées sur les processus d'export.....	36
1.5.3.	Influence des modes de mortalité sur l'export.....	38
1.6.	Présentation des zones d'étude et des objectifs de la thèse	41
1.6.1.	Présentation du programme MOBYDICK.....	41
1.6.2.	Présentation du programme Green Edge.....	42
1.6.3.	Objectifs et structure de la thèse	43
2	MATERIEL ET METHODES	47

2.1. Introduction	47
2.2. Caractéristiques des zones d'études et stratégie d'échantillonnage.....	48
2.2.1. Le plateau des Kerguelen	48
2.2.2. La baie de Baffin	51
2.2.3. Paramètres étudiés	54
2.3. Techniques de prélèvement et traitements réalisés à bord.....	55
2.3.1. Acquisition des paramètres hydrologiques et optiques.....	55
2.3.2. Prélèvement des échantillons	56
2.3.3. Conservation des échantillons.....	57
2.3.4. Méthode d'incubation pour les mesures d'absorption du silicium	58
2.3.5. Observations et traitements réalisés à bord sur les échantillons frais.....	61
2.4. Analyses en laboratoire.....	63
2.4.1. Dosage de la silice particulaire	63
2.4.2. Les mesures de production	66
2.4.3. Composition des communautés planctoniques	69
2.4.4. Analyse des lipides	74
2.5. Analyses statistiques	75
3 DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES COMMUNAUTES DE DIATOMEES	
DANS LA BAIE DE BAFFIN	79
3.1. Introduction	80
3.2. Succession des communautés de diatomées en lien avec la fonte de la banquise et le gradient des masses d'eau (article 1)	81
3.3. Structure des communautés planctoniques.....	120
3.4. État physiologique des diatomées et rapports élémentaires.....	121
3.5. Limitation nutritionnelle	122
3.6. Influence des paramètres environnementaux sur la structure des communautés de diatomées.....	124
3.7. Synthèse du Chapitre 3.....	129
4 INFLUENCE DES COMMUNAUTES DE DIATOMEES SUR LES PROPRIETES	
BIOGEOCHIMIQUES DE LA MATIERE PARTICULAIRE ET LES FLUX DU SI ET DU C	
DANS LA REGION DES KERGUELEN.....	133
4.1. Introduction	134
4.2. Synthèse des résultats de KEOPS 1 et 2	136

4.3. Influence des communautés de diatomées sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire dans la couche de surface (article 2)	138
4.4. Influence des paramètres environnementaux sur la structure des communautés de diatomées.....	173
4.5. Nature des particules et stocks intégrés du Si et du C en profondeur (article 3, en préparation)	176
4.6. Synthèse du Chapitre 4.....	221
5 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	227
5.1. Synthèse des résultats.....	227
5.2. Perspectives de recherche	230
BIBLIOGRAPHIE	237
ANNEXES.....	263

Liste des Figures

Figure 1-1: Évolution des concentrations en CO ₂ atmosphérique et budget global du carbone en fonction du temps.....	3
Figure 1-2: Évolution de la banquise en Arctique depuis la fin des années 70.	5
Figure 1-3: Diagramme conceptuel illustrant les liens entre la pompe à tissus mous (appelée aussi "pompe biologique gravitationnelle") et le réseau trophique pélagique.	9
Figure 1-4: Évolution des concentrations en macronutriments et chlorophylle <i>a</i> en lien avec la circulation océanique de l'océan Austral.	15
Figure 1-5: Images acquises au microscope électronique à balayage (MEB) d'une diatomée centrique (<i>Thalassiosira tumida</i> , à gauche) et d'une chaîne de diatomées pennées (<i>Fragilariopsis kerguelensis</i> , à droite) collectées lors de la campagne MOBYDICK.	18
Figure 1-6: Arbre schématisant les relations phylogénétiques au sein du plancton eucaryote et indiquant le rôle des différentes lignées dans les processus d'export.	20
Figure 1-7: Estimation des dates de divergence des principales lignées de diatomées en lien avec les événements majeurs de l'histoire de la Terre.....	21
Figure 1-8: Biogéographie des diatomées d'après le modèle océanique couplé physique/biogéochimie/écosystème du MIT.	23
Figure 1-9: Schéma conceptuel représentant l'impact des forçages physiques et biologiques sur le cycle saisonnier de développement du phytoplancton dans les eaux ouvertes de l'océan Atlantique Nord.....	26
Figure 1-10: Schéma conceptuel de la phénologie du bloom printanier dans une zone de glace saisonnière.....	28
Figure 1-11: Flux verticaux de <i>POC</i> à l'échelle globale.....	35
Figure 2-1: Topographie du plateau des Kerguelen et représentation schématique de la circulation océanique dans la partie nord du plateau.	49
Figure 2-2: Évolution saisonnière des concentrations en chlorophylle <i>a</i> en surface au niveau du plateau des Kerguelen (station M2).....	50
Figure 2-3: Concentrations en chlorophylle <i>a</i> en surface au niveau du plateau des Kerguelen au cours de la période d'échantillonnage de MOBYDICK.	51
Figure 2-4: Topographie de la baie de Baffin et représentation schématique de la circulation océanique.....	52
Figure 2-5: Images composites moyennées sur 5 jours des concentrations en chlorophylle <i>a</i> en surface (MODIS level 3 product) dans la baie de Baffin au cours de la période de fonte de l'année 2016.	52
Figure 2-6: Localisation des stations échantillonnées lors de la campagne Green Edge. 53	
Figure 2-7: Photos des instruments utilisés pour l'échantillonnage.....	57

Figure 2-8: Photo des incubateurs utilisés lors de la campagne MOBYDICK simulant différents niveaux d'irradiance par rapport au PAR de surface.....	59
Figure 2-9: Effet de la prise en compte ou non de l'atténuation du PAR par la banquise sur les taux de production journalier de la BSi.	60
Figure 2-10: Représentation des rapports [Si2]:[Al2] issus de la deuxième extraction en milieu alcalin, en fonction des pourcentages de correction de la BSi.....	66
Figure 3-1: Principaux groupes planctoniques observés en surface et au niveau du SCM durant la campagne Green Edge.	120
Figure 3-2: Contribution des frustules vides au nombre total de diatomées comptées en surface et au niveau du SCM.	121
Figure 3-3: Rapport BSi:POC _{diatomée} en surface et au niveau du SCM.....	122
Figure 3-4: Influence d'un enrichissement en macronutriments (+Si vs. +Si+N+P) sur la vitesse spécifique d'absorption du silicium.	123
Figure 3-5: Analyse en composante principale réalisée à partir a) des données d'abondances (log (x + 1) transformées) des principaux taxa et b) des paramètres environnementaux (centrés et réduits) des stations.....	125
Figure 3-6: Analyse canonique des correspondances (CCA) basée sur les abondances (log (x + 1) transformées) des principaux taxa en relation avec les paramètres environnementaux (centrés et réduits).....	127
Figure 3-7: <i>Heatmap</i> réalisée à partir des coefficients de corrélation des régression sPLS entre les taxa de diatomées et les variables environnementales.	128
Figure 4-1: Analyse canonique des correspondances (CCA) basée sur les abondances (log(x+1) transformées) des principaux taxa en relation avec les paramètres environnementaux (centrés et réduits).....	173
Figure 4-2: <i>Heatmap</i> réalisée à partir des coefficients de corrélation des régression sPLS entre les taxa de diatomées et les variables environnementales.	175
Figure 4-3: Location of the Kerguelen Plateau in the Indian sector of the Southern Ocean and detailed map of the satellite-derived surface chlorophyll a concentration (MODIS level 3 product) averaged over March 2018.	181
Figure 4-4: Bottle net casts at the 4 different sampling sites from west to east, and for the different revisits (1,2,3). Bottom bathymetry is indicated in bold italic numbers. The green rectangle indicates the Phytonet collection depth in the surface layer from 0 to 125 m.	182
Figure 4-5: Characterization of particles collected by the Bottle net.	187
Figure 4-6: Selection of SEM images showing diatom debris within different types of fecal pellets.....	190
Figure 4-7: Relative contribution of intact and detrital cells (i.e. empty, broken, crunched, and infected) to total diatom abundances in Phytonet (upper panel) and Bottle net (lower panel) samples.....	197
Figure 4-8: Relative contribution of diatom cells main taxa to total abundance (i.e. comprising both intact and detrital cells) in the Phytonet samples (upper panel) and in the Bottle net samples (lower panel).....	197

Figure 4-9: Relative contribution of diatom cells main taxa to C biomass (i.e. comprising intact cells only) in the Phytonet samples (upper panel) and in the Bottle net samples (lower panel).....	197
Figure 4-10: Relative contribution of main diatom taxa to lipid content, based on enumeration of cells positively labelled with Nile Red.....	199
Figure 4-11: Schéma conceptuel synthétisant les principaux résultats obtenus à partir de la comparaison entre les stations de référence pour le plateau naturellement fertilisé par le fer (M2) et la zone <i>HNLC</i> (M4).	225

Liste des publications

1. **Lafond, A.**, Leblanc, K., Quéguiner, B., Moriceau, B., Leynaert, A., Cornet, V., Legras, J., Ras, J., Parenteau, M., Garcia, N., Babin, M., and Tremblay, J.-E. 2019. Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay. *Elem Sci Anth*, 7(1), p.44. doi: <http://doi.org/10.1525/elementa.382>
2. **Lafond, A.**, Leblanc, K., Legras, J., Cornet, V., Quéguiner, B. 2020. The structure of diatom communities constrains biogeochemical properties in surface waters of the Southern Ocean (Kerguelen Plateau). *J Mar Syst*, 212: 103458. doi: [10.1016/j.jmarsys.2020.103458](https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103458)
3. Leblanc, K., **Lafond, A.**, Legras, J., Cornet, V., Quéguiner, B. Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes. Article en préparation.
4. Massicotte, P., Amiraux, R., Amyot, M. P., Archambault, P., Ardyna, M., Arnaud, L., [...] **Lafond, A.**, [...] & Bélanger, S. (2020). Green Edge ice camp campaigns: understanding the processes controlling the under-ice Arctic phytoplankton spring bloom. *Earth Syst Sci Data*, 12(1), 151-176. doi: <https://doi.org/10.5194/essd-12-151-2020>

Liste des communications

1. **Lafond, A.**, Leblanc, K., Quéguiner, B., Moriceau, B., Leynaert, A., Cornet, V., Legras, J., Ras, J., Parenteau, M., Garcia, N., Babin, M., and Tremblay, J.-E. Diatom spring bloom in the Arctic baffin Bay : Community structure and functional traits. **Poster** présenté lors de la *Gordon Research Conferences*, Barga (Italie), 2019.
2. **Lafond, A.**, Leblanc, K., Quéguiner, B., Legras, J., Cornet, V. Diatom-specific contribution to silica deposition using the fluorescent dye PDMPO and image analysis. **Poster** présenté lors de la conférence CENTURI sur le thème de l'imagerie, Marseille, 2019.
3. **Lafond, A.**, Leblanc, K., Legras, J., Cornet, V., Quéguiner, B. Influence of diatom community structure on particulate matter composition around the naturally iron-fertilized Kerguelen Plateau (Southern Ocean). **Poster** présenté lors de l'*Ocean Sciences Meeting*, San Diego (USA), 2020.
4. **Lafond, A.** Surface diatom community structure, biomass, and physiology. **Présentation** lors du post-cruise meeting du programme MOBYDICK, Paris, 2019.
5. **Lafond, A.**, Leblanc, K., Quéguiner, B., Moriceau, B., Leynaert, A., Cornet, V., Legras, J., Ras, J., Parenteau, M., Garcia, N., Babin, M., and Tremblay, J.-E. Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay. **Présentation** lors du post-cruise meeting du programme Green Edge, Nice, 2019.
6. **Lafond, A.**, Leblanc, K., Legras, J., Cornet, V., Quéguiner, B. Diatom assemblage structure during a late summer bloom around the Kerguelen Plateau (MOBYDICK). **Présentation** lors de l'IMBeR, Brest, 2019.

Durant ces trois années de thèse, j'ai également dispensé **192 h de TP/TD** à des étudiant·e·s de Licence dans les domaines suivants : Chimie analytique, Chimie des eaux naturelles, Génétique des populations, Initiation à la suite Microsoft Office.

1 | Introduction

Sommaire

1.1. Influence des changements climatiques en cours sur les régions polaires	2
1.1.1. Évolution rapide du cycle du carbone	2
1.1.2. Impact des changements climatiques sur les régions polaires.....	4
1.1.3. Influence des changements climatiques sur les communautés planctoniques.....	6
1.2. Séquestration du carbone par les océans	8
1.2.1. Les trois pompes océaniques de carbone classiques	8
1.2.2. Émergence d'une diversité de pompes océaniques de carbone	11
1.2.3. Fonctionnement et variabilité du puits de carbone anthropique de l'océan Austral.....	14
1.3. Couplage des cycles du carbone et du silicium via les diatomées	17
1.3.1. Le succès écologique des diatomées	17
1.3.2. Distribution de l'acide orthosilicique et des diatomées dans l'océan global.....	21
1.3.3. Importance des diatomées pour l'export de carbone : l'effet ballast	24
1.4. Facteurs limitant le développement des diatomées dans les régions polaires.....	25
1.4.1. Conditions générales initiant le développement de blooms en eaux libres.....	25
1.4.2. Développement du phytoplancton dans les zones de glace saisonnière de l'Arctique.....	27
1.4.3. Le rôle limitant du fer dans l'Océan Austral	29
1.4.4. Co-limitations dans l'océan Austral	31
1.4.5. Influence des limitations sur la stœchiométrie des diatomées.....	32
1.5. Rôle de la structure des communautés dans les processus de production et d'export du C et du Si ..	34
1.5.1. Les flux d'export du carbone à l'échelle globale.....	34
1.5.2. Influence de la diversité des diatomées sur les processus d'export.....	36
1.5.3. Influence des modes de mortalité sur l'export.....	38
1.6. Présentation des zones d'étude et des objectifs de la thèse	41
1.6.1. Présentation du programme MOBYDICK.....	41
1.6.2. Présentation du programme Green Edge.....	42
1.6.3. Objectifs et structure de la thèse	43

1.1. Influence des changements climatiques en cours sur les régions polaires

"Le présent Accord, en contribuant à la mise en œuvre de la Convention, notamment de son objectif, vise à renforcer la riposte mondiale à la menace des changements climatiques [...], notamment en poursuivant l'action menée pour limiter l'élévation de la température à 1,5 °C par rapport aux niveaux préindustriels."

Accord de Paris sur le climat, Article 2, 2015

1.1.1. Évolution rapide du cycle du carbone

Les changements climatiques constituent l'un des grands défis auquel les sociétés humaines vont devoir faire face au cours du XXI^{ème} siècle. Tout commença par la "révolution industrielle" qui marqua le basculement plus ou moins rapide selon les pays, d'une société à dominante agraire et artisanale vers une société commerciale et industrielle. Ces activités anthropiques ont eu de profondes conséquences sur le cycle du carbone en injectant dans l'atmosphère de grandes quantités de cet élément qui étaient jusqu'ici enfouies sous forme fossile dans le sous-sol de la Terre (Ciais et al., 2013). Les concentrations en CO₂ atmosphérique sont ainsi passées de 277 ppm en 1750 à 417 ppm en 2020 (Figure 1-1). Le Quéré et al. (2018) estiment que les émissions de CO₂ liées à l'utilisation de combustibles fossiles, l'industrie, et l'exploitation des terres (principalement la déforestation) émettent chaque année dans l'atmosphère près de 10,7 Gt C. En 2015, l'accord de Paris signé par 195 pays suite aux négociations qui se sont tenues lors de la COP21 prévoit de contenir l'élévation des températures à 1,5 °C d'ici la fin du siècle. Cependant, les modèles climatiques les plus récents qui servent de base au Groupe Intergouvernemental d'Experts sur l'Évolution du Climat (GIEC) s'accordent au contraire sur une élévation de la température moyenne globale plus prononcée, pouvant atteindre 6 à 7 °C (Voosen, 2019; Zelinka et al., 2020). Paradoxalement, c'est dans les régions polaires, davantage éloignées des activités humaines, que les changements climatiques en cours sont les plus importants.

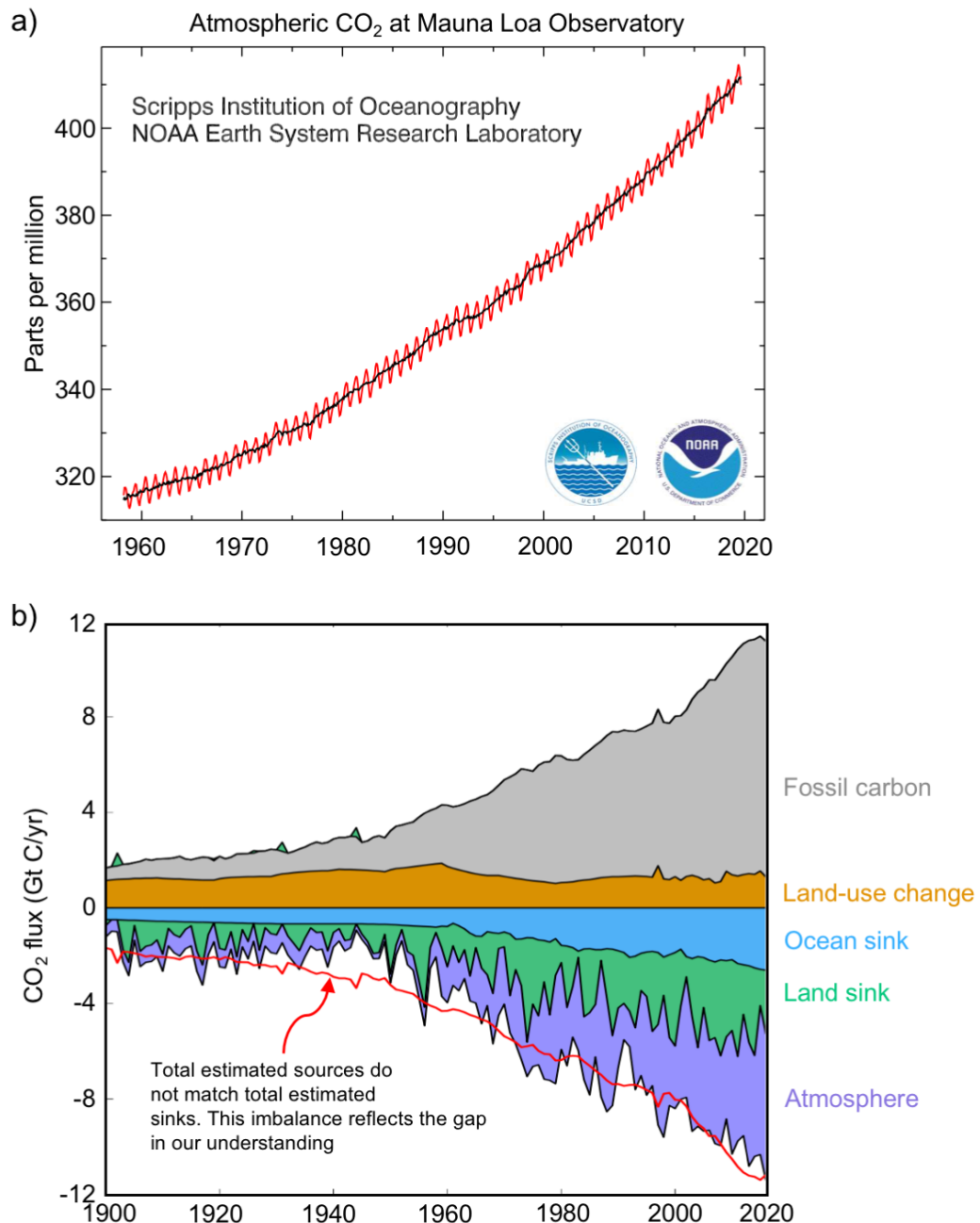


Figure 1-1: Évolution des concentrations en CO₂ atmosphérique et budget global du carbone en fonction du temps.

(a) Évolution de la concentration en CO₂ atmosphérique mesurée à Mauna Loa à Hawaï. La courbe rouge correspond aux moyennes mensuelles alors que la courbe noire représente les mêmes données après correction du cycle saisonnier. Cette série temporelle est la plus longue série de mesures du CO₂ atmosphérique existante. Elle a débuté en mars 1958 lorsque C. David Keeling de la Scripps Institution of Oceanography réalisa les premières mesures. Source : <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>. (b) Évolution du budget global du carbone. La partie supérieure du graphique représente les sources d'émissions de CO₂ alors que la partie inférieure indique les puits. Source : Le Quéré et al., 2018.

1.1.2. Impact des changements climatiques sur les régions polaires

Au cours des dernières décennies, les changements les plus importants se sont produits en Arctique, où l'augmentation de la température de l'air en surface est deux fois plus importante que la moyenne globale (Meredith et al., 2019). Depuis 1979, date de mise en service des premiers satellites d'observation, l'étendue de glace de mer (i.e. la banquise) a considérablement diminué au cours de chaque mois de l'année (Comiso et al., 2008, 2017; Cavalieri et Parkinson, 2012; Stroeve et al., 2012; Onarheim et al., 2018; Stroeve et Notz, 2018) (Figure 1-2). Les changements sont plus ou moins marqués en fonction des saisons, avec une diminution de la couverture de glace à chaque décennie de près de 12,8 % en septembre lors du maximum de fonte, alors qu'elle est de 2,5-3,5 % en mars. La proportion des glaces pluriannuelles a diminué de plus de 50 % sur la période 1984-2017, celles-ci étant progressivement remplacées par des glaces de première année, moins épaisses, qui représentent aujourd'hui 60-70 % de la couverture totale (Kwok, 2018; Stroeve et Notz, 2018). Les records de fonte de la banquise en été sont de plus en plus fréquents, comme en 2012 où la couverture de glace a atteint un minimum historique de $3,4 \times 10^6$ km² (Parkinson et Comiso, 2013) ; le deuxième niveau le plus bas ayant été enregistré plus récemment en 2020. À partir de l'assemblage de données provenant des sonars de sous-marins, et des altimètres embarqués sur les satellites ICESat et CryoSat-2, un amincissement de l'épaisseur moyenne de la banquise a été enregistré dans l'Arctique central, passant de 3,59 m en 1975 à 1,25 m en 2012 (Kwok et al., 2009; Lindsay et Schweiger, 2015; Kwok, 2018). La durée de la saison de fonte s'est également allongée, avec une initiation de plus en plus précoce de la fonte des glaces (+3 jours/décennie) et un englacement plus tardif (+7 jours/décennie) (Arrigo et van Dijken, 2011; Stroeve et Notz, 2018). Les changements en Arctique sont d'autant plus rapides qu'ils sont associés à des rétroactions positives, un phénomène appelé amplification polaire. La diminution de l'albédo associée à la fonte des glaces, à l'augmentation de la vapeur d'eau atmosphérique, et aux modifications de la couverture nuageuse, contribue à amplifier le réchauffement et la fonte (Screen et Simmonds, 2010; Serreze et Barry, 2011; Pithan et Mauritsen, 2014; Goosse et al., 2018; Stuecker et al., 2018). La plupart des modèles s'accordent sur une disparition de la glace d'été d'ici la fin du siècle, bien que la variabilité climatique naturelle et les différents scénarios d'évolution possibles des émissions anthropogéniques soient associés à des écarts importants (± 100 ans) (Overland et Wang,

2013; Jahn et al., 2016; Notz et Stroeve, 2016; Sanderson et al., 2017; Jahn, 2018; Sigmond et al., 2018).

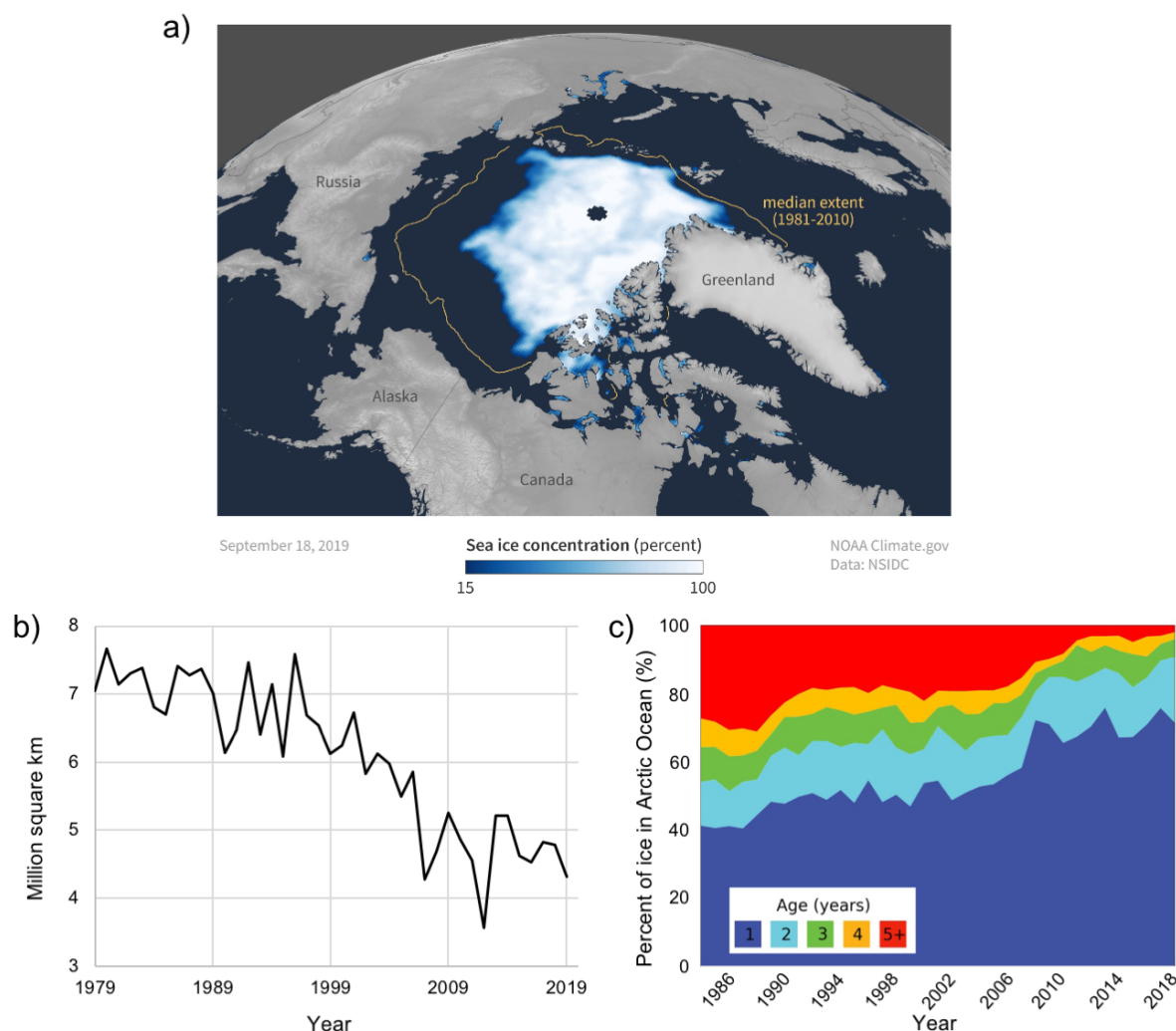


Figure 1-2: Évolution de la banquise en Arctique depuis la fin des années 70.

(a) Étendue de la glace de mer en septembre 2019 au moment du maximum de fonte. Source : [NOAA Climate.gov/NSIDC](https://climate.gov). (b) Évolution temporelle de l'étendue minimale atteinte par la banquise en été. Source : [NSIDC/NASA](https://nsidc.org). (c) Évolution de la proportion des glaces saisonnières âgées d'un an et des glaces pluriannuelles. Source : [Stroeve et Notz, 2018](#).

À l'inverse, l'étendue de la glace de mer en Antarctique n'a suivi aucune tendance significative sur la période 1979-2018 ([Ludescher et al., 2019](#)), malgré des changements à l'échelle régionale ([Holland et al., 2014](#)). Un réchauffement des eaux de surface a été observé au nord du Courant Circumpolaire Antarctique (*ACC, Antarctic Circumpolar Current*) (40°S-50°S, +0,11°C par décennie), alors qu'au sud de l'*ACC*, les eaux ont tendance à se refroidir ([Armour et al., 2016](#); [Sallée, 2018](#)). Cette réponse moins marquée

en Antarctique face à l'augmentation des gaz à effet de serre serait liée à la circulation méridienne de retournement de l'océan Austral qui transporterait une partie du flux de chaleur accumulé en surface dans l'océan profond au nord de l'ACC. Sur la période 1870-1995, l'océan Austral aurait absorbé près de 75 % de l'excès global de chaleur lié à l'accumulation des gaz à effet de serre, dont 43 % serait resté dans l'océan Austral, tandis que le flux restant aurait été redistribué aux basses latitudes (Frölicher et al., 2015). Parmi les autres changements en cours, une baisse de la salinité liée à l'augmentation des apports en eau douce a été observée dans les deux hémisphères, ce qui tend à augmenter la stratification des eaux de surface (Meredith et al., 2019). Sur l'ensemble de l'Arctique, une augmentation de près de $600 \pm 300 \text{ km}^3 \text{ an}^{-1}$ de la teneur en eau douce a été estimée entre 1992-2012 (Rabe et al., 2014), avec dans le gyre de Beaufort une accumulation de plus de 40 % au cours de la période 2003-2017 liée à la fonte des glaces et à la persistance de vents anticycloniques (Krishfield et al., 2014; Proshutinsky et al., 2015). Dans l'océan Austral, la diminution de la salinité au sud de l'ACC ($-0,02 \text{ g kg}^{-1}$ par décennie ; de Lavergne et al., 2014; Haumann et al., 2016) serait liée à l'intensification des précipitations et du transport de glace de mer par les vents au large du continent Antarctique (Haumann et al., 2016). Par ailleurs, le mode de variabilité annulaire austral (*SAM, Southern Annular Mode*), un mode climatique clé contrôlant l'oscillation méridienne de la position des courants atmosphériques dans l'océan Austral, est actuellement dans sa phase positive la plus extrême depuis près de 1 000 ans (Abram et al., 2014). Cette tendance positive, attribuée à l'augmentation des niveaux de gaz à effet de serre et à la diminution de la couche d'ozone stratosphérique, est associée à une intensification et au déplacement vers le sud des vents de secteur ouest. Parmi les autres changements actuellement enregistrés dans les eaux polaires, une acidification rapide des eaux de surface liée à la dissolution du CO_2 atmosphérique a été rapportée, avec dans l'Arctique un approfondissement (+100 m) et une expansion vers le nord (+5° de latitude) des zones de sous-saturation en aragonite ($\Omega_{\text{arag}} < 1$) sur la période 1990-2010 (Qi et al., 2017).

1.1.3. Influence des changements climatiques sur les communautés planctoniques

Les changements climatiques dans les régions polaires ont d'ores et déjà de profondes conséquences sur les écosystèmes pélagiques et plus particulièrement sur le phytoplancton (Turner et al., 2013; Deppeler et Davidson, 2017; Meredith et al., 2019;

[Ardyna et Arrigo, 2020](#)). Une augmentation significative de 5-47 % des concentrations en chlorophylle *a* a été mesurée dans différentes régions de l'océan Austral au cours des deux dernières décennies ([Del Castillo et al., 2019](#)). En Arctique, la fonte de la banquise permet à une plus grande quantité de lumière de traverser la surface de l'océan, entraînant une extension des zones favorables au développement du phytoplancton. Ces changements sont associés à une augmentation de 30-57 % de la production primaire annuelle depuis 1998 ([Arrigo et van Dijken, 2011, 2015](#); [Bélanger et al., 2013](#); [Kahru et al., 2016](#); [Lewis et al., 2020](#)), un développement plus précoce du bloom (i.e. efflorescence du phytoplancton) printanier ([Kahru et al., 2011](#); [Perrette et al., 2011](#)), ainsi qu'une augmentation de la fréquence des blooms d'automne, un phénomène habituellement rare dans les eaux arctiques ([Ardyna et al., 2014](#)). Le développement de larges blooms sous la banquise serait facilité par l'augmentation des fractures dans la glace ([Assmy et al., 2017](#)), la diminution de l'épaisseur de glace/neige et la multiplication des bassins d'eau de fonte ([Arrigo et al., 2014](#); [Zhang et al., 2015](#)), permettant une meilleure transmission des radiations photosynthétiques actives à travers la glace. L'augmentation de la proportion des glaces de première année de faible épaisseur et parcourues d'anfractuosités faciliterait également les infiltrations d'eau de mer à l'interface glace/neige et le développement du phytoplancton dans cet environnement ([Fernández-Méndez et al., 2018](#)). Les modèles n'arrivent cependant pas à s'accorder sur l'évolution future de cette production ([Steinacher et al., 2010](#); [Vancoppenolle et al., 2013](#)). Celle-ci pourrait être rapidement limitée en nutriments dans certaines régions oligotrophes de l'Arctique, principalement les nitrates, dans un contexte où les eaux de surface seront vraisemblablement plus stratifiées ([Tremblay et Gagnon, 2009](#); [Ardyna et al., 2011](#); [Wassmann et Reigstad, 2011](#); [Coupel et al., 2015](#)). Une étude récente montre cependant que si l'augmentation de la production primaire a d'abord été imputée à la diminution de la couverture de glace dans les années 1998-2012, son augmentation subséquente est principalement attribuable à l'augmentation de la biomasse du phytoplancton, probablement soutenue par un afflux de nouveaux nutriments ([Lewis et al., 2020](#)). Une limitation en nutriments pourrait également modifier la composition des communautés du phytoplancton en favorisant le développement des cellules planctoniques de petite taille (<2 µm) qui absorbent de manière plus efficace les nutriments ([Li et al., 2009](#); [Ardyna et al., 2011](#)). L'acidification des eaux polaires pourrait entraîner une corrosion importante des coquilles des organismes calcifiants, comme cela a été rapporté dans

l'océan Austral où une diminution des taux de calcification de $3,9 \pm 1,3$ % a été enregistrée sur la période 1998-2014 (Freeman et Lovenduski, 2015). Des expériences en mésocosmes ont montré que les diatomées australes ne sont pas épargnées, avec une diminution du degré de silicification de leur frustule en réponse à une augmentation de l'acidité (Petrou et al., 2019). Par ailleurs, les modifications de certains courants et l'ouverture de nouveaux passages liée à la diminution de la banquise estivale sont à l'origine de l'intrusion de nouvelles espèces en Arctique. La diatomée *Neodenticula seminae* est apparue pour la première fois depuis 800 000 ans dans la mer du Labrador, la fonte des glaces ayant facilité son transport depuis le Pacifique via l'archipel arctique canadien (Reid et al., 2007). L'aire de distribution du coccolithophoridé *Emiliana huxleyi*, habituellement caractéristique des milieux tempérés, s'est étendue aux hautes latitudes des hémisphères nord (Neukermans et al., 2018) et sud (Winter et al., 2014) ; son advection vers les eaux froides de l'Arctique étant liée à l'intensification du courant nord-atlantique (Oziel et al., 2020).

Selon Le Quéré et al. (2018), les océans absorberaient 2,4 Gt C sur les 10,7 Gt C émis chaque année par les activités humaines, soit près du quart des émissions anthropiques (Figure 1-1). Dans le contexte de ces changements climatiques, les océans jouent donc un rôle important de puits de carbone et ralentissent l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère. Dans la section suivante, nous allons voir que le transfert du CO₂ atmosphérique vers les océans est lié au couplage de processus physiques, chimiques et biologiques, ce que l'on nomme sous le terme générique de "pompes océaniques du carbone".

1.2. Séquestration du carbone par les océans

If the oceans die, we die.

Captain Paul Watson

1.2.1. Les trois pompes océaniques de carbone classiques

Le carbone dans l'océan se trouve principalement sous la forme de carbone inorganique dissous ($DIC = [CO_2 \text{ dissous}] + [H_2CO_3] + [HCO_3^-] + [CO_3^{2-}]$), et dans une moindre mesure sous forme de carbone organique dissous (*DOC*). Parmi les pompes océaniques de

carbone dites "classiques", connues depuis plus de trois décennies (Volk et Hoffert, 1985), on distingue généralement la pompe à tissus mous, la pompe des carbonates et la pompe de solubilité.

La **pompe à tissus mous**, appelée aussi "pompe biologique gravitationnelle", correspond au flux vertical de carbone organique particulaire (*POC*) dans l'océan qui débute par l'absorption du *DIC* et des nutriments dissous par les organismes photosynthétiques pour produire de la matière organique grâce à la photosynthèse (Turner, 2015; Siegel et al., 2016) (Figure 1-3).

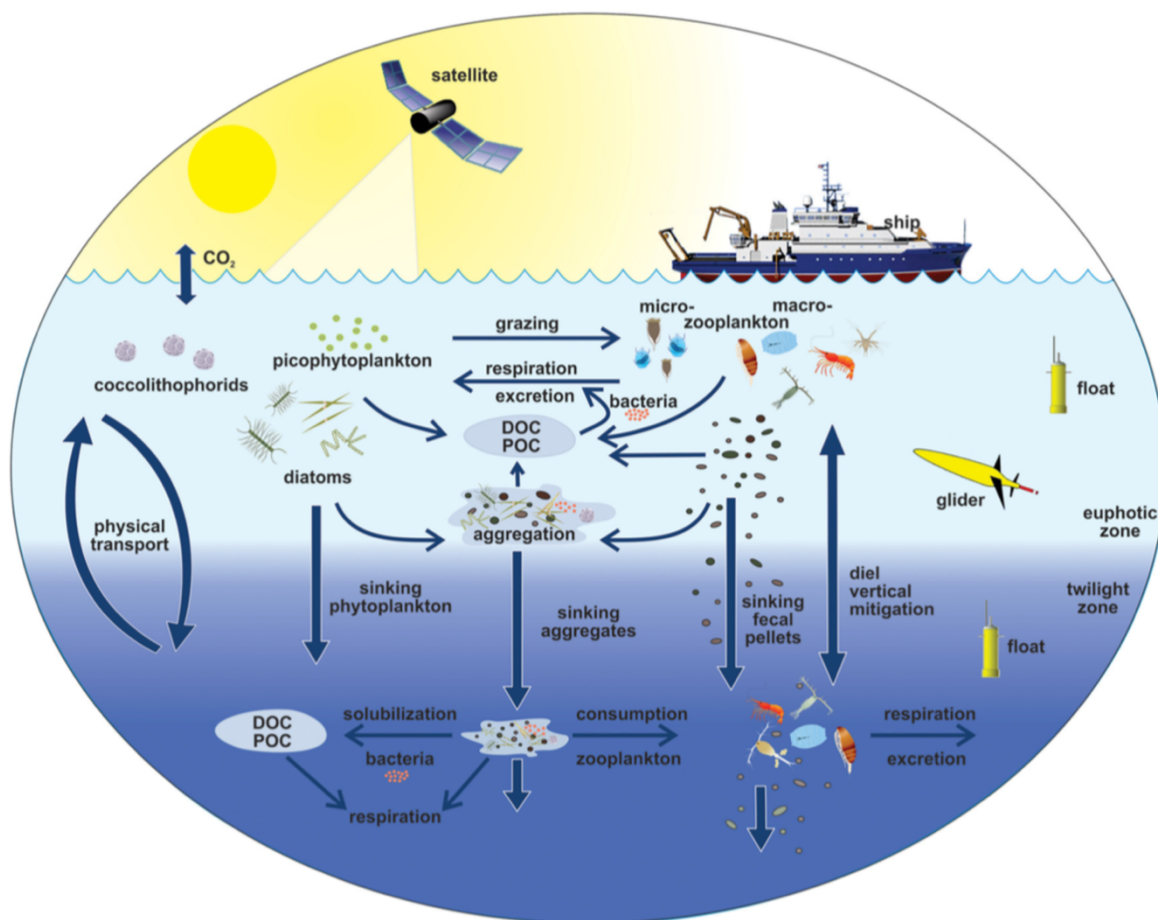


Figure 1-3: Diagramme conceptuel illustrant les liens entre la pompe à tissus mous (appelée aussi "pompe biologique gravitationnelle") et le réseau trophique pélagique.

La zone en bleu claire représente la couche euphotique, alors que la zone en bleu foncée représente la couche mésopélagique. Les instruments permettant d'échantillonner ces différentes couches sont représentés. L'export actif de carbone via la migration verticale des organismes est également représenté, bien que l'inclusion de ce concept dans la pompe à tissus mous ne fasse pas l'unanimité entre les auteurs. Source : Siegel et al., 2016.

Cette matière, appelée production primaire, constitue la base des réseaux trophiques dans l'océan et peut être ensuite transférée vers les échelons trophiques supérieurs (e.g. zooplancton) ou bien être progressivement reminéralisée par l'activité bactérienne le long de la colonne d'eau. Seule une petite fraction de cette matière est exportée au-dessous de la couche de surface et atteint le fond des océans pour y être stockée dans les eaux profondes ou les sédiments pour des millénaires, voire sur des temps géologiques (Ciais et al., 2013). En effet, sur les 45 Gt C produits annuellement par le phytoplancton (Falkowski, 1998), entre 4-21 Gt C seraient exportés hors de la couche de surface définie généralement à 100 m (Lima et al., 2014, et références incluses), et il n'en resterait que 0,3-0,5 Gt C à plus de 2 000 m de profondeur (Lutz et al., 2007; Guidi et al., 2015). L'export de *POC* se fait par la sédimentation passive des particules sous forme de phytodétritus, pelotes fécales, ou agrégats. Sans la pompe à tissus mous, les concentrations en CO₂ atmosphérique seraient de 170–200 ppm supérieures aux concentrations actuelles (Siegenthaler et Sarmiento, 1993; Parekh et al., 2006).

La **pompe des carbonates** correspond à la production et à l'export de particules minérales de carbone (*PIC*) sous forme de carbonate de calcium (calcite ou aragonite) synthétisé par des organismes calcifiants, principalement les coccolithophoridés, les foraminifères et les ptéropodes. Cette pompe exporterait 0,90 Gt C hors de l'océan de surface, mais seulement 0,16 Gt C atteindraient les fonds marins en raison de la dissolution du *PIC* dans la colonne d'eau (Battaglia et al., 2016). Par ailleurs, la précipitation de ce squelette calcaire induit la libération de dioxyde de carbone selon la réaction suivante :



L'export de *PIC* sous la couche de surface cause donc une diminution du *DIC* et de l'alcalinité selon un rapport 1 : 2, et contre-intuitivement une augmentation de la pCO₂ à la surface des océans. Ce processus, que l'on désigne souvent comme la contre-pompe des carbonates, a pour conséquence de diminuer le gradient océan-atmosphère et donc le flux de CO₂, contrebalançant ainsi partiellement les effets de la pompe à tissus mous (Frankignoulle et al., 1994; Boyd et Trull, 2007; Zeebe, 2012). L'influence de la calcification par rapport à la photosynthèse peut être estimée via le "*rain ratio*" qui correspond au rapport CaCO₃:C_{org} de la matière particulaire en train de couler (Archer, 1991). Dans le futur, une baisse importante de la calcification en raison de l'acidification

des océans pourrait engendrer une diminution de ce ratio et ainsi contrer en partie l'augmentation des concentrations en CO₂ dans l'atmosphère (Riebesell et al., 2000; Zondervan et al., 2001; Beaufort et al., 2011; Hutchins, 2011). L'influence de la calcification sur la séquestration du carbone est visible dans certaines régions de l'océan Austral où des "rain ratio" élevés sont à l'origine d'une diminution de la quantité de CO₂ transférée dans l'océan profond par la pompe à tissus mous de près de 32 % (Salter et al., 2014).

Ces pompes biologiques, et en particulier la pompe à tissus mous, jouent par ailleurs un rôle important en établissant la majorité du gradient vertical de *DIC* entre la surface et l'océan profond ($\approx 300 \mu\text{mol kg}^{-1}$), ce qui permet le fonctionnement d'une **pompe de solubilité** faisant intervenir des processus physico-chimiques (Sarmiento et Gruber, 2006). La dissolution du CO₂ atmosphérique à la surface des océans dépend de ce gradient et de la température de l'eau. La dissolution est ainsi favorisée dans les eaux froides des hautes latitudes qui s'enrichissent progressivement en *DIC* avant de plonger en profondeur sous l'effet de leur densité. Ces zones de subduction alimentent la circulation méridienne de retournement (Wunsch, 2002) et se trouvent principalement dans l'Atlantique nord (Karleskind et al., 2011) et dans la zone subantarctique de l'océan Austral (Sallée et al., 2012), qui constituent des puits importants de carbone. Cependant, ce *DIC* piégé en profondeur est ensuite en partie restitué à l'atmosphère lorsque les eaux profondes refont surface. La pompe de solubilité permet donc une séquestration du CO₂ sur des échelles de temps intermédiaires, de l'ordre de la centaine au millier d'années, contrairement aux pompes biologiques qui sont les seules à permettre une séquestration définitive du C dans le sédiment (aux échelles géologiques). La quantité de *DIC* exportée en dessous de la couche de mélange est cependant bien plus importante (265 Gt C/an ; Levy et al., 2013) et cette pompe constitue le principal puits actuel de carbone anthropique.

1.2.2. Émergence d'une diversité de pompes océaniques de carbone

Alors que les trois pompes décrites précédemment sont souvent présentées comme les principales pompes océaniques de carbone, la dernière décennie a vu l'émergence de

nouveaux concepts, mettant en évidence l'importance d'autres voies dans l'export du carbone en profondeur.

La **pompe microbienne** est un concept émergent qui correspond à la séquestration sur le long terme du carbone organique dissous réfractaire résultant des processus microbiens (Jiao et al., 2010). Le stock océanique de *DOC* (≈ 662 Gt C ; Hansell et al., 2009) est comparable au stock de carbone atmosphérique (≈ 720 Gt C ; Falkowski, 2000) et est constitué d'un mélange hétérogène de composés organiques que l'on classe en différentes catégories en fonction de leur biodisponibilité. Le *DOC* labile (*LDOC*) peut être consommé par les micro-organismes hétérotrophes (e.g. archées, bactéries, protistes, etc.) en quelques jours, voire quelques heures, alors que le *DOC* semi-labile (*SLDOC*) peut persister durant des mois, voire des années dans la colonne d'eau. Le *DOC* récalcitrant (*RDOC*) est quant à lui résistant à la décomposition biologique et persiste dans la colonne d'eau durant des millénaires ($\approx 16\ 000$ ans), permettant une séquestration efficace du carbone (Hansell, 2013). La pompe microbienne correspond à l'ensemble des processus microbiens impliqués dans la production de *RDOC*. Trois voies principales ont été identifiées : la libération d'exsudats lors de la production et la prolifération des micro-organismes, la libération de macromolécules de la paroi cellulaire lors de la lyse virale, et la dégradation bactérienne du *POC*. Une estimation récente suggère que la pompe microbienne pourrait piéger dans l'océan actuel $0,2$ Gt C an⁻¹ (Legendre et al., 2015).

Un autre concept récent est celui de la **pompe lithogénique de carbone**. Le transport de poussières atmosphériques à la surface de l'océan entraînerait l'adsorption de la matière organique dissoute (*DOM*) sur les particules lithogéniques. En raison de leur densité plus élevée, ces particules minérales favoriseraient l'export du *DOC*, qui autrement resterait piégé en surface sous forme dissoute. Ce concept a été formulé sur la base d'observations *in situ* (Ternon et al., 2009) et d'expériences en mésocosmes (Bressac et al., 2014). Actuellement, il n'existe aucune estimation de l'importance mondiale de la pompe lithogénique de carbone. Sa quantification est compliquée en raison de la difficulté à discriminer les effets de la fertilisation associée aux événements de poussières atmosphériques (i.e. stimulation de la production nouvelle) et de l'adsorption directe du *DOM* sur les particules lithogéniques (Guieu et al., 2014).

Outre la pompe à tissus mous (ou *BGP*, *Biological Gravitational Pump*), un article de synthèse récent de [Boyd et al. \(2019\)](#) souligne l'importance de voies d'exportation supplémentaires dans l'injection des particules en profondeur. Ces pompes à injection de particules (*PIP*, *Particule-Injection Pump*), moins bien connues, sont médiées par des processus physiques et/ou biologiques et peuvent exporter toutes les classes de particules. Parmi ces *PIP*, on distingue la **pompe de la couche de mélange**. Elle est liée à l'accumulation biologique de particules en surface au printemps et en été (i.e. en période productive). Ces particules sont ensuite diluées sur la profondeur de la couche de mélange pendant l'hiver, puis piégées en profondeur au moment de la stratification au début du printemps. Cette pompe serait responsable d'un flux de carbone global sous la couche de surface de 0,1-0,5 Gt C an⁻¹ ([Dall'Olmo et al., 2016](#)). Bien que ce concept soit connu depuis longtemps ([Bishop et al., 1986](#); [Gardner et al., 1995](#)), cette pompe n'a pu être étudiée en détail que récemment, suite aux avancées dans le développement des flotteurs de profilage optique (BGC-Argo) et de proxies permettant d'estimer les concentrations des particules en surface via les satellites ([Dall'Olmo et al., 2016](#)). L'efficacité de cette pompe est plus importante aux hautes latitudes car ces régions sont caractérisées par une importante variabilité saisonnière de la profondeur de la couche de mélange. La **pompe de subduction des tourbillons à méso-échelle** permet le transport en profondeur des eaux de surface riches en particules en seulement quelques jours, sur des échelles spatiales de 1-10 km, grâce à l'intense circulation verticale associée aux tourbillons et aux fronts océaniques ([Omand et al., 2015](#); [Stukel et al., 2017](#)). De nos jours, les gliders permettent de cartographier en 3D les champs d'écoulement des tourbillons. Ces instruments ont permis de mettre en évidence des concentrations élevées de particules à la périphérie des tourbillons, formant des filaments distincts à des profondeurs de 100–350 m ([Omand et al., 2015](#)). La **pompe à lipides saisonnière**, importante aux hautes latitudes, est liée à l'hibernation des copépodes entre 600-1400 m de profondeur durant l'hiver ([Jónasdóttir et al., 2015](#)). Au cours de la diapause hivernale, les copépodes catabolisent en profondeur les lipides riches en carbone qu'ils ont accumulés dans les couches supérieures durant la période estivale, ce qui permet un transport actif du carbone directement sous la pycnocline permanente. L'efficacité de cette pompe dépend de la température de la couche mésopélagique, mais également de l'abondance et de la taille des copépodes. Enfin, la **pompe des migrants mésopélagiques** est liée au transport actif de carbone en profondeur au cours de la migration nyctémérale de

certaines métazoaires au sein du mésozooplancton (e.g. copépodes) et des poissons mésopélagiques carnivores (e.g. myctophidés) (Schnetzer et Steinberg, 2002; Bollens et al., 2011; Bianchi et al., 2013a, b; Davison et al., 2013; Turner, 2015). Cette pompe permet l'injection de carbone sous forme particulaire ou dissoute directement à la profondeur de migration des organismes (≈ 400 m), limitant ainsi la reminéralisation du carbone par les bactéries. La migration rapide (en quelques heures) des organismes en profondeur est en effet associée à différents processus libérant du carbone : la respiration (libération de CO_2), l'exsudation et la défécation (libération de *POC/DOC*). Cette pompe a longtemps été incluse dans la pompe à tissus mous.

Selon Boyd et al. (2019), les *PIP* seraient responsables de près de 40 % de l'export total des particules, la fraction restante étant exportée par la pompe à tissus mous. Ces *PIP* séquestrent le carbone sur des échelles de temps variables qui dépendent essentiellement de la profondeur à laquelle les particules sont injectées et de la nature des particules (i.e. particules en suspension ou en train de couler).

1.2.3. Fonctionnement et variabilité du puits de carbone anthropique de l'océan Austral

Sur l'ensemble des émissions anthropiques de CO_2 captées par les océans, environ 40 % le seraient par l'océan Austral, principalement entre 35 °S et 50 °S (Sabine, 2004; Takahashi et al., 2012; Frölicher et al., 2015). Cette capacité à piéger le carbone excédentaire de l'atmosphère est en partie liée à la circulation océanique. Une des principales caractéristiques de l'océan Austral est la présence du Courant Circumpolaire Antarctique dirigé vers l'est, et généré par les vents d'ouest (connus aussi sous les noms de quarantièmes rugissants et cinquantièmes hurlants) qui sont particulièrement violents dans cette région du globe. L'*ACC* entoure le continent Antarctique sans interruption en raison de la quasi-absence de masses continentales, transportant approximativement 130 Sv (million de mètres cube d'eau par seconde) sur une distance de près de 21 000 km, une largeur variable de 200-1 000 km et une profondeur pouvant atteindre les 4 000 m (Cunningham, 2003).

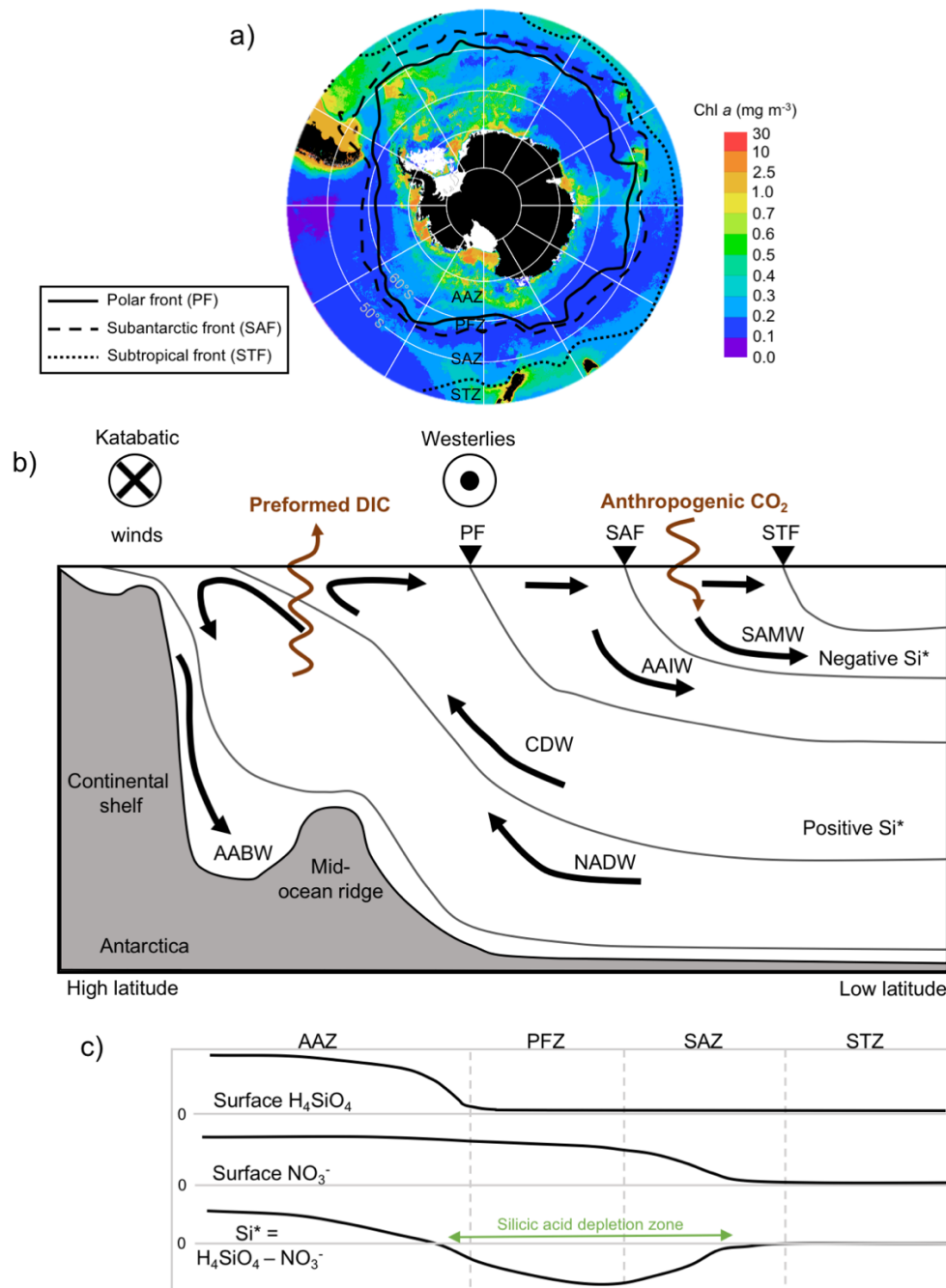


Figure 1-4: Évolution des concentrations en macronutriments et chlorophylle *a* en lien avec la circulation océanique de l'océan Austral.

a) Image composite des concentrations en chlorophylle *a* de surface sur la période juillet 2002 - mars 2012 (MODIS level 3 product) superposée aux fronts majeurs qui délimitent les zones hydrologiques de l'Océan Austral (STZ : Subtropical Zone, SAZ : Subantarctic Zone, PFZ : Polar Frontal Zone, AAZ : Antarctic Zone). La position du Subtropical Front est tirée de Orsi et al. (1995), alors que les positions du Subantarctic Front et du Polar Front sont tirées de Sallée et al. (2008). (b) Section verticale représentant la circulation océanique générale et les différentes masses d'eau. (c) Évolution des concentrations en nitrate, acide orthosilicique, et Si^* ($= \text{H}_4\text{SiO}_4 - \text{NO}_3^-$) dans les eaux de surface, le long d'une méridienne située dans le secteur Atlantique de l'océan Austral. Modifié d'après Sarmiento et al., 2004.

L'ACC est à l'origine d'une structuration méridienne très forte (Figure 1-4), en divisant l'Océan Austral en trois grandes zones hydrologiques distinctes séparées par des fronts dynamiques sinueux et fortement contraints par la bathymétrie : la zone subantarctique (*SAZ, Subantarctic Zone*) au nord de l'ACC, et la zone de transport de l'ACC dans laquelle on distingue la zone du front polaire (*PFZ, Polar Frontal Zone*) et la zone Antarctique (*AAZ, Antarctic Zone*) (Orsi et al., 1995; Pollard et al., 2002; Sallée et al., 2008). L'AAZ peut également être divisée en deux régions hydrologiques distinctes : la zone océanique ouverte en permanence (*POOZ, Permanently Open Ocean Zone*) et la zone de glace saisonnière (*SIZ, Seasonal Ice Zone*) qui est sous l'influence de la banquise en hiver. Des récentes avancées suggèrent cependant que l'ACC ne serait pas constitué d'un ensemble cohérent de fronts continus autour de la ceinture circumpolaire, mais plutôt d'un réseau de structures à méso-échelle qui peuvent spontanément se former et disparaître, se diviser et fusionner (Chapman et al., 2020). La circulation méridienne de retournement de l'océan Austral peut être vue schématiquement comme constituée de deux cellules convectives situées de chaque côté de la divergence antarctique (entre 60 °S et 65 °S). Le transport d'Ekman vers le nord, associé aux vents d'ouest, entraîne une remontée de la *CDW (Circumpolar Deep Water)* et de la *NADW (North Atlantic Deep Water)* au sud de l'ACC. Arrivées en surface, ces eaux extrêmement riches en nutriments (Figure 1-4c), dégazent le carbone naturel qu'elles ont accumulé en profondeur. Une partie de la *CDW* s'écoule vers le sud où elle devient de plus en plus dense par refroidissement et rejet de saumure (lors de la formation de glace de mer), avant de plonger pour former les eaux profondes antarctiques (*AABW, Antarctic Bottom Water*). Une autre composante de la *CDW* alimente une deuxième cellule de convection au nord, et capte progressivement le CO₂ anthropique en excès dans l'atmosphère lors de son trajet. À proximité de la zone subantarctique (*SAZ*), entre 45-55 °S, ces eaux enrichies en carbone anthropique plongent sous la thermocline permanente, formant les eaux intermédiaires antarctiques (*AAIW, Antarctic Intermediate water*) et les eaux modales subantarctiques (*SAMW, Subantarctic Mode Water*) un peu plus au nord. La subduction nette de carbone d'origine anthropique sous la couche de mélange se produirait dans des régions précises plutôt que de manière uniforme autour de la ceinture circumpolaire (Sallée et al., 2012). Par ailleurs, il semble que l'efficacité de ce puits de CO₂ varie de manière décennale avec une diminution au cours des années 80 et 90 (Le Quéré et al., 2007; Lovenduski et al., 2008), suivie d'une redynamisation en 2002 (Landschützer et al., 2015; Munro et al., 2015), et de nouveau

une diminution en 2011 (Keppler et Landschützer, 2019). Les mécanismes à l'origine de cette variabilité seraient divers : la diminution de l'efficacité du puits dans les années 80/90 serait liée à une augmentation de l'activité de dégazage du carbone naturel au niveau de la divergence, due à une intensification de l'activité des vents d'ouest et leur déplacement vers le sud ; alors que sa redynamisation dans les années suivantes serait liée à une combinaison de changements régionaux faisant intervenir les vents, les températures de surface et la circulation océanique (Landschützer et al., 2015; Keppler et Landschützer, 2019).

Dans ce contexte général, le phytoplancton permet donc la séquestration du carbone au fond des océans sur de longues périodes de temps via les pompes biologiques, et permet également la mise en place d'un gradient vertical de *DIC* à la surface des océans, essentiel au fonctionnement de la pompe de solubilité. Dans la section suivante, nous allons voir comment le cycle du carbone dans les océans est étroitement lié au cycle du silicium par l'intermédiaire des organismes siliceux, principalement les diatomées, qui exercent un contrôle majeur sur la production primaire globale et l'export de C et de Si dans l'océan profond.

1.3. Couplage des cycles du carbone et du silicium via les diatomées

1.3.1. Le succès écologique des diatomées

Les diatomées (Bacillariophycées) sont des protistes (eucaryotes unicellulaires) responsables de près de 40 % de la production primaire océanique (Nelson et al., 1995). En prenant en compte les végétaux terrestres, elles contribueraient à environ 20 % de la production primaire sur Terre, ce qui est supérieur à l'ensemble des forêts tropicales (Field, 1998).

Les diatomées possèdent une paroi cellulaire rigide formée de silice amorphe hydratée ou opale ($\text{SiO}_2, n\text{H}_2\text{O}$) appelée frustule, ce qui rend le développement de ces algues tributaire de la disponibilité en acide orthosilicique H_4SiO_4 (Figure 1-5). Le frustule est constitué de deux valves percées de pores permettant le passage des éléments nutritifs, qui sont emboîtées et entourées par une ceinture connective : le cingulum. Il est de plus

doublé extérieurement par une pellicule organique qui lui confère une protection contre les processus de dissolution de la silice s'exerçant dans les conditions de pH basique de l'eau de mer.

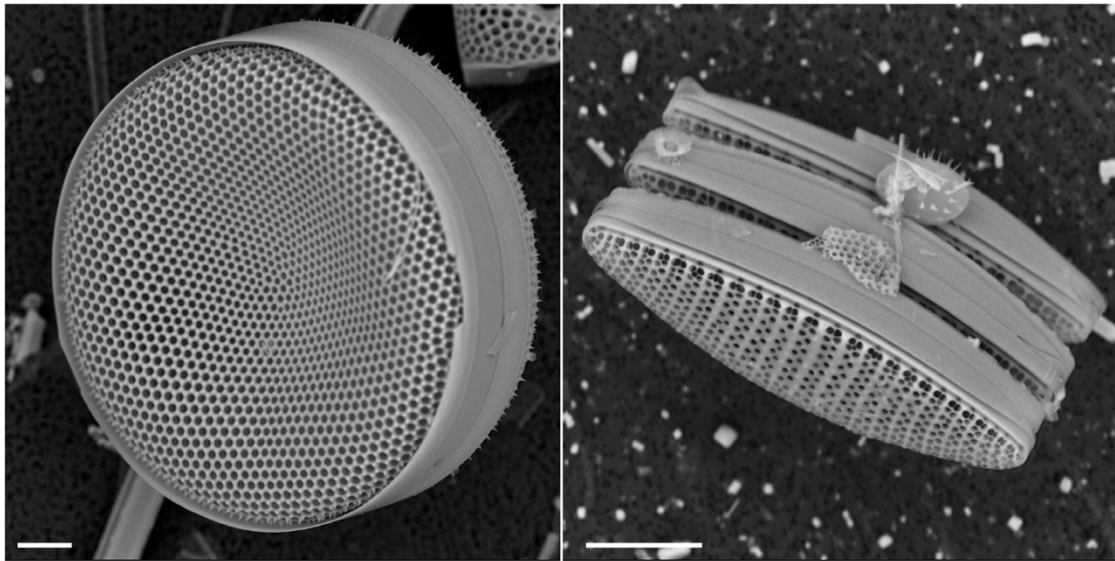


Figure 1-5: Images acquises au microscope électronique à balayage (MEB) d'une diatomée centrique (*Thalassiosira tumida*, à gauche) et d'une chaîne de diatomées pennées (*Fragilariopsis kerguelensis*, à droite) collectées lors de la campagne MOBYDICK.

Échelle : 10 μm . Source : <http://plankton.mio.osupytheas.fr>.

Le frustule des diatomées possède plusieurs propriétés de valeur écologique (Quéguiner, 2016). Grâce à sa formidable résistance mécanique, ainsi que sa grande taille, il jouerait un rôle d'armure contre les prédateurs (Hamm et al., 2003; Wilken et al., 2011; Friedrichs et al., 2013), amenant certaines espèces de copépodes à co-évoluer en développant des mandibules tranchantes faites de silice (Sullivan et al., 1975; Michels et al., 2012). En réponse à cela, les diatomées auraient à leur tour développé une grande diversité de mécanismes de protection, entraînant une "course aux armements" (Smetacek, 2001; Hamm et Smetacek, 2007). Le frustule aurait d'autres avantages : il est peu coûteux en énergie de le produire (Martin-Jezequel et al., 2000), et l'opale jouerait un rôle de tampon du pH facilitant l'activité des anhydrases carboniques qui permettent la conversion des ions bicarbonates HCO_3^- en CO_2 directement utilisable pour la photosynthèse (Milligan et Morel, 2002). Le succès écologique des diatomées tient également à leur grande capacité d'utilisation des nutriments, grâce à une grande vacuole de stockage qui leur confère un avantage dans des zones dominées par des apports épisodiques de nutriments. Dans les régions oligotrophes, les diatomées appartenant aux

genres *Hemiaulus* et *Rhizosolenia* peuvent former des symbioses avec les cyanobactéries diazotrophes *Richelia intracellularis* (Villareal, 1990, 1991) ; certaines espèces peuvent se développer en profondeur dans des conditions de faible éclaircissement et former des maximums de chlorophylle profonds (Goldman, 1993; Crombet et al., 2011; Kemp et Villareal, 2013; Leblanc et al., 2018a) ; ou encore moduler leur flottabilité pour puiser en profondeur les nutriments avant de remonter en surface pour réaliser la photosynthèse (Villareal et al., 1996, 2014; Singler et Villareal, 2005; Krishnamurthy et al., 2019).

La taille des diatomées varie entre 1,5 μm et 2 mm, mais elles sont classiquement considérées comme représentant la classe microplanctonique (20-200 μm). Cette classification mérite cependant d'être revue avec la découverte récente de l'ubiquité de diatomées de taille pico- à nanoplanctonique (tels que *Minidiscus* ou *Minutocellus*) préalablement ignorées dans l'océan (Malviya et al., 2016; Leblanc et al., 2018b; Arsenieff et al., 2020). La morphotaxonomie des diatomées est basée sur la morphologie du frustule ; le premier caractère étant l'axe de symétrie qui permet de distinguer deux sous-classes : les diatomées centriques à symétrie radiale et les diatomées pennées à symétrie bilatérale. Les groupes formés sur cette base morphologique ne sont cependant pas monophylétiques. Les premières phylogénies moléculaires ont en effet montré qu'au sein du clade formé par les diatomées dans la lignée des Straménopiles (Figure 1-6), les diatomées centriques et les diatomées pennées araphidées sont paraphylétiques (Medlin et al., 1993; Medlin et Kaczmariska, 2004; Sims et al., 2006; Kooistra et al., 2007), ce qui a remis en question les précédentes classifications basées sur des caractères morphologiques (Round et al., 1990). À partir de l'analyse de gènes chloroplastiques et nucléaires, Theriot et al. (2015) ont proposé l'hypothèse de gradation structurale qui permet de relier les quatre grands groupes structuraux de diatomées (Figure 1-7). Le grade des centriques radiales forme le groupe le plus ancien des diatomées. Les horloges moléculaires situent l'apparition de ces diatomées au cours du Trias, il y a environ 250 millions d'années (Sorhannus, 2007), alors que les premières archives fossiles la situe plutôt au cours du Jurassique, il y a moins de 190 millions d'années (Sims et al., 2006). Les centriques bi- et multipolaires seraient ensuite apparues, formant également un grade. Les diatomées pennées, formant un groupe monophylétique, ne seraient apparues qu'au cours du Paléocène-Miocène.

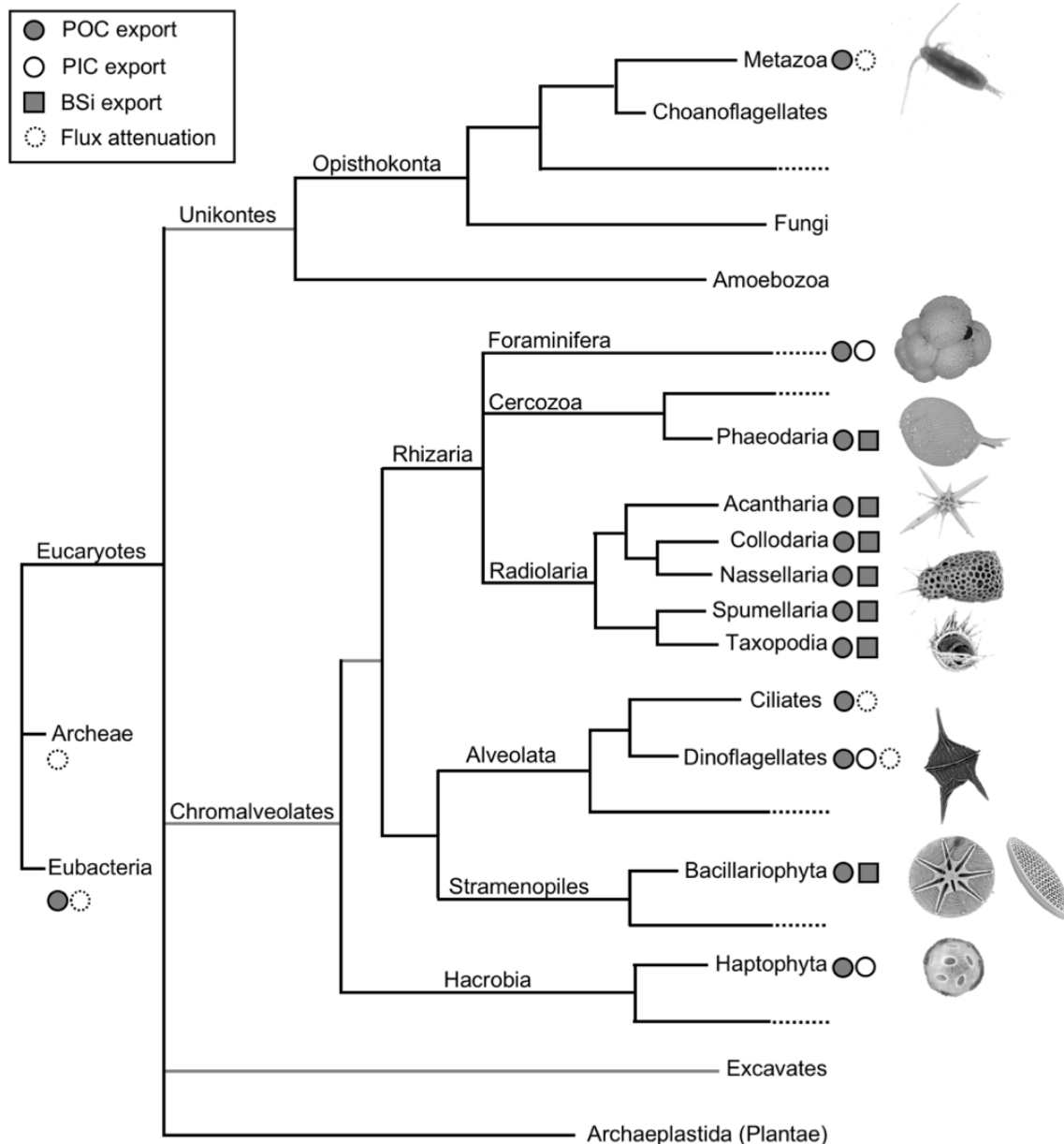


Figure 1-6: Arbre schématisant les relations phylogénétiques au sein du plancton eucaryote et indiquant le rôle des différentes lignées dans les processus d'export.

Une incertitude demeure quant à la monophylie des branches grisées. Arbre modifié d'après <http://tolweb.org/tree/>.

Dans ce groupe, les raphidées forment un clade au sein du grade des araphidées. Finalement, la classification actuelle des diatomées regroupe ces groupes structuraux en trois classes : les coscinodiscophycées, les médiophycées et les bacillariophycées ; ces dernières étant subdivisées en deux groupes : les raphidées et les araphidées (Medlin, 2016). Les diatomées ont connu une expansion et une diversification particulièrement importante durant le Cénozoïque (Hendry et al., 2018). Ce développement rapide serait

lié à l'intensification de l'érosion continentale (Cermeño et al., 2015), ainsi qu'à l'ouverture de grandes voies maritimes comme le passage de Drake (Egan et al., 2013), ce qui aurait eu pour conséquence d'augmenter les apports en acide orthosilicique vers les océans.

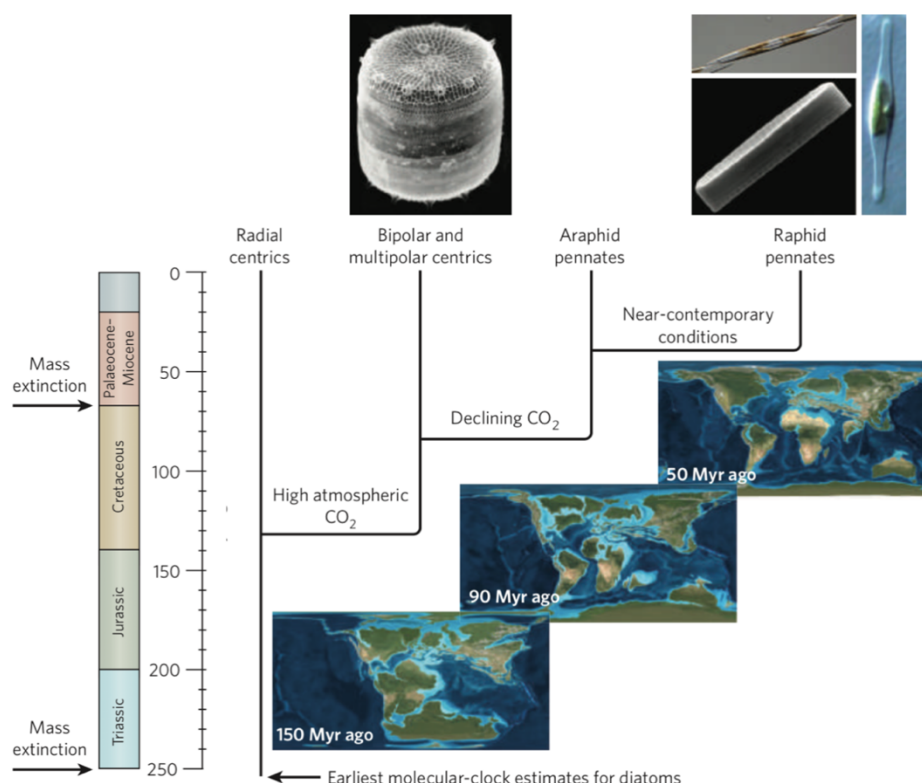


Figure 1-7: Estimation des dates de divergence des principales lignées de diatomées en lien avec les événements majeurs de l'histoire de la Terre.

Les diatomées représentées au-dessus des deux branches correspondent à quatre espèces pour lesquelles la séquence de l'ensemble du génome est disponible : la centrique multipolaire *Thalassiosira pseudonana*, et les pennées raphidées *Pseudo-nitzschia multiseries*, *Fragilariopsis cylindrus*, et *Phaeodactylum tricornutum*. Les cartes sont des reconstructions paléogéographiques indiquant l'emplacement des continents au moment de l'émergence des lignées de diatomées. Source : [Armbrust, 2009](#).

1.3.2. Distribution de l'acide orthosilicique et des diatomées dans l'océan global

La production de silice biogène (BSi) par les diatomées dépend directement des concentrations en acide orthosilicique (H_4SiO_4) car son absorption à travers la membrane plasmique suit une relation vitesse-substrat similaire à une réaction enzymatique de type

Michaelis-Menten impliquant des transporteurs protéiques transmembranaires (Paasche, 1973). L'absorption de H_4SiO_4 et la croissance des cellules de diatomées étant découplées (Martin-Jézéquel et al., 2000), les diatomées sont capables de réduire l'épaisseur de leur frustule en cas de limitation en H_4SiO_4 tout en maintenant un taux de croissance proche du taux optimal jusqu'à épuisement du milieu (Paasche, 1973; Brzezinski et al., 1990; McNair et al., 2018a). Les valeurs de la constante de demi-saturation K_s , qui correspond à la concentration en H_4SiO_4 pour laquelle la vitesse d'absorption est égale à la moitié de la vitesse d'absorption maximale, peuvent varier de manière importante ($0,2-97 \mu\text{mol L}^{-1}$) en fonction des communautés de diatomées et des conditions environnementales (Jacques, 1983; Nelson et Tréguer, 1992; Franck et al., 2000; Nelson et al., 2001; Quéguiner, 2001; Mosseri et al., 2008). À l'échelle de l'océan global, les concentrations en H_4SiO_4 des eaux de surface sont très hétérogènes. Elles sont les plus élevées dans l'océan Austral au delà de 55°S (jusqu'à $> 80 \mu\text{mol L}^{-1}$), ce qui est lié à la remontée des eaux profondes riches en nutriments au sud du front polaire (Figure 1-4) (Leynaert et al., 1993; Franck et al., 2000; Nelson et al., 2001). Au cours de leur circulation vers le nord, ces eaux s'épuisent progressivement en acide orthosilicique — qui est consommé et exporté hors de la couche de surface par les diatomées sous forme de silice biogène — alors que les autres macronutriments (NO_3^- , PO_4^{3-}) sont relativement moins utilisés et subissent une forte reminéralisation en surface entraînant le développement de zones *HNLSiLC* (*High Nitrate-Low Silicate-Low Chlorophyll*) ; ce que Dugdale et al. (1995) formalisent sous le concept de "pompe à silicium". Ce découplage entre les cycles du C/N/P et du Si serait de plus accru par les conditions de limitation en fer prévalant dans l'océan Austral, qui favoriseraient le développement de diatomées avec des rapports Si:N et Si:C élevés (Hutchins et Bruland, 1998; Takeda, 1998). Le traceur Si^* ($= \text{H}_4\text{SiO}_4 - \text{NO}_3^-$) permet d'évaluer si une masse d'eau remplit les besoins nutritionnels nécessaires au développement des diatomées en conditions non limitantes, à savoir un rapport $\text{H}_4\text{SiO}_4:\text{NO}_3^-$ supérieur ou égal à 1 (soit $\text{Si}^* \geq 0$). En raison de la pompe à silicium qui piège l'acide orthosilicique dans l'océan Austral, les eaux de la *SAMW* qui alimentent la thermocline permanente des basses latitudes présentent des valeurs de Si^* fortement négatives (Figure 1-4), ce qui limiterait le développement des diatomées aux moyennes et basses latitudes (Sarmiento et al., 2004) dans les zones de remontée des eaux profondes. L'influence de la *SAMW* ferait néanmoins exception dans le Pacifique Nord, dont les eaux profondes sont caractérisées par des rapports Si:N et Si:P extrêmement

élevés (i.e. $Si^* > 0$), ce qui couplé à un mélange vertical important dans cette région, favoriserait le développement des diatomées.

Les données de distribution globale des diatomées issues des collectes *in situ*, des satellites et des simulations numériques (Figure 1-8), confirment qu'elles sont importantes dans les régions riches en éléments nutritifs dont l'acide orthosilicique, principalement dans l'océan Austral, le Pacifique et l'Atlantique nord mais aussi au niveau des upwelling côtiers et de l'équateur (Uitz et al., 2006; Alvain et al., 2008; Bracher et al., 2009; Leblanc et al., 2012; Malviya et al., 2016; Tréguer et al., 2018). Un exemple frappant illustrant le développement préférentiel des diatomées dans ces régions est la ceinture d'opale de l'océan Austral qui correspond aux dépôts sédimentaires particulièrement riches en silice biogène entourant le continent Antarctique (Pondaven et al., 2000; Gehlen et al., 2006).

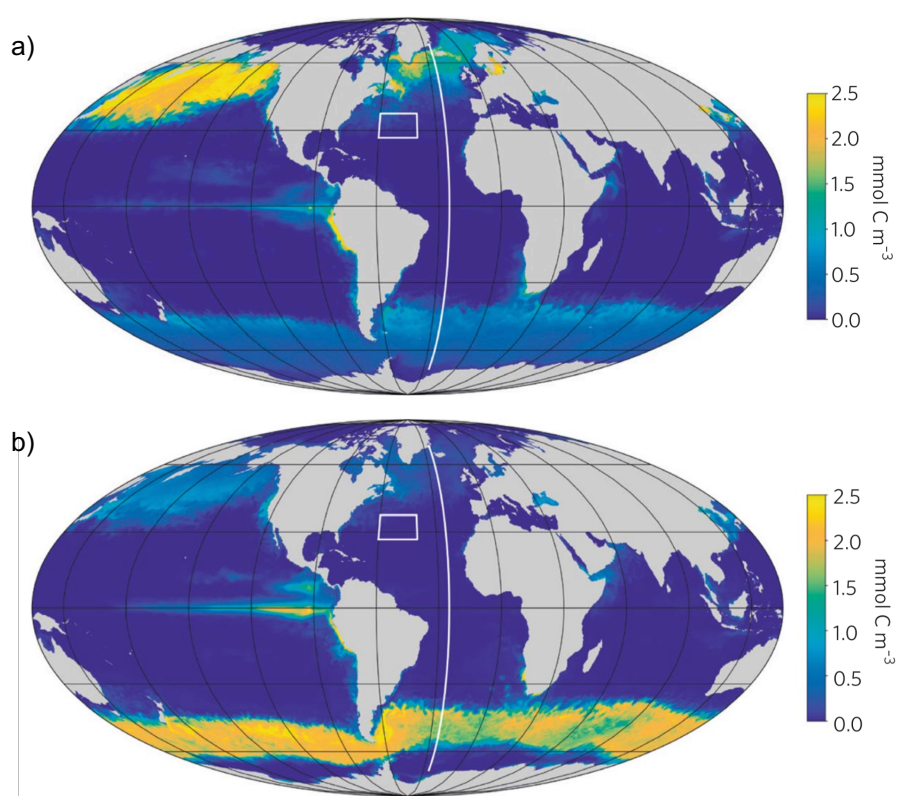


Figure 1-8: Biogéographie des diatomées d'après le modèle océanique couplé physique/biogéochimie/écosystème du MIT.

Concentration des diatomées en surface sur les périodes avril-juin (a) et octobre-décembre (b). On peut remarquer sur ces cartes l'importance des blooms printaniers de diatomées aux hautes latitudes. Source : Tréguer et al., 2018.

1.3.3. Importance des diatomées pour l'export de carbone : l'effet ballast

Les différents processus qui vont progressivement atténuer l'export du *POC* en profondeur sont souvent modélisés au moyen d'une loi de puissance appelée "courbe de Martin" (Martin et al., 1987) :

$$F(z) = F(z_0) \times \left(\frac{z}{z_0}\right)^{-b}$$

où $F(z)$ est le flux de *POC* à la profondeur z , $F(z_0)$ est le flux de *POC* à une profondeur de référence z_0 , et b est le coefficient d'atténuation du flux lié à la reminéralisation des particules dans la colonne d'eau.

L'idée sous-jacente à l'équation de Martin et al. (1987) est que la seule connaissance de la quantité de matière produite à la surface permettrait de prédire les flux sur l'ensemble de la colonne d'eau. Cependant, Buesseler (1998) remarque un peu plus tard que les principaux flux de carbone vers les sédiments sont associés aux blooms de diatomées. Suite à l'observation d'une corrélation forte entre les flux de *POC* et les flux de minéraux dans les pièges à sédiments profonds, Armstrong et al. (2002) ont proposé "l'hypothèse du ballast", confortée ensuite par d'autres jeux de données (Francois et al., 2002; Klaas et Archer, 2002; Sanders et al., 2010). Les particules organiques associées aux particules minérales, comme les frustules siliceux des diatomées, les tests calcaires des organismes calcifiants ou les poussières minérales ont une densité plus élevée, ce qui, en première approximation, augmente leur vitesse de sédimentation. Les minéraux protégeraient également la matière organique de la dégradation bactérienne. De par leur densité plus élevée, il semble néanmoins que les particules de CaCO_3 aient un effet ballast près de trois fois supérieur à celui de l'opale (Klaas et Archer, 2002), ce qui expliquerait l'importance des coccolithophoridés dans les flux mesurés dans certaines régions de l'océan Austral (Wilks et al., 2017). La compréhension mécanistique de l'effet ballast est par ailleurs source de débats. Certains auteurs ont souligné que les corrélations linéaires entre les flux de *POC* et les flux de minéraux ballasts n'impliquaient pas forcément une relation de causalité. Une hypothèse alternative est que les particules organiques agissent comme une colle agrégeant les particules minérales en suspension dans l'eau, et que ce seraient donc les flux de *POC* qui contrôlent les flux de minéraux, et non l'inverse (Passow, 2004; Passow et De La Rocha, 2006).

De par leur succès écologique et leur importance dans certaines régions du globe, notamment aux hautes latitudes, les diatomées sont des acteurs majeurs de la production primaire et influencent de manière importante les propriétés biogéochimiques des masses d'eau à l'échelle globale. Leur frustule dense et constitué de silice biogène permet d'exporter efficacement le *POC* en profondeur et de coupler le cycle du carbone avec celui du silicium. La section suivante s'attarde à détailler la diversité des facteurs contrôlant le développement des diatomées aux hautes latitudes.

1.4. Facteurs limitant le développement des diatomées dans les régions polaires

"Give me half a tanker of iron and I'll give you the next ice age."

John Martin

1.4.1. Conditions générales initiant le développement de blooms en eaux libres

Le développement du phytoplancton dépend de paramètres nutritifs tels que les concentrations en éléments traces et macronutriments, mais également de paramètres physiques et biologiques, notamment du régime mélange-lumière et des interactions avec les brouteurs. Selon la "*Critical depth hypothesis*" de [Sverdrup \(1953\)](#), l'accumulation de la biomasse phytoplanctonique n'est possible que lorsque la profondeur de la couche de mélange (*MLD*) remonte au-dessus d'une profondeur dite critique à laquelle la production du phytoplancton est égale aux pertes (e.g. respiration, broutage, sédimentation, etc.) lorsque ces deux grandeurs sont intégrées sur 24 heures et à partir de la surface. Les conditions de base permettant l'applicabilité de la théorie de Sverdrup sont cependant discutables et cette théorie ne permet pas à elle seule d'expliquer le développement précoce de blooms avant la remontée de la *MLD* au printemps ([Townsend et al., 1992](#); [Lacour et al., 2017](#)). Plusieurs théories alternatives ont ainsi vu le jour. Si chacune de ces théories paraissent mutuellement exclusives, deux études ont montré qu'au contraire il est possible d'intégrer chacune d'entre elles dans un schéma conceptuel cohérent

(Figure 1-9) expliquant l'évolution annuelle de la biomasse phytoplanctonique (Lindemann et St. John, 2014; Chiswell et al., 2015).

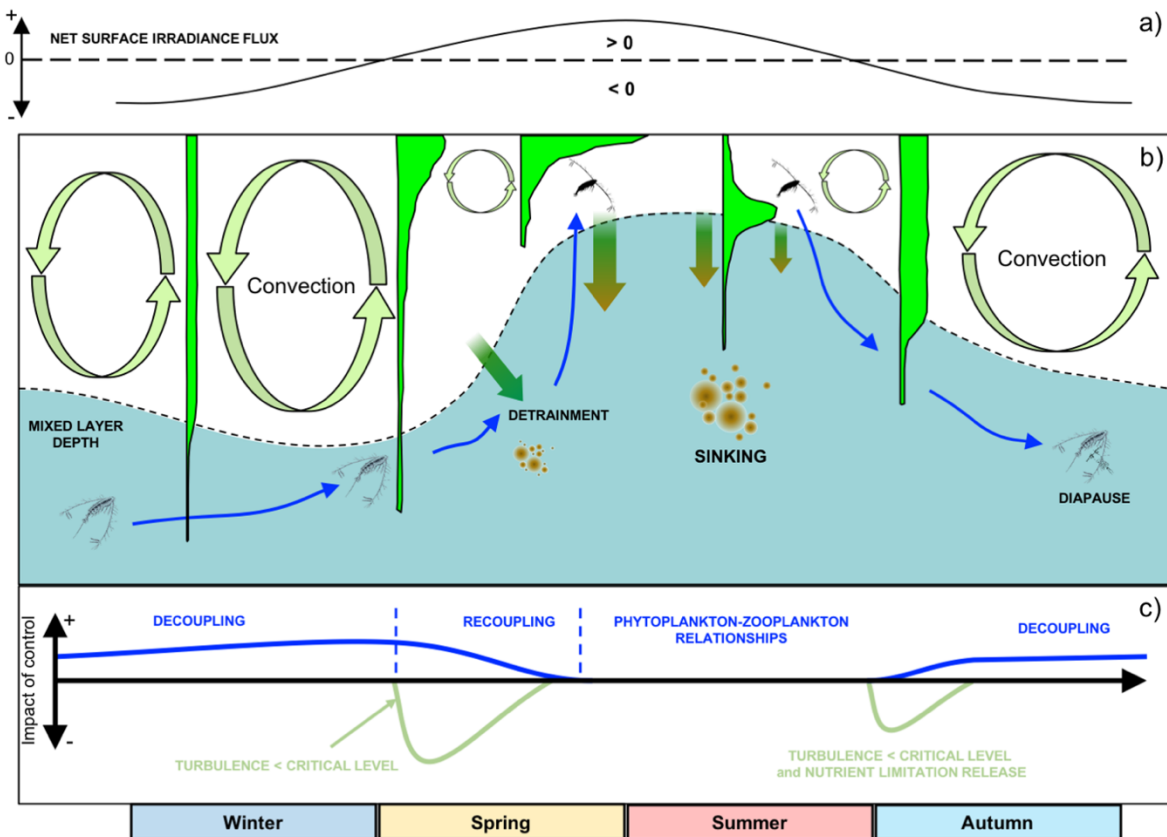


Figure 1-9: Schéma conceptuel représentant l'impact des forçages physiques et biologiques sur le cycle saisonnier de développement du phytoplancton dans les eaux ouvertes de l'océan Atlantique Nord.

(a) Flux thermiques nets en surface. (b) Évolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique (profils remplis en vert) en lien avec les forçages physiques et biologiques. (c) Impacts respectifs des forçages physiques (en vert) et biologiques (en bleu) dans le contrôle de la croissance nette du phytoplancton. Modifié d'après Lindemann et St. John (2014).

Selon ce cycle saisonnier, au cours de l'automne et de l'hiver, la convection hivernale entraîne l'approfondissement de la couche de mélange, ce qui a pour conséquence de diluer le plancton dans un plus grand volume et ainsi de limiter le taux de prédation du phytoplancton par le zooplancton (diminution de la probabilité de rencontre entre le prédateur et sa proie). Ce phénomène de "dilution biologique" permettrait l'augmentation lente mais progressive des stocks intégrés du phytoplancton dans la couche de mélange, alors que les concentrations diminuent ("*Disturbance-recovery hypothesis*" ; Behrenfeld, 2010; Behrenfeld et Boss, 2014). Par ailleurs, les structures à méso-échelle (e.g. tourbillon, front) peuvent conduire à la mise en place d'une stratification temporaire et

au développement du phytoplancton en hiver lors des périodes de diminution de la turbulence (Mahadevan et al., 2012; Lacour et al., 2017). À la fin de l'hiver, lorsque la *MLD* atteint une profondeur maximale et que l'intensité de la convection hivernale diminue, la stratification de la couche de mélange ne se met pas tout de suite en place, et peut prendre quelques jours, voire quelques semaines. Avec l'arrêt de la convection hivernale ("*Convection-shutdown hypothesis*" ; Taylor et Ferrari, 2011), la turbulence des eaux de surface diminue rapidement jusqu'à un niveau intermédiaire, suffisamment élevé pour maintenir en suspension les cellules qui sédimentent, mais assez faible pour les maintenir suffisamment longtemps dans la couche euphotique. Ceci peut initier un bloom en surface avant même la mise en place d'une stratification ("*Critical turbulence hypothesis*" ; Huisman et al., 1999, 2002). Au cours du printemps, les flux de chaleur de l'atmosphère vers l'océan deviennent positifs et la pycnocline remonte progressivement. En surface, la pression de broutage ("*Disturbance-recovery hypothesis*") et le développement du phytoplancton augmentent, alors qu'en profondeur les cellules phytoplanctoniques sédimentent ('*detrainment*') hors de la couche de mélange ; ces deux effets antagonistes contribuant à maintenir des biomasses intégrées quasi-constantes sur la couche de mélange. Lorsque la *MLD* remonte au-dessus de la profondeur critique, le modèle de Sverdrup (1953) peut alors s'appliquer, et un bloom printanier intense se développe dans les eaux de surface. Au cours de l'été, la pression de broutage est importante et les nutriments sont progressivement épuisés en surface par le phytoplancton, ce qui conduit à la fin du bloom ou à la formation de maximums profonds de chlorophylle *a*.

1.4.2. Développement du phytoplancton dans les zones de glace saisonnière de l'Arctique

Dans les régions polaires (Figure 1-10), la formation au cours de l'automne et de l'hiver de glaces saisonnières et d'une couverture neigeuse présentant un fort albédo, entraîne une diminution drastique des radiations photosynthétiques actives (*PAR*) disponibles pour le développement des communautés phytoplanctoniques sous-jacentes (Mundy et al., 2005, 2007). Au cours de la transition entre l'hiver et le printemps, la banquise commence à fondre, ce qui entraîne l'interconnexion des poches et canaux de saumure et permet aux algues de glace de former un premier bloom, dans les premiers centimètres de la banquise en contact avec la colonne d'eau (Leu et al., 2015). Cet environnement est relativement stable comparé aux couches supérieures de la glace qui présentent des

variations extrêmes de température, salinité, pH, de disponibilité en nutriments et d'espaces d'habitat (Smith et al., 1990). Dans l'océan Arctique, les abondances et biomasses de ces algues de glace sont dominées par des diatomées pennées, principalement l'espèce *Nitzschia frigida*, ou encore la diatomée centrique *Melosira arctica* qui forme occasionnellement de grandes colonies ancrées sur la face inférieure de la banquise (Riedel et al., 2008; Rozanska et al., 2009; Boetius et al., 2013). Au printemps, la fonte de la banquise entraîne progressivement la formation d'une lentille d'eau peu salée et stable (par réduction du mélange vertical) dans les 10-50 premiers mètres de la colonne d'eau, ce qui assure le maintien du phytoplancton dans les eaux de surface qui ont été approvisionnées en sels nutritifs durant l'hiver (Sakshaug et Skjoldal, 1989; Sakshaug, 2004; Wassmann et Reigstad, 2011). Les conditions sont alors optimales pour permettre le développement d'un second bloom de diatomées, cette fois-ci dans la colonne d'eau.

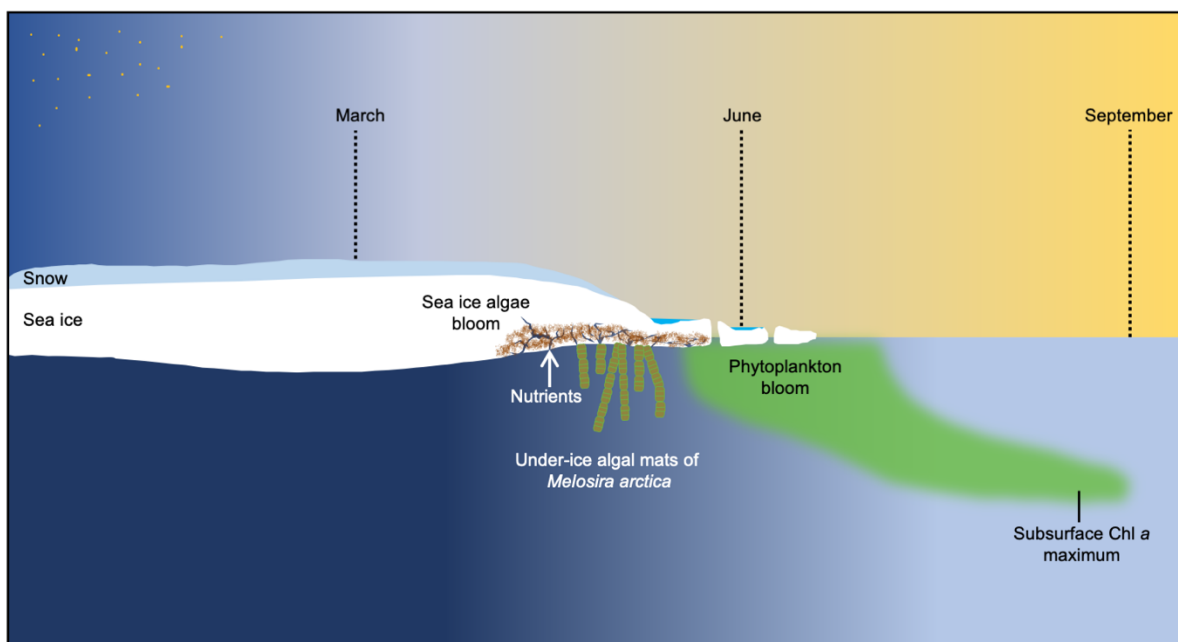


Figure 1-10: Schéma conceptuel de la phénologie du bloom printanier dans une zone de glace saisonnière.

Modifié d'après Wassmann et al. (2011).

Contrairement aux blooms en eaux libres décrits dans la section précédente et initiés principalement par des flux de chaleurs, la stratification de la colonne d'eau dans les zones de glace saisonnière dépend des apports en eau douce générés par la fonte des glaces. Ces blooms intenses ($> 1 \mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$) et brefs (≈ 20 jours) peuvent représenter 50-65 % de la production primaire annuelle (Sakshaug, 2004; Perrette et al., 2011), et forment

classiquement de longues bandes qui suivent la lisière de la banquise dans la zone marginale des glaces. Cependant, des études ont mis en évidence le développement d'importants blooms phytoplanctoniques sous la banquise, dominés par un assemblage de diatomées (Arrigo et al., 2012) ou de *Phaeocystis* (Assmy et al., 2017), dès que la couverture neigeuse commence à fondre (Oziel et al., 2019; Ardyna et al., 2020). La croissance nette du phytoplancton débiterait dès l'hiver sous la banquise entièrement consolidée ; le pic de biomasse estivale ne serait que le résultat différé de cette accumulation lente et progressive (Randelhoff et al., 2019; Randelhoff et al., 2020a). Cette découverte a ainsi remis en cause le paradigme selon lequel la fonte de la banquise est un prérequis nécessaire pour le développement du phytoplancton. Un certain nombre de blooms sous la glace serait donc indétectable par les satellites. Les blooms de diatomées pélagiques sont marqués par une succession d'espèces, avec d'abord l'apparition de diatomées pennées (e.g. *Fossula arctica*, *Fragilariopsis* spp.), suivies des diatomées centriques (e.g. *Thalassiosira* spp., *Chaetoceros* spp ; Quillfeldt, 2000, 2001; Booth et al., 2002; Poulin et al., 2011; Hodal et al., 2012; Lafond et al., 2019). En Arctique, le bloom printanier est rapidement limité par les nitrates, ce qui peut conduire à la formation d'un maximum de chlorophylle *a* sous la surface (*SCM*, *subsurface chlorophyll maximum*), généralement situé entre la pycnocline et la nitracline (Tremblay et al., 2008; Tremblay et Gagnon, 2009; Ardyna et al., 2011; Randelhoff et al., 2019, 2020b).

1.4.3. Le rôle limitant du fer dans l'Océan Austral

L'océan Austral est connu pour être la plus grande zone *HNLC* (*High Nutrient Low Chlorophyll*) de l'océan global, c'est-à-dire une zone caractérisée par de faibles concentrations en chlorophylle malgré un stock important de nutriments dans les eaux de surface. Le rôle potentiellement limitant du fer pour le développement du phytoplancton a été pour la première fois souligné par Hart (1934), mais ce n'est qu'au début des années 1990 que des techniques plus précises d'échantillonnage des métaux traces ont permis de le confirmer (Martin et al., 1990). Selon "l'hypothèse du fer" proposée par Martin (1990), la production primaire dans les zones *HNLC* est limitée par les faibles concentrations en fer, cet élément stimulant la production et l'export de matière en profondeur. Martin (1990) fonde son hypothèse à partir des tendances inverses suivies par les concentrations atmosphériques en CO₂ et les poussières piégées dans les glaces de Vostok depuis 180 000 ans : en période glaciaire, les plus fortes

concentrations en fer liées à une importante érosion continentale stimuleraient le fonctionnement des pompes biologiques, ce qui entraîne une diminution du CO₂ dans l'atmosphère, et inversement. C'est dans ce contexte que des expériences de fertilisation artificielles (*aOIF*, *artificial Ocean Iron Fertilization*) à méso échelle ont été mises en place, consistant à fertiliser les océans en y ajoutant d'importantes quantités de sulfate de fer (FeSO₄). Un total de 13 *aOIF* ont été réalisées jusqu'à présent, dont 7 dans l'océan Austral: SOIREE (Boyd et al., 2000), EisenEx (Gervais et al., 2002), SOFeX-South et SOFeX-North (Coale et al., 2004), SAGE (Peloquin et al., 2011), EIFEX (Smetacek et al., 2012), et LOHAFEX (Martin et al., 2013) ; les résultats de ces expériences sont résumés dans quatre articles de synthèse (Boyd et al., 2007; de Baar, 2005; Quéguiner, 2013; Yoon et al., 2018). L'ensemble des *aOIF* ont abouti à une augmentation des concentrations en Chl *a* (d'un facteur 2 à 20), ainsi qu'à une diminution du *DIC* dans la couche de mélange qui engendre un flux positif de CO₂ de l'atmosphère vers l'océan. Elles ont également conduit à une évolution de la composition spécifique des communautés, avec le passage d'une population initialement dominée par le pico- et le nanoplancton vers une population dominée par les diatomées (e.g. *Fragilariopsis kerguelensis*, *Pseudo-nitzschia* spp., *Chaetoceros* spp., et *Thalassiothrix antarctica* ; Gall et al., 2001; Coale et al., 2004; Hoffmann et al., 2006; Assmy et al., 2007, 2013). Cependant, seule EIFEX a permis de mettre en évidence une augmentation importante de l'export du *POC* en profondeur, bien en dessous de 1 000 m (Smetacek et al., 2012). Ces expériences de fertilisation artificielle présentent plusieurs limites, notamment la dilution des masses d'eau fertilisées avec les eaux adjacentes (Law et al., 2011) et leur durée, souvent trop courte pour appréhender les processus d'export en profondeur. Pour pallier à ces contraintes, le concept de "laboratoire naturel" (Blain et al., 2007) a évolué parallèlement aux *aOIF*, et consiste à comparer des régions naturellement fertilisées par le fer avec des zones non fertilisées situées à proximité. Au niveau de certaines îles subantarctiques, notamment les îles Kerguelen (Blain et al., 2007), Crozet (Pollard et al., 2009) et la Géorgie du Sud (Whitehouse et al., 1996; Korb et Whitehouse, 2004; Korb et al., 2008), d'importants blooms phytoplanctoniques se produisent chaque année et persistent pendant plusieurs mois, contrastant avec les eaux *HNLC* avoisinantes. Ces blooms ont été étudiés en détail lors des campagnes multi-disciplinaires KEOPS 1 et 2 (*Kerguelen ocean and plateau compared study* ; Blain et al., 2007), CROZEX (*Crozet natural iron bloom and export experiment* ; Pollard et al., 2009), et DISCOVERY (Tarling et al., 2012), qui ont notamment

permis de confirmer le rôle du fer. Celui-ci provient généralement des sédiments du plancher océanique ou serait apporté par les eaux de fonte des glaciers. Les apports faibles mais continus en fer dans ces régions permettraient une meilleure efficacité d'utilisation de cet élément, comparé aux apports intenses mais de très courtes durées des *aOIF* (de Baar, 2005). De plus, le fer délivré naturellement serait complexé à des ligands organiques, ce qui augmente sa biodisponibilité pour le phytoplancton, alors que la majorité du FeSO_4 délivré lors des *aOIF* précipite au contact de l'eau de mer (Gerringa et al., 2008; Thuróczy et al., 2012). Contrairement aux *aOIF*, ces expériences de fertilisation naturelle ont permis de démontrer sans équivoque une augmentation de l'export de carbone (d'un facteur 2 à 3) dans les régions fertilisées (Blain et al., 2007; Morris et al., 2007; Savoye et al., 2008; Planchon et al., 2015).

1.4.4. Co-limitations dans l'océan Austral

Le fer joue un rôle crucial dans la croissance du phytoplancton car il intervient dans de nombreux mécanismes cellulaires (Twining et Baines, 2013), notamment la synthèse de la chlorophylle et de protéines impliquées dans la chaîne de transport des électrons de la photosynthèse et de la respiration (Raven, 1990; Geider et La Roche, 1994; Paytan et Street, 2005). Il permet également le bon fonctionnement de la nitrate réductase (Timmermans et al., 1994), une enzyme permettant l'assimilation des nitrates par le phytoplancton. Cette implication du fer dans une grande diversité de voies métaboliques favorise le développement de co-limitations, notamment entre le fer, l'acide orthosilicique et la lumière. Des expériences en milieux contrôlés ont en effet montré qu'une limitation en fer est généralement associée à une baisse de la vitesse maximale d'absorption de l'acide silicique (V_{\max}) et à une augmentation de la constante de demi-saturation (K_s), ce qui implique que les diatomées requièrent davantage de H_4SiO_4 pour leur développement (De La Rocha et al., 2000; Franck et al., 2000, 2003; Leynaert et al., 2004; Brzezinski et al., 2005; Hoffmann et al., 2008). Par ailleurs, les besoins en fer et en lumière suivent une relation antagoniste : les concentrations en fer à l'intérieur des diatomées augmentent lorsque les niveaux d'éclairement diminuent, et inversement. Cette relation s'explique par le fait qu'en condition de faible éclairement, les diatomées sont capables de se photoacclimater en augmentant leur nombre d'unités photosynthétiques. Une limitation par le fer limiterait les capacités de photoacclimatation des cellules et induirait donc un

stress plus important des diatomées face aux faibles niveaux de lumière (Sunda et Huntsman, 1997; Strzepek et Price, 2000; Strzepek et al., 2012).

Dans la zone dépourvue de glace de l'océan Austral (*POOZ*), le développement à l'échelle saisonnière des diatomées serait ainsi contrôlé par différentes co-limitations (Boyd et al., 1999; Nelson et al., 2001; Boyd, 2002; Leblanc et al., 2005). Parallèlement à la limitation par le fer, le forçage par des vents puissants en hiver induit un fort mélange vertical et le développement de couches de mélanges profondes, ce qui entraînerait une co-limitation avec la lumière. Au printemps, la vitesse d'accumulation de la biomasse est maximale et en grande partie contrôlée par la disponibilité en fer. La croissance des diatomées engendre un épuisement progressif en H_4SiO_4 qui devient co-limitant avec le fer au cours de l'été (Mosseri et al., 2008). En raison du fort gradient méridional de H_4SiO_4 (Figure 1-4) entre les eaux subantarctiques ($< 5 \mu M$) et celles situées au niveau de l'upwelling entourant l'Antarctique ($> 60 \mu M$), le développement des diatomées est d'abord limité dans la SAZ avant de s'étendre vers le sud (Franck et al., 2000; Nelson et al., 2001).

1.4.5. Influence des limitations sur la stœchiométrie des diatomées

Au cours du XX^{ème} siècle, Alfred C. Redfield (1958) découvre une remarquable congruence entre les rapports élémentaires de la biomasse phytoplanctonique et de l'eau de mer, ce qui suggère que ces organismes influencent de manière importante les propriétés chimiques de leur environnement. Cette découverte donnera naissance quelques années plus tard aux rapports empiriques C:N:P de 106:16:1 (Redfield et al., 1963). À partir de diatomées cultivées en conditions non limitantes et provenant de régions tempérées et tropicales, Brzezinski (1985) précise ces rapports en y intégrant l'élément silicium et mesure des rapports Si:C et Si:N moyens de 0,13 et 1,12 respectivement. Ces rapports stœchiométriques se trouvent cependant grandement affectés par la disponibilité des macronutriments et de certains éléments traces. Une limitation par l'acide silicique induit par exemple une diminution de l'épaisseur du frustule des diatomées (Martin-Jezequel et al., 2000; Ragueneau et al., 2000). À l'inverse, une limitation par le fer entraînerait le développement de diatomées plus silicifiées, présentant des rapports Si:C et Si:N plus élevés par rapport aux valeurs empiriques

(Hutchins et Bruland, 1998; Takeda, 1998; Hoffmann et al., 2007), ce qui serait lié au ralentissement de leur cycle cellulaire (Brzezinski et Conley, 1994; Hildebrand et al., 2007). Cependant, la diminution des rapports Si:C et Si:N des diatomées suite à l'ajout de fer pourrait également être liée à une augmentation de la matière organique cellulaire (e.g. C, N, P), plutôt qu'à une diminution du degré de silicification (i.e. la quantité de Si par unité de surface du frustule), mettant en évidence la diversité des réponses physiologiques face à un stress en fer (Takeda, 1998; Hoffmann et al., 2007; Baines et al., 2010, 2011). Certaines études ont aussi mis en évidence une diminution de la taille des diatomées dans les environnements limités par le fer (Leynaert et al., 2004; Marchetti et Harrison, 2007). Cette plasticité morphologique permettrait à certaines espèces d'augmenter la surface de leur frustule par rapport au volume cellulaire, facilitant ainsi l'absorption du fer, et entraînant indirectement une augmentation des rapports Si:C et Si:N (Marchetti et Harrison, 2007; Marchetti et Cassar, 2009). Enfin, certains auteurs ont souligné que la diversité taxonomique ainsi que les caractéristiques régionales des espèces adaptées à un environnement donné seraient les moteurs principaux de la variabilité du degré de silicification chez les diatomées, plutôt qu'une réponse physiologique sur le court terme induite par une limitation en fer (Baines et al., 2010; Durkin et al., 2012; Closset et al., 2014; Lasbleiz et al., 2014). Ces hypothèses permettent d'expliquer les degrés de silicification particulièrement élevés des diatomées de l'océan Austral, dont les rapports Si:C seraient étonnamment jusqu'à 11 fois supérieurs à ceux des diatomées cultivées en laboratoire dans des conditions non limitantes (Baines et al., 2010; Lomas et al., 2019), ce qui a d'importantes conséquences sur l'export préférentiel de Si par rapport à la matière organique et l'efficacité de la pompe à silicium.

Le développement des diatomées dépend ainsi d'une grande diversité de paramètres nutritifs, physiques et biologiques, se traduisant par de multiples co-limitations. Ces limitations contrôlent en outre les rapports élémentaires des diatomées, ce qui va influencer la densité et donc l'export des frustules dans la colonne d'eau. Dans la section suivante, nous allons voir qu'il existe au sein du groupe fonctionnel des diatomées une grande diversité, qui se manifeste par des différences en termes de forme, taille, contenu cellulaire en carbone, cycle de vie, résistance au broutage, etc. Cette diversité joue un rôle important car elle influence aussi l'efficacité d'export de la matière organique (e.g. C, N)

et de la silice biogène ainsi que les propriétés générales de la matière particulaire exportée.

1.5. Rôle de la structure des communautés dans les processus de production et d'export du C et du Si

"To better understand fluxes from the euphotic layer, we must stop considering diatoms as a single functional group and intensify our efforts to understand their diversity, abundances and interactions with other plankton compartments."

Tréguer et al., 2018

1.5.1. Les flux d'export du carbone à l'échelle globale

Afin d'étudier les flux verticaux de carbone dans la colonne d'eau, on distingue généralement la part de la production qui est exportée sous la couche de surface (généralement fixée arbitrairement à 100 m), de la part de la matière exportée qui arrive jusqu'à l'océan profond (i.e. sous 1000 m, profondeur à laquelle la reminéralisation devient négligeable). L'efficacité de ces deux étapes est quantifiée respectivement par l'efficacité d'export PE_{eff} (rapport entre le flux d'export à 100 m de profondeur et la production primaire) et l'efficacité du transfert T_{eff} (rapport entre le flux d'export à la base de la zone mésopélagique et le flux d'export à 100 m). À l'échelle globale (Figure 1-11), plusieurs études ont montré une forte structuration méridienne de PE_{eff} , T_{eff} , et du coefficient b d'atténuation du flux de carbone dans la couche mésopélagique (Henson et al., 2012; Guidi et al., 2015; Weber et al., 2016). Dans les écosystèmes des hautes latitudes, la disponibilité des macronutriments soutient une production nouvelle composée de cellules phytoplanctoniques de grande taille, principalement des diatomées qui sédimentent rapidement, ce qui explique les valeurs élevées de PE_{eff} ($\approx 30\%$). Cependant, le POC exporté sous la couche de surface par ces communautés phytoplanctoniques est plus labile et subit une reminéralisation intense sous la couche productive, ce qui explique les valeurs faibles de T_{eff} ($\approx 5\%$) et élevées du coefficient b d'atténuation (Henson et al., 2012; Guidi et al., 2015). Les conclusions générales de ces études à l'échelle globale ne sont cependant pas toujours cohérentes avec les observations à court terme des études régionales. En témoigne la découverte d'écosystèmes dits "*High Biomass Low Export*"

(*HBLE*) dans l'océan Austral (Lam et Bishop, 2007), caractérisés par des biomasses élevées en surface mais par un faible export, dans des environnements pouvant être dominés par les diatomées.

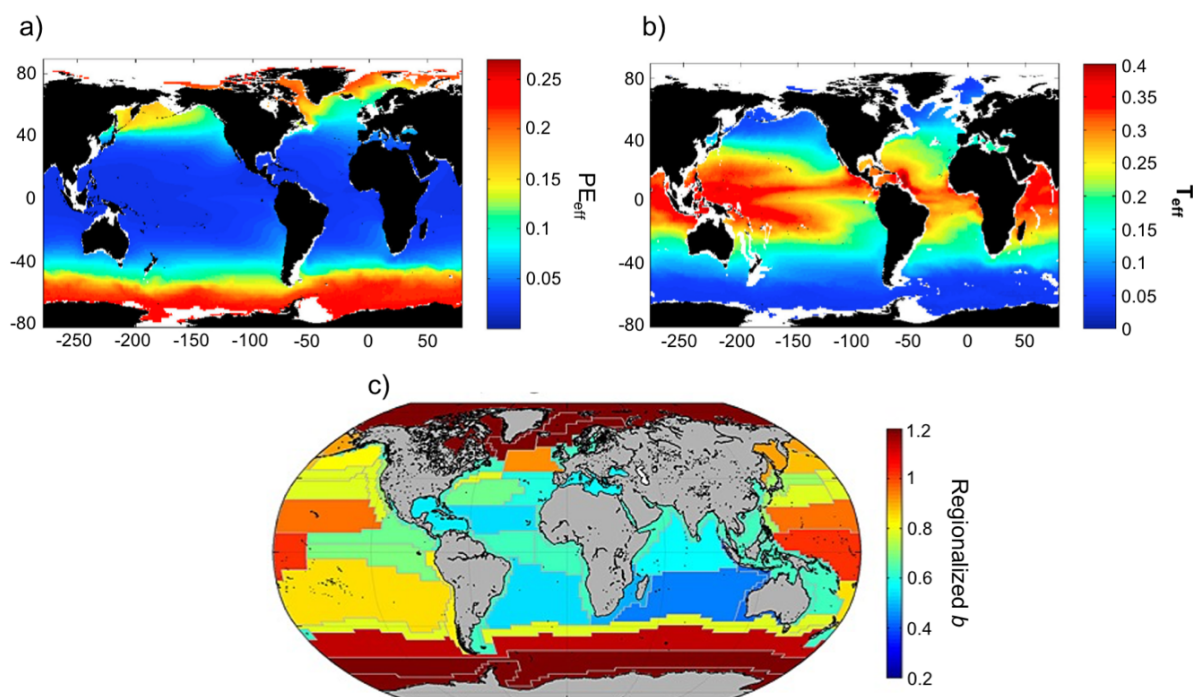


Figure 1-11: Flux verticaux de POC à l'échelle globale.

Distribution globale de (a) l'efficacité d'export PE_{eff} et de (b) l'efficacité de transfert T_{eff} . Source : Henson et al., 2012. (c) Coefficient b d'atténuation du flux de POC dans les provinces biogéochimiques de Longhurst. Source : Guidi et al., 2015.

Ces écosystèmes *HBLE* ont de plus permis de souligner les limites de l'effet ballast pour rendre compte de la diversité des processus contrôlant les flux de particules en profondeur (Henson et al., 2012). A partir des isotopes du thorium, plusieurs études ont montré par la suite l'existence d'une relation inverse entre la production primaire en surface et l'efficacité d'export PE_{eff} aux hautes latitudes (Savoye et al., 2008; Maiti et al., 2013; Le Moigne et al., 2016; Henson et al., 2019). Dans l'océan Austral, les régions fertilisées et productives exporteraient ainsi une faible fraction de la production primaire alors que l'efficacité d'export dans les zones peu productives *HNLC* serait la plus élevée (Rembauville et al., 2015a). Ce découplage entre la production primaire et les processus de reminéralisation dans la couche supérieure de l'océan serait lié à l'activité bactérienne et à la pression de broutage exercée par le zooplancton (Cavan et al., 2015, 2017; Le Moigne et al., 2016; Henson et al., 2019). L'efficacité de l'export ne dépend donc pas seulement de la biomasse et de la composition des communautés phytoplanctoniques

mais au contraire de la structure de l'ensemble de l'écosystème pélagique (Boyd et Trull, 2007; Tréguer et al., 2018).

1.5.2. Influence de la diversité des diatomées sur les processus d'export

De plus en plus d'études encouragent à prendre en compte l'ensemble de la diversité des espèces pour comprendre les flux de carbone et de silicium en profondeur (Tréguer et al., 2018). Cette remarque est d'autant plus pertinente chez les diatomées car elles sont caractérisées par un large éventail de taille allant de quelques microns à plusieurs millimètres, et elles présentent une extraordinaire diversité morphologique. Certaines espèces sont solitaires, d'autres sont coloniales. Elles possèdent une grande diversité d'extensions siliceuses (e.g. les soies des *Chaetoceros*, les cornes des *Eucampia*, les épines en forme de crochet des *Corethron*), ou chitineuses (e.g. les processus tubulaires des *Thalassiosira*). De par leur forme, certaines espèces peuvent former des agrégats denses, entraînant un transfert rapide du carbone en profondeur (Alldredge et Gotschalk, 1989; Alldredge et Jackson, 1995; Jackson et al., 2005; Burd et Jackson, 2009). Par exemple, l'enchevêtrement des soies des cellules de *Chaetoceros* facilite l'agrégation et la sédimentation en masse de ces diatomées à l'issue des blooms (Alldredge et Gotschalk, 1989; Assmy et al., 2013). Les diatomées peuvent également produire des particules d'exopolymères transparents (*TEP*, *Transparent Exopolymer Particles*) qui agissent comme une colle entre les particules, et facilitent leur export lorsqu'elles atteignent une certaine densité (Alldredge et Gotschalk, 1989).

L'export de matière organique dépend également des contenus cellulaires en carbone des différentes espèces qui peuvent couvrir une gamme très étendue de valeurs (Cornet-Barthaux et al., 2007; Leblanc et al., 2012). Les contenus en carbone sont généralement déterminés à partir des biovolumes cellulaires au moyen de relations allométriques. Cependant, ces relations ont été déterminées à partir de diatomées provenant essentiellement de régions tempérées et tropicales (Strathmann, 1967; Smayda, 1978; Menden-Deuer et Lessard, 2000), omettant les diatomées polaires. Une étude récente de Lomas et al. (2019) suggère que la densité élémentaire (C, N, et Si) des diatomées polaires serait 5 à 100 fois plus importante que celle des diatomées vivant aux basses latitudes. Les rapports Si:C estimés sur 11 espèces par ces auteurs varient entre 0,09-0,87, avec une

moyenne de 0,13 pour les espèces appartenant au genre *Thalassiosira* et une moyenne de 0,24 pour les autres espèces. A partir de la ré-analyse de données provenant de campagnes océanographiques passées, Krause et Lomas (2020) ont suggéré que les biomasses carbonées des diatomées étaient systématiquement sous-estimées dans les régions polaires, excepté dans la région des Kerguelen. Cette découverte pour le moins surprenante pourrait avoir des implications importantes sur les cycles biogéochimiques, et nécessite donc d'être confirmée.

Au sein d'une même espèce, les différents stades de vie des diatomées ajoutent un niveau de variabilité supplémentaire en affectant de manière importante la morphologie, et les caractéristiques physiologiques des cellules. La production de spores de repos permet à certaines espèces de surmonter des conditions défavorables, telles que de faibles niveaux de lumière (McQuoid et Hobson, 1996), de faibles températures (Durbin, 1978), ou bien une limitation en fer (Sugie et Kuma, 2008) ou en macronutriments (Kuwata et Takahashi, 1990, 1999; Oku et Kamatani, 1995; Pelusi et al., 2019, 2020). Une étude récente a également montré que des spores peuvent être produites lorsque les populations de diatomées atteignent une certaine densité cellulaire, dans des environnements encore riches en éléments nutritifs (Pelusi et al., 2020). Ces spores riches en lipides de réserve et extrêmement silicifiées (Doucette et Fryxell, 1983; Kuwata et al., 1993) sédimentent rapidement et résistent au broutage par le zooplancton (Kuwata et Tsuda, 2005). Chez l'espèce *Chaetoceros pseudocurvisetus*, les spores de repos sont 23 fois plus silicifiées et contiennent 10 fois plus de carbone par unité de volume que les formes végétatives de la même espèce et leur vitesse de sédimentation est 35 fois supérieure à celle de la forme végétative (Kuwata et al., 1993). Plusieurs études ont mis en évidence l'efficacité de ces spores comme vecteurs de transport du carbone et du silicium en profondeur (Salter et al., 2012; Rynearson et al., 2013; Rembauville et al., 2015b, 2016a). La formation d'auxospores qui correspond à la phase sexuée du cycle de vie des diatomées peut déclencher un export important de frustules vides, et ainsi favoriser des flux verticaux de silicium découplés d'un flux de carbone, comme cela a été observé chez l'espèce *Corethron pennatum* dans l'océan Austral (Crawford, 1995).

Dans le groupe fonctionnel des diatomées, deux tentatives de classification ont été proposées, s'accordant sur la conceptualisation de deux groupes de diatomées partageant

des niches écologiques distinctes (Assmy et al., 2013; Quéguiner, 2013). Les C-sinkers/Groupe 1 regroupent des petites diatomées peu silicifiées à développement rapide et formant des chaînes (e.g. *Chaetoceros* et *Pseudo-nitzschia*) alors que les Si-sinkers/Groupe 2 regroupent des grandes espèces très silicifiées, considérées comme résistantes au broutage par le zooplancton et se développant lentement (e.g. *Fragilariopsis kerguelensis* et *Thalassiothrix antarctica*). Les schémas conceptuels de ces deux études diffèrent cependant sur certains points, notamment sur l'impact de ces groupes sur l'export de matière. Selon Assmy et al. (2013), les C-sinkers dominent les régions fertilisées par le fer et subissent une mortalité de masse dans la couche de surface, déclenchant un transport important de carbone en profondeur sous forme de larges agrégats. Alors que d'après Quéguiner (2013), les diatomées du Groupe 1 qui sont les premières à se développer au début de la saison productive sont associées à un faible export vertical, en raison d'une importante activité de fragmentation par le broutage du zooplancton et la dégradation bactérienne. Parallèlement, les Si-sinkers conceptualisés par Assmy et al. (2013) dominent les régions pauvres en fer, et sont associés à un flux faible mais constant de cellules vides en dessous de la couche de surface, entraînant un export préférentiel de Si par rapport à la matière organique qui serait rapidement reminéralisée en surface. Les espèces du Groupe 2 de Quéguiner (2013) se développent lentement mais progressivement au cours de la saison productive et voient leurs niches restreintes à des couches discrètes situées à proximité de la pycnocline saisonnière, ce qui leur permet de bénéficier des flux ascendants de nutriments dans un environnement lumineux tolérable. À l'automne, la limitation par la lumière associée au mélange convectif entraînerait un export important de carbone associé à ces espèces ("*fall dump*" de Kemp et al., 2000).

1.5.3. Influence des modes de mortalité sur l'export

Les différents mécanismes de mortalité des diatomées jouent un rôle important sur le transport et les propriétés de la matière particulaire en profondeur. Trois mécanismes principaux permettent l'export des particules hors de la couche de surface : la sédimentation passive des cellules individuelles par gravitation, l'agrégation des cellules, ou encore l'incorporation des cellules dans des pelotes fécales produites par les brouteurs du zooplancton (Durkin et al., 2016).

La vitesse de chute d'une particule sphérique idéale dans un fluide de viscosité connue comme l'eau de mer peut être décrite par la loi de Stokes et dépend alors essentiellement de son diamètre et de sa densité. Les cellules individuelles ont donc des vitesses de chute relativement faibles par rapport aux particules de plus grande taille (e.g. agrégats, pelotes fécales). Lorsque le phytoplancton atteint une concentration dite "critique", les cellules ont une plus grande probabilité d'entrer en collision et d'adhérer les unes aux autres, entraînant la formation d'agrégats qui sédimentent rapidement (Aldredge et Jackson, 1995; Jackson et al., 2005; Jackson et Kiørboe, 2008; Burd et Jackson, 2009). Les flux d'export relatifs aux pelotes fécales produites par les brouteurs herbivores peuvent aussi contribuer de manière importante aux flux de POC (Lampitt et al., 1990, 2009; Wilson et al., 2008, 2013; Rembauville et al., 2015b; Turner, 2015). Les tailles et formes de ces pelotes sont variables : pelotes cylindriques/ovoïdes chez les copépodes ; flocons tabulaires chez les salpes, appendiculaires, et tuniciers ; "minipellet" chez les dinoflagellés, ciliés et radiolaires ; chapelets de grande taille chez les euphausiacés (Turner et al., 2015). Elles ont des densités et donc des vitesses de sédimentation différentes (220 à 2700 m d⁻¹ ; Turner et al., 2015) et ne contribuent pas de manière équivalente à l'export de carbone en profondeur. Une part importante de ces pelotes fécales est recyclée dans la couche épipélagique par le zooplancton via trois mécanismes : l'ingestion des pelotes (coprophagie), leur désagrégation en plus petites particules (coprorhexie), la dispersion de leur contenu via la rupture de la membrane péritrophique permettant la cohésion des pelotes chez les copépodes (coprochalie). Bien que le mésozooplancton (e.g. les copépodes) soit généralement considéré comme le principal groupe broutant les diatomées, elles sont consommées par une grande diversité d'organismes. Les nanoflagellés par exemple sont capables de pénétrer à l'intérieur des diatomées et de phagocyter leur contenu cytoplasmique (Drebes et al., 1996). Au sein du microzooplancton, les dinoflagellés se nourrissent de diatomées par l'intermédiaire d'un tube ("*tube feeding*"), entraînant la libération de frustules vides dépourvus de matière organique (Saito et al., 2005; Sherr et Sherr, 2007; Christaki et al., 2015), alors que les phéodariens du genre *Protocystis* peuvent ingérer directement des cellules de grandes tailles (Nothig et Gowing, 1991; González, 1992).

On ignore si les cellules individuelles peuvent atteindre les profondeurs des océans et échapper aux processus de reminéralisation en sédimentant uniquement de manière

passive. Cependant, plusieurs études ont montré que des petites particules, de la taille d'une cellule, peuvent contribuer de manière importante aux flux de carbone en profondeur (Dall'Olmo et Mork, 2014; Durkin et al., 2015, 2016; Puigcorbé et al., 2015; Leblanc et al., 2018b). À partir du *Bottle-Net*, un nouvel instrument permettant l'échantillonnage du plancton dans les couches profondes de l'océan, des diatomées intactes et viables ont pu être observées jusqu'à 4 000 m de profondeur (Agusti et al., 2015, 2020). Bien qu'il ait été montré expérimentalement que les diatomées sénescents chutent plus rapidement que les cellules viables (Bienfang et al., 1982; Agustí et al., 2020), il est probable que le transport des petites particules soit facilité par la formation d'agrégats et de pelotes fécales qui se disloquent ensuite, libérant les cellules en profondeur.

A l'inverse des mécanismes de mortalité décrits précédemment, d'autres vont favoriser le recyclage des particules en surface. Les diatomées peuvent en effet subir des infections virales (Nagasaki, 2008), ou encore être parasitées par des champignons tels que les chytrides dans les écosystèmes dulçaquicoles (Kagami et al., 2007). Dans une récente étude, Kranzler et al. (2019) ont montré qu'une limitation en H_4SiO_4 favorise les infections virales, ce qui peut entraîner une mortalité de masse des diatomées. Ces infections virales diminueraient l'efficacité de la pompe biologique et de la pompe à silicium, en stimulant la reminéralisation via la boucle microbienne et le "*viral shunt*" (Wilhelm et Suttle, 1999).

Ainsi, nous venons de voir que les flux verticaux de la matière organique (e.g. C, N) et des biominéraux (e.g. Si) ne dépendent pas seulement de la production de surface. La compréhension du fonctionnement de la pompe biologique nécessite donc d'étudier en détail l'ensemble de la structure de l'écosystème pélagique ainsi que la diversité des espèces au sein de chaque niveau trophique puisque les caractéristiques fonctionnelles propres à chaque espèce (e.g. taille, morphologie, composition élémentaire, état physiologique des cellules, stade de vie, comportement trophique, etc.) vont influencer les flux de matière. Enfin, la diversité des modes de mortalité ajoute un niveau de complexité supplémentaire en favorisant l'export ou la reminéralisation de la matière, ou bien son transfert au sein du réseau trophique. Afin d'étudier le rôle de cette diversité de mécanismes dans la modulation des flux de carbone et de silicium, nous avons pu étudier

deux zones sub-polaires situées aux antipodes l'une de l'autre : la baie de Baffin en Arctique et le plateau des Kerguelen dans l'océan Austral.

1.6. Présentation des zones d'étude et des objectifs de la thèse

1.6.1. Présentation du programme MOBYDICK

Le programme MOBYDICK s'est déroulé dans la zone naturellement fertilisée du plateau des Kerguelen (océan Austral) à la fin de l'été austral 2018 (février-mars), une fenêtre de temps correspondant à la fin du pic saisonnier de biomasse phytoplanctonique. Cette région est située dans la *POOZ* et n'est donc jamais recouverte par la banquise. Elle a été étudiée en détail lors de précédentes campagnes océanographiques, notamment KEOPS 1 et KEOPS 2 qui ont permis d'identifier les mécanismes à l'origine de la fertilisation par le fer des eaux de surface. L'originalité de MOBYDICK réside dans son approche *end-to-end* c'est-à-dire visant à étudier l'ensemble de la structure de l'écosystème pélagique, des bactéries aux grands prédateurs, dans des régions contrastées, caractérisées par des structures de communautés pélagiques différentes (contrôlées ici par la biodisponibilité du fer). Ciblant le plateau sous-marin de Kerguelen, situé au sud de l'archipel, MOBYDICK s'est attaqué à trois questions majeures :

De quelle façon la disponibilité des nutriments et de la lumière influence-t-elle la structure du réseau trophique ?

Un des principaux objectifs de MOBYDICK est la description précise de la structure des communautés à chaque niveau trophique dans des écosystèmes caractérisés par des régimes productifs différents, ce qui doit permettre d'évaluer l'influence des contrôles *bottom-up* sur la structure des réseaux trophiques. Outre les organismes classiquement étudiés dans les études de trophodynamique pélagique (diatomées, copépodes, ...), une attention particulière a été portée sur la description d'autres groupes généralement moins étudiés (e.g. procaryotes, coccolithophoridés, dinoflagellés, rhizaria, plancton gélatineux, myctophidés, etc.) mais néanmoins susceptibles de jouer un rôle important dans les flux de carbone.

Quels sont les processus écologiques responsables du transfert de carbone le long du réseau trophique ou de son export dans l'océan profond ?

Un premier objectif est de quantifier les biomasses carbonées au sein de chaque niveau trophique avec une haute résolution taxonomique. Les pertes de carbone organique dans le réseau trophique via la respiration des organismes, la production de débris carbonés et la migration verticale des organismes (e.g. zooplancton, micronecton, etc.) ont ainsi été étudiées. Les interactions trophiques (infections virales, prédation des diatomées par les différents brouteurs, etc.) influençant les flux de carbone ont aussi constitué un point important d'étude.

Quelle sera l'influence des changements climatiques sur l'équilibre entre les flux verticaux d'export et le transfert horizontal de carbone au sein du réseau trophique ?

Les réponses aux deux premières questions pourront par la suite être utilisées pour extraire des descripteurs synthétiques de la biodiversité permettant de mieux paramétrer les modèles biogéochimiques complexes simulant le fonctionnement de la pompe biologique dans le contexte des changements climatiques.

1.6.2. Présentation du programme Green Edge

Le programme Green Edge s'est déroulé dans la baie de Baffin, une zone de glace saisonnière située en Arctique, entre le Groenland et le Canada. Le programme s'est articulé autour de trois expéditions. Un camp de glace a été mis en place sur la banquise côtière durant deux saisons consécutives (28 mars-14 Juillet 2015 ; 27 avril-22 Juillet 2016) au sud de l'île de Qikiqtarjuaq (67,48 N ; 63,79 W), afin d'étudier les processus physiques, chimiques et biologiques impliqués dans le pré-conditionnement du bloom phytoplanctonique de printemps (BPP) avant la fonte des glaces en Avril jusqu'à son déclin dans la zone libre de glace en juillet. Une campagne hauturière a été réalisée en parallèle dans la baie de Baffin à bord du brise-glace canadien *NGCC Amundsen* à la fin du printemps (3 Juin—14 Juillet 2016) afin d'étudier l'évolution spatio-temporelle du bloom. Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons uniquement aux données collectées durant la campagne hauturière. L'objectif général du programme Green Edge est de comprendre la dynamique du BPP et de déterminer son rôle dans l'océan Arctique de demain, y compris vis-à-vis des populations humaines. Le projet s'articule autour de sept grandes questions :

Quelle est la séquence exacte d'évènements contrôlant la mise en place, le développement, et la fin du BPP sous la banquise, dans la zone marginale de glace et dans les eaux dépourvues de glace ? Comment les paramètres physiques et chimiques régissant le BPP varient dans l'espace et le temps ? Quelles sont les espèces clés du phytoplancton impliquées dans le BPP et quels sont les facteurs contrôlant leur succession ? Quelle quantité de carbone organique produite par le BPP est transférée à travers le réseau trophique et vers les sédiments de fonds et selon quels mécanismes ? Quel est le rôle du BPP dans le fonctionnement de l'écosystème au cours d'une année ? À l'échelle de l'Arctique, la production primaire augmentera-t-elle ou diminuera-t-elle dans les prochaines décennies ? Quel seront les impacts de ces modifications sur les populations Inuits du nord ?

1.6.3. Objectifs et structure de la thèse

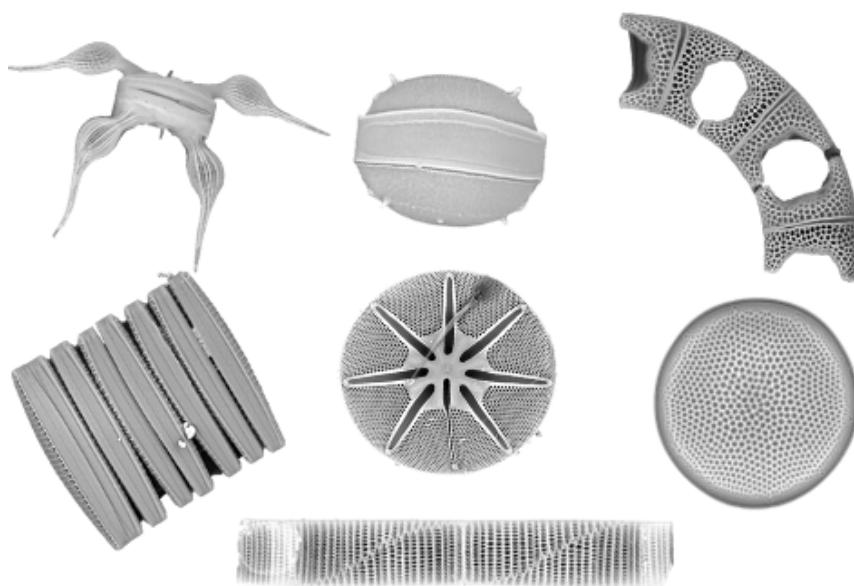
Dans le cadre des deux projets présentés ci-dessus, ce travail de thèse vise à améliorer notre compréhension de la relation entre la diversité des diatomées et les flux biogéochimiques du carbone et du silicium dans les écosystèmes polaires. Après avoir présenté les stratégies d'échantillonnage et les différents paramètres étudiés au cours des deux campagnes (**Chapitre 2**), le manuscrit s'articule autour de deux chapitres principaux basés sur des articles publiés ou en préparation, et répondant aux objectifs suivants :

- **Chapitre 3.** Description de la succession des communautés de diatomées en lien avec la fonte de la banquise et le gradient des masses d'eau en baie de Baffin (programme Green Edge, **article 1**). La dynamique nutritionnelle des diatomées ainsi que les principales étapes du bloom printanier sont présentées, depuis son initiation sous la banquise, son développement dans la zone marginale des glaces, jusqu'à sa fin dans les eaux libres de glaces.
- **Chapitre 4 :** Description des communautés de diatomées dans la couche de surface (0-200 m) en lien avec la nature des particules et les stocks intégrés du Si et du C en profondeur, dans des environnements contrastés de la région des Kerguelen (programme MOBYDICK). L'**article 2** évalue plus particulièrement l'influence de la diversité des espèces sur les propriétés biogéochimiques (C, N, Si) de la matière particulaire en surface. L'**article 3** décrit les particules

collectées en profondeur par le *Bottle-net* et présente les stocks intégrés du Si et du C dans les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (>500 m). Ces deux études ne se limitent pas à la description spécifique des communautés de diatomées mais s'attardent au contraire à détailler de manière précise les caractéristiques fonctionnelles propres à chaque espèce (état physiologique, degré de silicification, contenu en carbone, stade de vie etc.), et leur contribution à la biomasse carbonée et à l'activité de silicification.

Enfin, le **Chapitre 5** constitue une synthèse de ces travaux de thèse et une réflexion sur les perspectives futures de recherche.

2 | Matériel et méthodes



Crédits photos : Karine Leblanc

Sommaire

2.1. Introduction	47
2.2. Caractéristiques des zones d'études et stratégie d'échantillonnage.....	48
2.2.1. Le plateau des Kerguelen	48
2.2.2. La baie de Baffin	51
2.2.3. Paramètres étudiés	54
2.3. Techniques de prélèvement et traitements réalisés à bord.....	55
2.3.1. Acquisition des paramètres hydrologiques et optiques.....	55
2.3.2. Prélèvement des échantillons	56
2.3.3. Conservation des échantillons.....	57
2.3.4. Méthode d'incubation pour les mesures d'absorption du silicium	58
2.3.5. Observations et traitements réalisés à bord sur les échantillons frais.....	61
2.4. Analyses en laboratoire.....	63
2.4.1. Dosage de la silice particulaire	63
2.4.2. Les mesures de production	66
2.4.3. Composition des communautés planctoniques	69
2.4.4. Analyse des lipides	74
2.5. Analyses statistiques.....	75

2.1. Introduction

Ce chapitre méthodologique apporte des informations complémentaires aux différents chapitres de ce manuscrit qui sont basés sur des publications parues ou en préparation. Il s'applique à présenter les caractéristiques générales des lieux d'étude, ainsi que les stratégies d'échantillonnage suivies lors des campagnes Green Edge et MOBYDICK. Il permet en outre d'apporter une vision globale des différents paramètres étudiés et des méthodes d'analyse utilisées pour mener à bien cette étude.

2.2. Caractéristiques des zones d'études et stratégie d'échantillonnage

2.2.1. Le plateau des Kerguelen

Le plateau des Kerguelen est situé dans le secteur indien de l'océan Austral (Figure 2-1). Par sa bathymétrie peu profonde et sa grande extension méridienne (46°S–64°S, isobathe de 3000 m), il constitue une barrière importante pour le passage du Courant Circumpolaire Antarctique. Environ 60 % de l'ACC est dévié au nord des îles Kerguelen, alors que la majorité du débit restant traverse au sud le passage du *Fawn Trough* (56°S) qui divise le plateau en deux (Park et al., 1991, 2008a, 2014; Roquet et al., 2009). L'écoulement géostrophique moyen au-dessus du plateau suit la bathymétrie selon une circulation anticyclonique, et est beaucoup plus lent (3–5 cm s⁻¹) que celui des eaux avoisinantes, ce qui favorise le développement du bloom (Park et al., 2008a). A l'est du haut-fond des îles Kerguelen et Heard/McDonald, la remontée vers le nord-ouest d'une branche du courant du *Fawn Trough* est en effet associée à des courants plus forts (jusqu'à 16 cm s⁻¹). Le front polaire (PF), qui correspond à la limite nord de la couche présentant un minimum de température en subsurface et séparant les eaux subantarctiques des eaux froides antarctiques, contourne les îles Kerguelen par le sud, avant d'être dévié jusqu'au bord nord-est du plateau, puis de redescendre vers le sud. Pauthenet et al. (2018) ont mis en évidence une importante variabilité saisonnière dans la position du PF à l'ouest du plateau, qui se situerait 4° plus au sud en mars par rapport au mois de septembre.

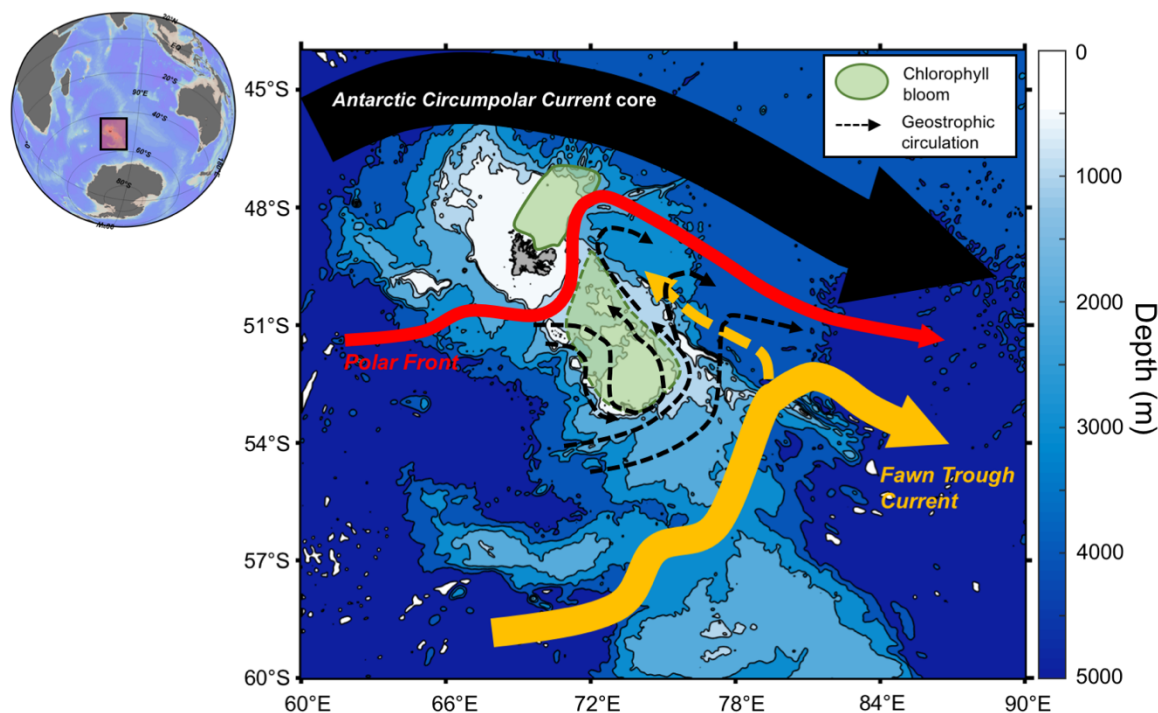


Figure 2-1: Topographie du plateau des Kerguelen et représentation schématique de la circulation océanique dans la partie nord du plateau.

Modifié d'après [Park et al., 2008a](#).

Le bloom au-dessus du plateau des Kerguelen est l'un des plus importants de l'océan Austral, couvrant une surface d'environ 45 000 km². Les images satellitaires montrent qu'il se développe chaque année de novembre à février et dure environ 85 jours, avec des variations annuelles ([Mongin et al., 2008](#)). Le bloom peut être divisé en deux régions distinctes :

- A l'est des îles Kerguelen, un long panache de chlorophylle se développe dans une région où les front polaire (PF) et subantarctique (SAF) sont très proches l'un de l'autre.
- Au sud-est, un bloom est contraint par la bathymétrie.

La campagne MOBYDICK (Marine Ecosystem Biodiversity and Dynamics of Carbon around Kerguelen : an integrated view) s'est déroulée du 18 février au 27 mars 2018, à bord du NO/Marion Dufresne II (Figure 2-2). MOBYDICK s'insère dans le contexte des précédentes campagnes KEOPS 1 et KEOPS 2 qui ont respectivement ciblé la fin (janvier-février 2005) et le début (octobre-novembre 2011) du bloom.

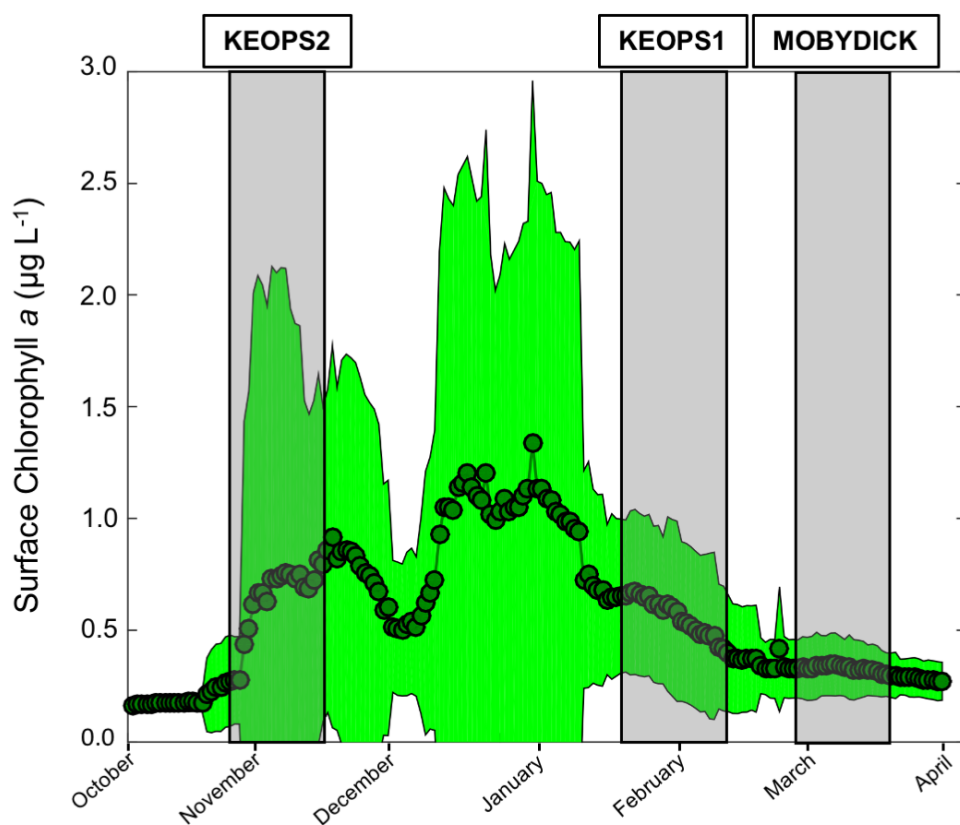


Figure 2-2: Évolution saisonnière des concentrations en chlorophylle *a* en surface au niveau du plateau des Kerguelen (station M2).

La courbe verte représente les concentrations en Chl *a* issues du regroupement des données provenant de différents capteurs embarqués sur les satellites (SeaWiFS, MODIS-Aqua, MERIS, VIIRS, OLCI-S3A), moyennées sur la période 2009-2019. La zone verte en arrière-plan indique l'écart-type associé à ces concentrations. Les périodes d'échantillonnage des campagnes KEOPS 1, KEOPS 2, et MOBYDICK sont indiquées. Figure réalisée à partir de données fournies par le [Copernicus Marine Service](#).

La stratégie d'échantillonnage (Figure 2-3) repose sur l'étude de deux stations de référence qui ont été échantillonnées à plusieurs reprises sur une période de 12-18 jours: M2 est la station de référence du plateau naturellement fertilisé en fer (échantillonnée trois fois), alors que M4 est située à l'ouest du plateau dans des eaux pauvres en chlorophylle *a*, et correspond à la station de référence de la région *HNLC* (échantillonnée deux fois). Deux stations intermédiaires, M1 et M3 ont été échantillonnées respectivement une et deux fois. Cette stratégie basée sur l'échantillonnage d'un nombre restreint de stations nous a permis de déployer un nombre important d'instruments et de réaliser de multiples expériences à bord, afin d'étudier la structure d'ensemble de l'écosystème pélagique. Enfin, il convient de préciser que certaines de ces 4 stations ont été échantillonnées lors de précédents programmes : M2 correspond à la station A3

(KEOPS 1 et 2), alors que M3 est proche de la station R (KEOPS 2) et correspond à la station suivie lors de la série temporelle KERFIX (Jeandel et al., 1998).

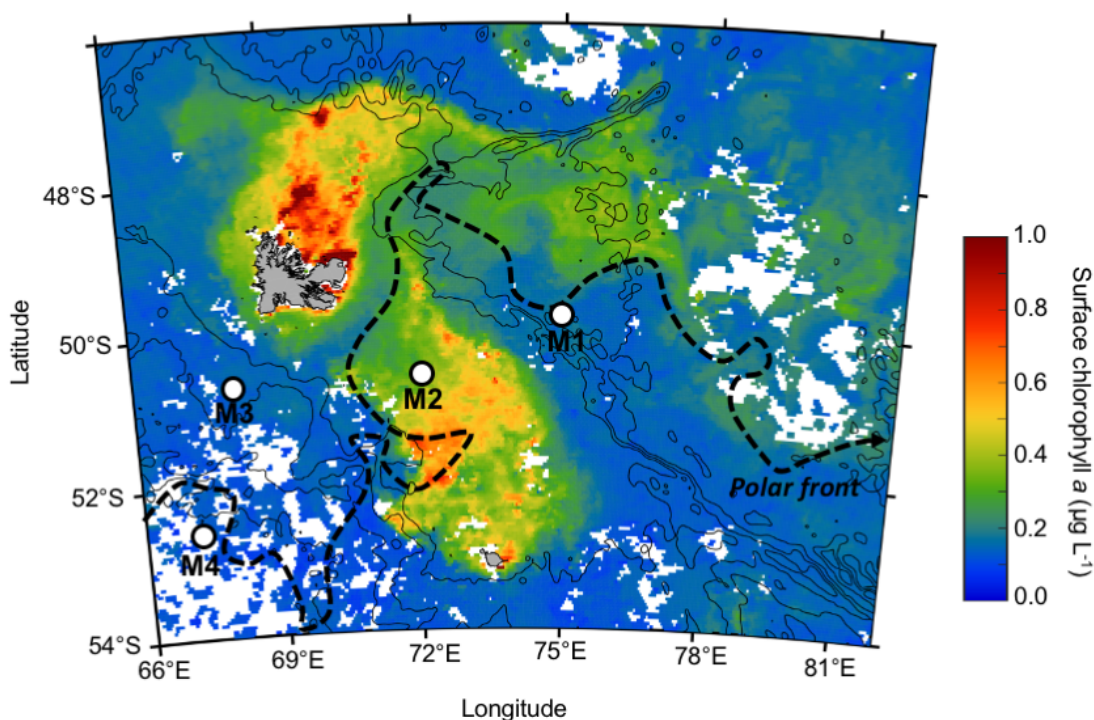


Figure 2-3: Concentrations en chlorophylle a en surface au niveau du plateau des Kerguelen au cours de la période d'échantillonnage de MOBYDICK.

Les quatre stations échantillonnées lors de la campagne MOBYDICK sont indiquées par des points blancs. Les lignes noires représentent les isobathes 1000, 2000, 3000 et 4000 m. La position approximative du front polaire au cours de la période d'échantillonnage, tirée de Pauthenet et al. (2018), est indiquée par la flèche pointillée noire. Figure réalisée à partir des données satellitaires (MODIS level 3 product ; résolution : 4 km) extraites du site de la NASA (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>).

2.2.2. La baie de Baffin

La baie de Baffin, située entre le Groenland et l'île de Baffin, est une mer connectée au nord à l'océan Arctique par différents détroits et au sud à la mer du Labrador (Figure 2-4). Elle est caractérisée par une importante plaine abyssale dans sa partie centrale (< 2300 m), et deux plateaux continentaux situés de chaque côté de la baie. Les eaux de l'océan Arctique, elles-mêmes dérivées du Pacifique, entrent dans la baie de Baffin par le nord via les détroits de Smith, Jones et Lancaster (Tremblay, 2002; Jones, 2003). Ces eaux froides et peu salées forment le *Baffin Island Current* qui descend vers le sud en longeant

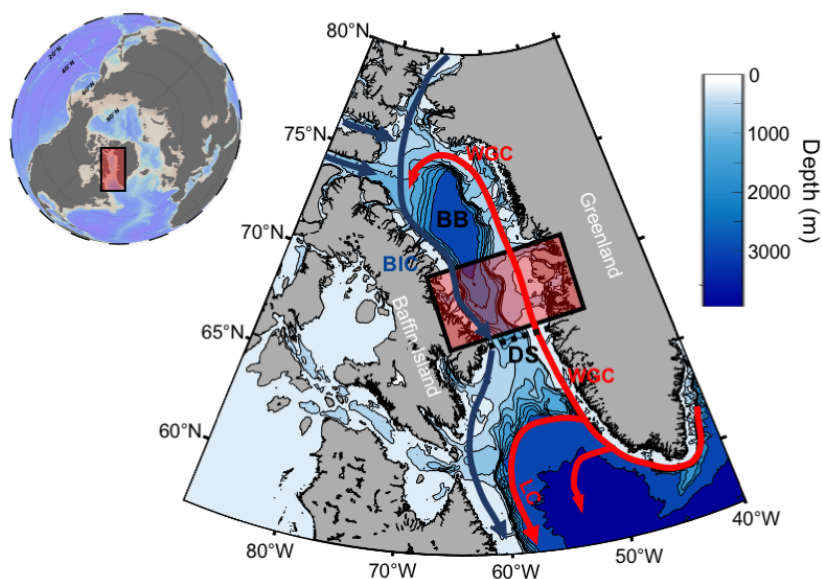


Figure 2-4: Topographie de la baie de Baffin et représentation schématique de la circulation océanique.

Le rectangle rouge indique la zone échantillonnée durant la campagne Green Edge. Les abréviations suivantes ont été utilisées : *WGC* : West Greenland Current ; *BIC* : Baffin Island Current ; *LC* : Labrador Current ; *BB* : Baffin Bay ; *DS* : Davis Strait. Modifié d'après [Randelhoff et al. \(2019\)](#).

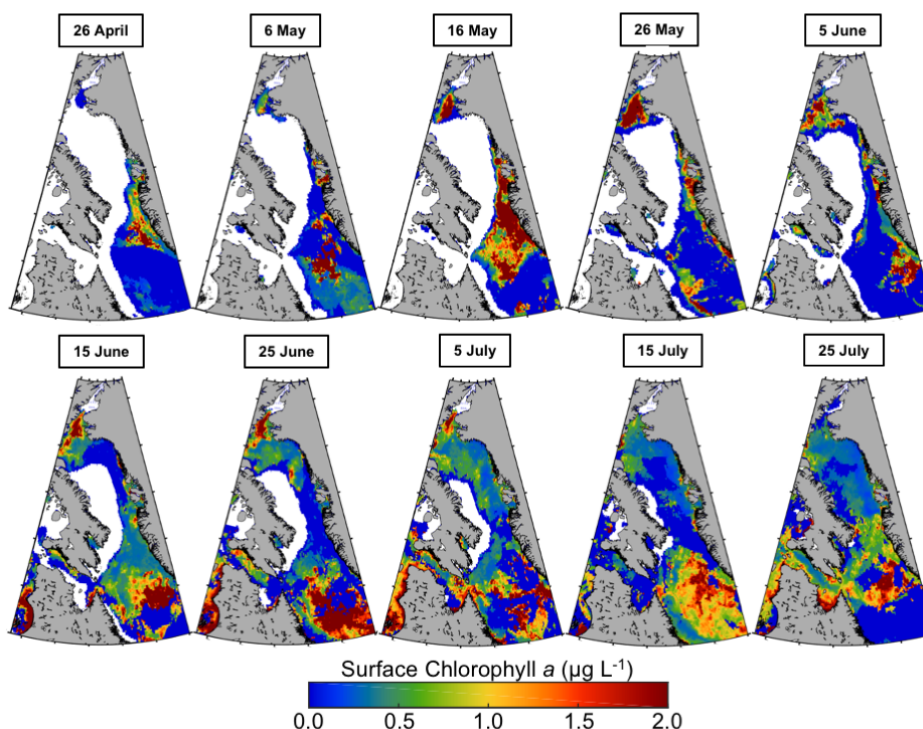


Figure 2-5: Images composites moyennées sur 5 jours des concentrations en chlorophylle *a* en surface (MODIS level 3 product) dans la baie de Baffin au cours de la période de fonte de l'année 2016.

La zone blanche représente la banquise qui est définie là où la concentration en glace de mer pour un pixel donné est supérieur à 50 %. Figure réalisée à partir des données extraites de la base de données Green Edge (http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/GREENEDGE/greenedge_satellites.php).

le côté ouest de la baie, avant d'atteindre éventuellement la mer du Labrador via le détroit de Davis où il forme le *Labrador Current* (Tang et al., 2004; Zweng et Münchow, 2006; Randelhoff et al., 2019). À l'inverse, des eaux chaudes et salées en provenance de l'Atlantique nord, formées principalement à partir de l'*Irminger Current* et de l'*East Greenland current*, entrent dans la baie de Baffin via le détroit de Davis et s'écoulent vers le nord le long du côté est, formant le *West Greenland Current*. Ces eaux étant trop denses pour continuer leur route vers le nord, elles redescendent ensuite vers le sud où elles se mélangent progressivement avec les eaux en provenance de l'Arctique. La couverture de glace commence à se former au nord en septembre, et se développe progressivement vers le sud, atteignant sa surface maximale en mars. La fonte de la banquise commence en avril, et s'effectue d'est en ouest, en suivant le gradient des masses d'eau (Figure 2-5).

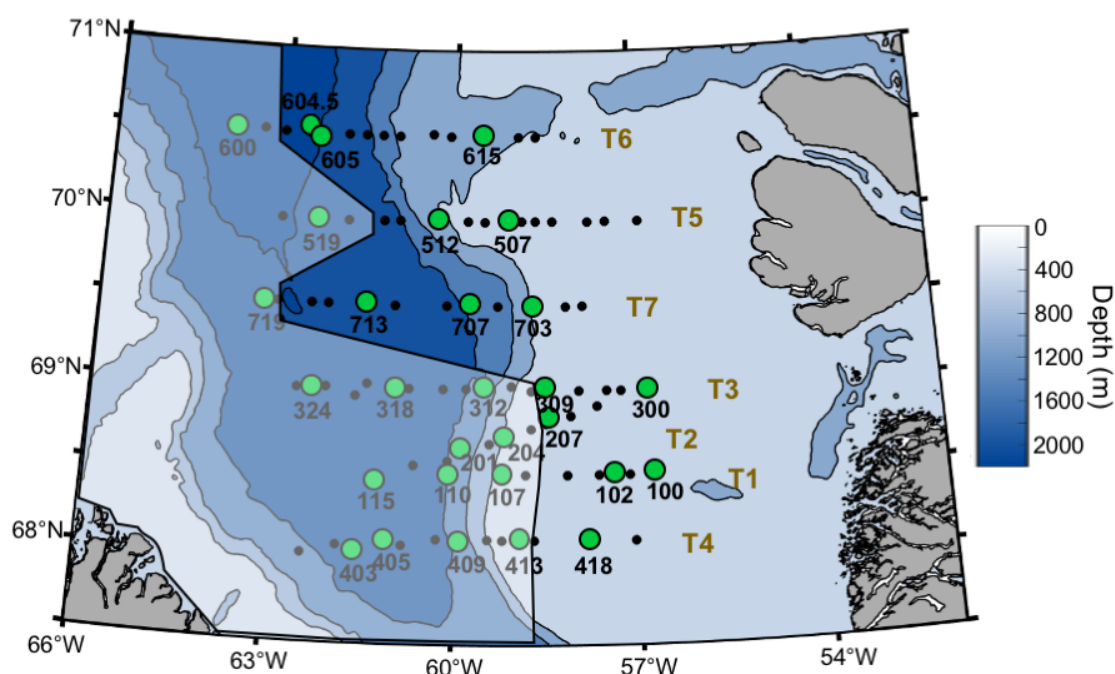


Figure 2-6: Localisation des stations échantillonnées lors de la campagne Green Edge.

L'hydrologie, les nutriments et les pigments ont été étudiés à l'ensemble des stations (points noirs et verts). Les points verts indiquent les stations pour lesquelles les paramètres du cycle du silicium ont également été étudiés. Les transects T1-T7 sont numérotés dans l'ordre chronologique d'échantillonnage. La zone blanchâtre est une image composite de la position de la banquise au moment de l'échantillonnage de chaque station. La ligne noire correspond à la lisière des glaces. Les stations situées à l'ouest de cette limite étaient recouvertes par la banquise au moment de leur échantillonnage, alors que celles situées à l'est se trouvaient en eaux libres.

La stratégie d'échantillonnage a consisté à réaliser 7 transects (T1-T7) perpendiculaires à la zone marginale des glaces, de la zone libre de glace à l'est vers la banquise à l'ouest, afin d'avoir un suivi spatio-temporel de l'évolution du bloom (Figure 2-6). Les stations courtes où les paramètres de base ont été mesurés (nutriments, pigments, etc.) sont espacées d'une dizaine de kilomètres les unes des autres, afin d'avoir une haute résolution spatiale. Les paramètres relatifs au cycle du silicium (BSi, ρ Si), ainsi que les échantillons destinés à l'étude de la diversité des communautés de diatomées ont été prélevés à 29 stations "longue durée" couvrant l'ensemble des transects.

2.2.3. Paramètres étudiés

Afin d'atteindre les objectifs énoncés dans le chapitre 1, cette étude a ciblé plusieurs paramètres qui s'articulent autour de 3 grands points :

- La description de la composition élémentaire et des ratios de la matière particulaire, ce qui inclut la silice biogène (BSi) et la silice lithogénique (LSi), ainsi que le carbone et l'azote organique particulaire (*POC* et *PON*). Les pigments et les nutriments sont également décrits à partir des données compilées dans les bases de données des programmes (MOBYDICK : <http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/mobydick/mobydick.php> ; Green Edge : <http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/GREENEDGE/greenedge.php>).
- La description des communautés de diatomées, ce qui inclut l'identification taxonomique et le comptage des cellules, ainsi que la détermination des biomasses carbonées à partir des biovolumes de chaque espèce.
- L'étude de la dynamique nutritionnelle des diatomées, à l'échelle de la communauté à l'aide du ^{32}Si , ou à l'échelle de l'espèce et de la cellule à l'aide de la technique de marquage au PDMPO (Leblanc et Hutchins, 2005).

2.3. Techniques de prélèvement et traitements réalisés à bord

2.3.1. Acquisition des paramètres hydrologiques et optiques

2.3.1.1. Mesures *in situ*

Les propriétés hydrographiques et optiques de la colonne d'eau ont été mesurées à l'aide d'une sonde CTD (*Conductivity Temperature Density*) Seabird SBE-911 plus montée sur une rosette de 24 bouteilles Niskin de 12 L. Pour les deux campagnes, un ensemble variable de capteurs ont également été disposés : un capteur *PAR* (*Photosynthetic Available Radiation*), un *LISST* (*Laser In-Situ Scattering and Transmissometry*), un *LOPC* (*Laser Optical Plankton Counter*), un *UVP5* (*Underwater Vision Profiler*), un fluorimètre pour la détection de la chlorophylle a (*Chl a*) et du carbone organique dissous (*CDOM*), un capteur pour mesurer l'oxygène dissous, ainsi qu'un transmissiomètre pour mesurer l'atténuation de faisceaux lumineux à différentes longueurs d'ondes.

Pour la campagne Green Edge, les mesures d'éclairement dans la colonne d'eau en zone de couverture de glace ont été réalisées à l'aide de deux instruments : le C-OPS (Biospherical Instruments, Inc) a été déployé pour les stations en eaux libres et dans les zones de fracture de la glace, alors que l'ICEPRO, plus compacte, a été déployé depuis un trou creusé dans la banquise pour les stations recouvertes par la glace. Une mesure de *PAR* moyennée sur la journée a été calculée au-dessus de la surface de l'eau à partir de mesures *in situ* enregistrées par la station météorologique installée sur la tour du navire et du modèle de transfert radiatif atmosphérique SBDART (Ricchiuzzi et al., 1998).

2.3.1.2. Données satellitaires

En baie de Baffin, les concentrations journalières en glace de mer (*SIC*, *Sea Ice Concentration*) ont été extraites par télédétection à partir du radiomètre AMSR2 avec une résolution de 3,125 km (Beitsch et al., 2014). Pour chaque station, la *SIC* a été extraite à partir du pixel le plus proche en utilisant la distance euclidienne entre la position du navire et le centre de chaque pixel. Ces données (disponibles dans la base de données du programme Green Edge) ont permis de suivre l'historique de la couverture de glace à chaque station et d'estimer la période de fonte.

2.3.2. Prélèvement des échantillons

Le prélèvement des échantillons d'eau de mer à des profondeurs discrètes de la colonne d'eau a été réalisé à partir des bouteilles Niskin montées sur la rosette (Figure 2-7). Au cours de la campagne MOBYDICK, deux instruments complémentaires ont été déployés pour échantillonner le plancton :

Le *Phytonet* est un filet de maillage 35 μm qui a été déployé à chaque station pour échantillonner la tranche d'eau comprise entre 125 m de profondeur et la surface. Le volume exact d'eau de mer filtré n'étant pas connu avec précision, ce filet permet d'obtenir des données semi-quantitatives sur la composition des grandes cellules de diatomées (> 35 μm) dans la couche de surface.

Le *Bottle-Net* est un nouvel instrument permettant d'échantillonner des couches discrètes de l'océan (Agusti et al., 2015). Monté sur la rosette de manière similaire à une bouteille hydrologique, il est constitué d'un tube en PVC à l'intérieur duquel est fixé un filet de maillage 20 μm assorti d'un collecteur à plancton. L'ouverture et la fermeture du *Bottle-Net* sont contrôlées depuis le navire, ce qui a permis d'échantillonner les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (> 500 m) à chaque site. Le diamètre d'ouverture du *Bottle-Net* est de 7,5 cm, et le volume d'eau filtré à chaque station dépend de la hauteur de la couche échantillonnée : de 0,1 m³ (125-150 m) jusqu'à 9,3 m³ (1900-4000 m). Les mouvements saccadés liés aux arrêts et remontées de la rosette lors de la fermeture des bouteilles Niskin peuvent permettre à un certain volume d'eau de passer par l'ouverture du *Bottle-Net* lorsque celui-ci est fermé, susceptible de produire une contamination de l'échantillon par des couches d'eau différentes de la couche ciblée. Ce biais aurait pu être estimé de manière précise en remontant en parallèle le *Bottle-Net* ouvert jusqu'à la surface, puis fermé sur une même tranche d'eau, mais cela n'a malheureusement pas pu être réalisé au cours de la campagne, en raison du temps de câble disponible. Néanmoins, quatre blancs ont été réalisés à M3-1 et M2-3 durant lesquels le *Bottle-Net* a été fermé pendant toute la durée du profile vertical. Le nombre de particules comptées dans les blancs a ensuite été comparé au nombre moyen de particules collectées en profondeur à ces stations. À M2-3, les blancs contenaient 8,7 % des cellules comptées (principalement des filaments de *Corethron inerme*, abondants dans la couche de surface), alors qu'à M3-1 ce pourcentage est de 2,7 %. Cette légère contamination par

les eaux de surface ne devrait cependant pas affecter de manière significative les principales conclusions issues de ces données sur la nature des particules et les processus d'export.

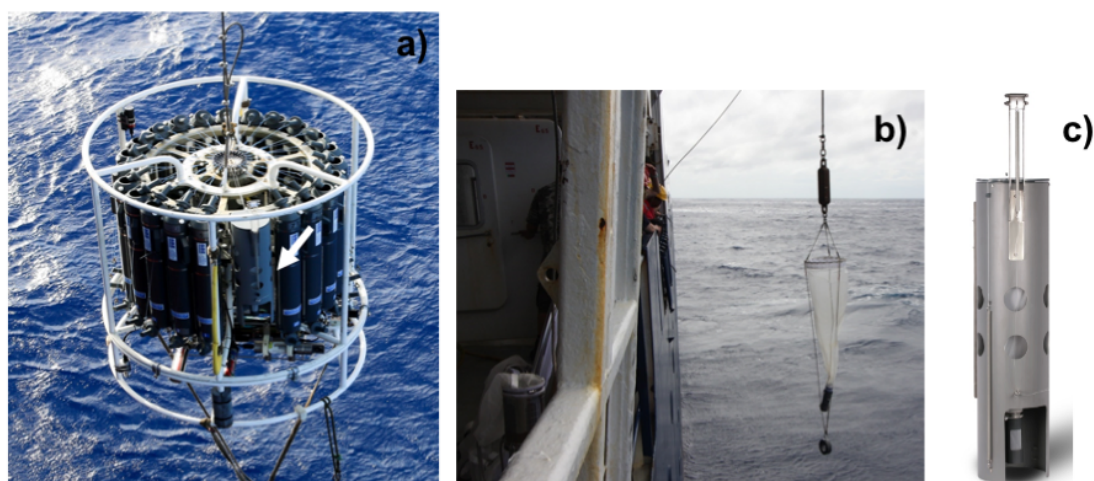


Figure 2-7: Photos des instruments utilisés pour l'échantillonnage.

a) La rosette de bouteilles Niskin, équipée du *Bottle-Net* (flèche blanche) et de la sonde CTD. b) Le *Phytonet*, utilisé pour échantillonner la couche supérieure de la colonne d'eau (0-125 m). c) Le *Bottle-Net*, déployé au cours de la campagne MOBYDICK pour échantillonner les particules des couches profondes.

2.3.3. Conservation des échantillons

2.3.3.1. Silice particulaire

Les prélèvements en vue du dosage de la **silice particulaire** (BSi et LSi) ont été réalisés à l'aide d'un tuyau souple fixé directement sur l'embout de prélèvement de la bouteille hydrologique dans des flacons de polycarbonate de 2 L, préalablement lavés trois fois à l'HCl 10 % et rincés à l'eau distillée. Un volume de 1-2 L a été immédiatement filtré sur des filtres de polycarbonate Nucleopore (0,6 μm , \varnothing 47 mm). Les filtres ont ensuite été rincés à l'eau de mer filtrée (0,2 μm), puis pliés en quatre avant d'être placés dans des tubes Eppendorf et séchés à 60°C pendant 24 h. Les tubes ont été fermés et conservés à température ambiante jusqu'aux analyses en laboratoire. La silice particulaire a également été dosée pour les échantillons du *Bottle-Net*. Dans ce cas, le volume du collecteur a été mesuré et seulement 10 mL de l'échantillon ont été filtrés.

2.3.3.2. Analyse de diversité du plancton

Les échantillons destinés à l'**identification et l'énumération du plancton** ont été prélevés directement sur les Niskin dans deux flacons en verre ambré de 250 mL à l'aide d'un tuyau souple et sous faible débit pour éviter la détérioration des cellules fragiles. Le premier échantillon a été fixé au lugol acidifié (0,8 mL), assurant une bonne préservation des diatomées, alors que le second a été fixé au formol tamponné (2,5 mL), assurant une meilleure préservation des organismes calcifiants. Les échantillons ont ensuite été stockés à 4°C jusqu'aux analyses. Pour les échantillons du *Phytonet* et du *Bottle-Net*, des échantillons de 60 mL et de 4 mL ont respectivement été fixés au lugol et au formol.

Par ailleurs, pour les **analyses de diversité au MEB** (Microscope Électronique à Balayage), un volume variable de 1-50 mL des échantillons (*Niskin*, *Phytonet*, et *Bottle-Net*) a été filtré sur des filtres de polycarbonate (0,8 µm, ø 25 mm). Ces filtres ont ensuite été séchés à température ambiante puis conservés dans des boîtes de pétri jusqu'aux analyses.

2.3.3.3. Marquage des lipides au Nile red

Au cours de la campagne MOBYDICK, les échantillons du *Phytonet* et du *Bottle-Net* ont été préparés à bord pour un marquage au Nile red au laboratoire ([Greenspan et al., 1985](#)). Ce marquage a été réalisé afin d'évaluer de manière qualitative la teneur en lipides des espèces et d'identifier des stades de repos car ceux-ci présentent la particularité d'accumuler des gouttelettes lipidiques. Pour ces échantillons, un volume de 1 mL a été resuspendu dans 1 mL de solution fixatrice (0,1 M HEPES à pH = 7, 10 mM CaCl₂, 10 mM MgCl₂ et 2% glutaraldéhyde) pendant 1 h dans le noir à 4°C, suivi d'une centrifugation (20 min, 2500 tpm). Le surnageant a ensuite été éliminé et le culot resuspendu dans 1 mL de solution HEPES (0,1 M à pH = 7), avant d'être conservé à 4°C jusqu'aux analyses.

2.3.4. Méthode d'incubation pour les mesures d'absorption du silicium

2.3.4.1. Taux de production de la silice biogène

Les mesures de production de Si à l'échelle de la communauté ont été réalisées au cours de la campagne Green Edge uniquement. Un volume de 160 mL d'eau de mer a été collecté

à 5-7 profondeurs correspondant à différents niveaux de PAR, puis inoculé avec 667 Bq d'une solution radiomarquée de $\text{H}_4^{32}\text{SiO}_4$ (activité spécifique : $18,5 \text{ kBq } \mu\text{g Si}^{-1}$). Pour la plupart des échantillons, cet ajout d'acide orthosilicique ne dépasse pas 1 % de la concentration initiale. Les échantillons ont ensuite été placés dans des incubateurs installés sur le pont du navire, qui sont constitués de bacs en plexiglas recouverts de différents filtres optiques bleus permettant de simuler l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau (Figure 2-8). La température des incubateurs a été régulée par un flux continu d'eau de mer pompée en surface. Après 24 h, les échantillons ont été filtrés sur des filtres de polycarbonate Nucleopore ($0,6 \mu\text{m}$, $\varnothing 47 \text{ mm}$) et stockés dans des fioles à scintillation jusqu'aux analyses.

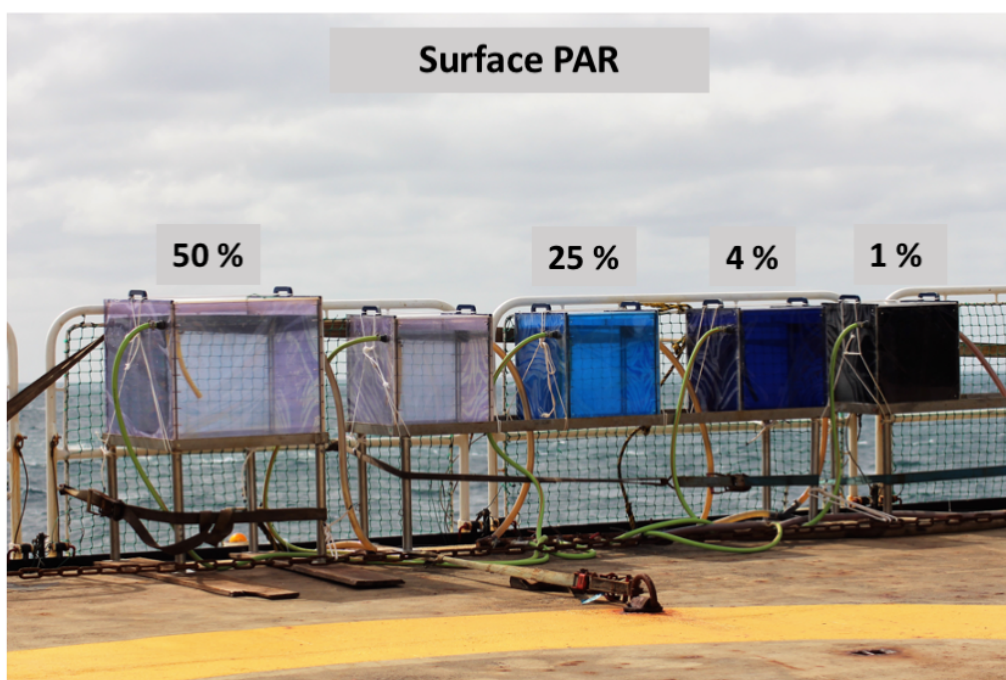


Figure 2-8: Photo des incubateurs utilisés lors de la campagne MOBYDICK simulant différents niveaux d'éclairement par rapport au PAR de surface.

Pour les stations recouvertes par la banquise, les échantillons ont été incubés à des niveaux de lumière qui ne tiennent pas compte de l'atténuation de la lumière par la couverture de glace et de neige, car seules les données de transmittance dans la colonne d'eau étaient accessibles au moment des incubations. Néanmoins, ce biais a pu être estimé à trois stations (201, 403 et 409) où deux séries d'incubations ont été réalisées en parallèle, simulant ou non l'atténuation de la lumière par la banquise (Figure 2-9). Nous avons pu estimer un biais dans nos mesures de production journalière de $0,005 \pm 0,003 \mu\text{mol Si L}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ ($n = 9$), soit une différence de $23 \pm 9 \%$. En fonction des stations et des

profondeurs, une augmentation (production stimulée par des niveaux de PAR plus importants) ou une diminution (probablement lié à de la photoinhibition) de la production a été observée. Ces différences n'affectent que les 15-30 premiers mètres de la colonne d'eau, puisqu'en-dessous, les profils d'éclairement avec ou sans prise en compte de la couverture de glace se rejoignent. Bien que ce biais ne soit pas négligeable, il n'a qu'un faible impact sur les principales tendances observées dans notre étude.

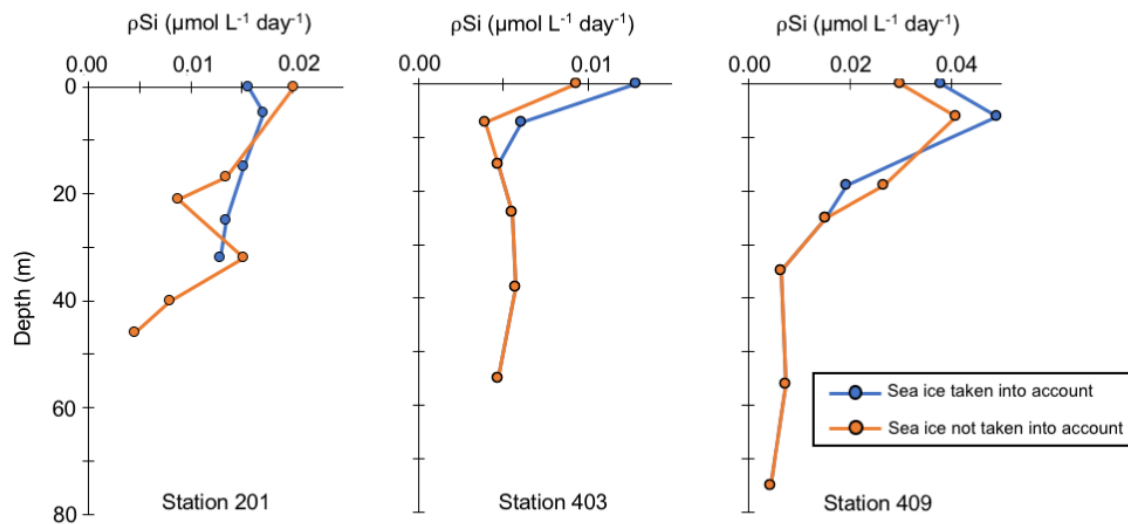


Figure 2-9: Effet de la prise en compte ou non de l'atténuation du PAR par la banquise sur les taux de production journaliers de la BSi.

Pour une même profondeur de collecte, les échantillons simulant l'atténuation de la lumière par la banquise ont été incubés à des niveaux de lumière plus faibles.

2.3.4.2. Absorption spécifique du silicium par marquage au PDMPO

L'absorption spécifique du silicium a été déterminée à partir de la méthode de marquage fluorescent au PDMPO, adaptée pour les communautés naturelles du phytoplancton par [Leblanc et Hutchins \(2005\)](#). Ce marquage a été réalisé lors des deux campagnes. À chaque station, 150 mL d'eau de mer ont été prélevés à différentes profondeurs et marqués au PDMPO (concentration finale : 0,125 μM) dans des bouteilles de polycarbonate. Après homogénéisation, l'échantillon a été placé dans l'incubateur simulant le mieux le niveau de lumière de la profondeur d'échantillonnage. Après 24 h d'incubation, un volume variable de l'échantillon (60-125 mL) a été filtré sur un filtre PC noir. Ce filtre a été monté directement à bord entre lame et lamelle, puis conservé à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ jusqu'aux analyses. Au cours de la campagne Green Edge, un protocole légèrement différent a été appliqué. Après 24 h d'incubation, un volume de 70 mL de l'échantillon a

été concentré dans 2 mL par centrifugation, puis resuspendu dans 10 mL de méthanol, avant d'être conservé à 4°C jusqu'au retour de mission. Les échantillons ont été montés sur lame au laboratoire en suivant la méthodologie décrite par [McNair et al. \(2015\)](#). Pour cela, un aliquote a été resuspendu dans 10 mL d'eau de mer filtrée (0,2 µm), puis filtré sur un filtre polycarbonate. Le filtre a ensuite été placé face contre lame sur une goutte d'eau milli-Q, la lame étant enduite de polylysine. Un spray à gel rapide a ensuite été appliqué sur le côté opposé de la lame et le filtre a été retiré rapidement à l'aide de pinces, laissant les cellules sur la lame sans le filtre. Cette technique présente l'avantage de permettre une meilleure identification des cellules marquées en microscopie, bien que le "*flash and freeze*" ait tendance à abimer certaines cellules.

2.3.5. Observations et traitements réalisés à bord sur les échantillons frais

2.3.5.1. Observations des échantillons à bord

Au cours de la campagne MOBYDICK, une attention particulière a été donnée à l'observation des processus biologiques sur le matériel encore frais, car ces informations sont souvent perdues lors de la fixation des échantillons. Les échantillons du *Phytonet* et du *Bottle-Net* ont été observés sous un microscope inversé Nikon TE-200 immédiatement après l'échantillonnage. Les taxa les plus abondants ont été mesurés afin d'évaluer l'influence des fixateurs sur la taille des cellules et du cytoplasme. Les pelotes fécales ont été imagées car elles peuvent se détériorer rapidement, et certaines interactions biologiques ont ainsi pu être décrites (identification des brouteurs/parasites).

2.3.5.2. Test de viabilité (marquage au SYTOX Green)

Au cours de la campagne MOBYDICK, un marquage au SYTOX Green a été réalisé dans les heures qui ont suivi la collecte des échantillons, afin d'évaluer de manière précise l'état physiologique des diatomées ([Veldhuis et al., 2001](#); [Zetsche et Meysman, 2012](#)). Lorsque l'intégrité membranaire des cellules est rompue, le marqueur peut alors pénétrer dans les cellules et se fixer sur le noyau qui fluoresce en vert lorsqu'il est excité sous une certaine gamme de longueurs d'ondes. Ce marquage nous a permis d'identifier les cellules encore intactes (i.e. frustule complet avec chloroplastes) mais qui ne sont plus viables.

Pour les échantillons issus des Niskin, un volume de 250 mL a été prélevé à trois profondeurs puis concentré dans 1 mL par double centrifugation (20 min, 2500 rpm) avant d'être marqué au SYTOX Green puis analysé. Malheureusement, la comparaison des abondances cellulaires de ces échantillons avec les comptages réalisés *a posteriori* au laboratoire indique qu'un nombre très important de cellules a été perdu au cours de ces deux étapes de centrifugation ($92,9 \pm 11,4$ % de cellules perdues, $n = 21$), ce qui rend les données des échantillons NISKIN inexploitable.

Néanmoins, des tests de viabilité ont également été réalisés sur les échantillons du *Phytonet* et du *Bottle-Net*. Ces échantillons ne nécessitent pas d'être concentrés et il n'y a donc pas eu de pertes de cellules. Un volume de 1 mL a été marqué avec 10 μ L de SYTOX Green (concentration finale : 5 μ M) immédiatement après collection. Les échantillons ont ensuite été placés 30 min dans le noir avant d'être analysés dans une chambre de comptage de Sedgewick Rafter. Les échantillons qui ne sont pas analysés tout de suite ont été placés en attendant dans une chambre froide à 4°C. Les cellules intactes, détritiques, et marquées au SYTOX Green ont été dénombrées sous un microscope inversé à épifluorescence ($\lambda_{\text{excitation}} : 479 \pm 39$ nm ; $\lambda_{\text{miroir dichroïque}} : > 497$ nm ; $\lambda_{\text{émission}} : 522 \pm 40$ nm). Afin d'analyser rapidement les échantillons qui doivent rester frais pour ne pas biaiser l'analyse, l'identification taxonomique a été réalisée uniquement pour les cellules marquées.

2.3.5.3. Expérience de germination de spores

Une expérience de germination de spores de diatomées a été réalisée afin de déterminer si les faibles concentrations en acide silicique caractérisant la zone d'échantillonnage étaient responsables de leur formation. Pour cela, 2 x 15 spores d'*Odontella weissflogii* collectées en subsurface (100-150 m) par le *Bottle-net* à la station M2-2 ont été isolées puis remis en suspension dans 10 mL d'eau de mer pauvre en nutriments collectée à 30 °S lors du transit aller. L'un des deux échantillons a ensuite été enrichi en nutriments (+20 μ M Si, +1 μ M P). Les deux échantillons ont alors été placés dans les incubateurs de bord dans les mêmes conditions d'éclairement (filtre à 50% du PAR incident de surface). Après 12 jours d'incubation, les échantillons ont été fixés au lugol puis conservés à 4 °C. Les cellules ont ensuite été comptées au laboratoire en prenant soin de distinguer les formes végétatives et les formes de repos.

2.4. Analyses en laboratoire

2.4.1. Dosage de la silice particulaire

2.4.1.1. Choix de la méthode

La double extraction NaOH/HF selon la méthode de [Paasche \(1973\)](#) modifiée par [Nelson et al. \(1989\)](#) permet d'extraire à partir d'un même filtre la silice biogène lors d'une première digestion alcaline, puis la silice lithogénique lors d'une seconde digestion en milieu acide. Elle est considérée comme satisfaisante en milieu océanique ouvert, mais reste délicate à appliquer en milieu côtier. En effet, selon la composition de l'échantillon, une partie variable de la silice lithogénique peut être attaquée lors de la première extraction basique et entraîner une surestimation de la BSi. C'est le cas notamment des échantillons prélevés en milieu côtier qui sont susceptibles de contenir de fortes quantités de silice lithogénique en raison des apports fluviaux et éoliens, de l'érosion des côtes ou des phénomènes de resuspension du sédiment sur les plateaux continentaux. [Ragueneau et Tréguer \(1994\)](#) ont ainsi mis en évidence une relation linéaire entre la BSi et la LSi sur un ensemble d'échantillons de la baie de Brest et de la Manche et ont estimé à 15 % la fraction de LSi dissoute dès la première extraction. Pour corriger cette interférence de la LSi, plusieurs méthodes ont été développées, telles que la triple extraction avec correction par l'aluminium ([Ragueneau et al., 2005](#)), ou encore la méthode des cinétiques d'extraction ([DeMaster, 1991](#)) qui est cependant chronophage et peu adaptée à l'analyse d'un nombre important d'échantillons.

Pour la campagne Green Edge, la méthode de la **double extraction NaOH/HF** ([Nelson et al., 1989](#)) a été appliquée sans correction. En utilisant le pourcentage de 15 % d'interférence de la LSi rapporté par [Ragueneau et Tréguer \(1994\)](#), nous pouvons estimer une surestimation moyenne des mesures de BSi de $2,7 \pm 3,3$ % ($n = 277$). Dans 4,3 % des échantillons, cette surestimation est supérieure à 10 % (jusqu'à 25,5 %). Cela concerne les échantillons collectés en profondeur (> 130 m) aux stations situées à l'est de la baie de Baffin, au-dessus du talus et du plateau Groenlandais. Néanmoins, l'absence de corrélation entre la BSi et la LSi ($r = 0,04$; $p = 0,44$) suggère que les concentrations en LSi sont trop faibles pour biaiser de manière significative les mesures de BSi. Pour la campagne MOBYDICK, des apports lithogéniques importants étaient *a priori* attendus en

raison de la proximité de certaines stations avec le plateau des Kerguelen, sachant que les îles Kerguelen sont composées principalement (80-85%) de roches riches en silicates telles que le basalte (Gautier, 1987). Ainsi, pour cette zone d'étude, nous avons choisi de suivre la méthode de la triple extraction avec correction par l'aluminium (Ragueneau et al., 2005).

2.4.1.2. Protocole expérimental de la double extraction NaOH/HF

Les filtres en polycarbonates ont été placés dans des tubes coniques en polyméthylpentène (PMP) de 15 mL et recouverts de 4 mL de soude ultra-propre 0,2 M. Les tubes ont ensuite été capsulés et homogénéisés au vortex avant d'être placés dans un bain-marie (95°C) pendant 45 minutes. Trois blancs "soude" ont été réalisés pour chaque dosage et chaque série. À l'issue de l'extraction, les échantillons ont été immédiatement refroidis dans un bain de glace, puis neutralisés par l'ajout d'HCl 1 M, puis les tubes ont à nouveau été homogénéisés au vortex. Les filtres ont ensuite été écrasés au fond des tubes à l'aide d'une spatule en téflon, et les échantillons ont été centrifugés à 3000 tours/minute (centrifugeuse Sigma-201®) pendant 10 mn, afin de décanter la LSi. Un volume de 4 mL d'échantillon a été prélevé dans chaque tube pour le dosage de l'acide orthosilicique selon la méthode de Strickland et Parsons (1972). Une étape de rinçage (répétée trois fois) consiste à ajouter 12 mL d'eau milliQ+ dans chaque tube, homogénéiser au vortex, centrifuger de nouveau, puis repipeter les 12 mL de surnageant et les évacuer. Les tubes ont ensuite été placés à l'étuve (65°C) jusqu'à évaporation complète de la solution restante (1 mL). Une fois secs, les filtres ont été recouverts par 200 µL de HF 2,9 M et laissés à température ambiante pendant 48h, afin d'extraire la LSi restante. Les tubes ayant servi pour les blancs "soude" ont également été utilisés pour les blancs "HF". Un volume de 9,8 mL d'acide borique saturé (H₃BO₃) a ensuite été ajouté dans chaque tube, et les 10 mL de solution ont été utilisés pour le dosage de l'acide orthosilicique. Précisons que la gamme étalon a été réalisée dans la même matrice (98% d'H₃BO₃ saturé et 2% d'HF 2,9 N).

2.4.1.3. Protocole expérimental de la triple extraction avec correction par l'aluminium

Contrairement au protocole décrit précédemment, une deuxième digestion alcaline a été réalisée, identique à la première, avant de réaliser la digestion en milieu acide. À la fin

de chacune de ces deux digestions alcalines, les concentrations en H_4SiO_4 ont été déterminées par le dosage colorimétrique de [Strickland et Parsons \(1972\)](#), donnant respectivement Si1 et Si2. Les concentrations en aluminium (pAl) ont également été estimées par la méthode de fluorescence du Lumogallion de [Hydes et Liss \(1976\)](#) adaptée par [Howard et al. \(1986\)](#), donnant respectivement Al1 et Al2. Au cours de la première digestion, l'ensemble de la BSi ainsi qu'une quantité variable de LSi labile sont extraites, alors qu'au cours de la deuxième digestion, seule la LSi labile est extraite. Le rapport Si2:Al2 de la deuxième digestion permet ainsi d'estimer le rapport de ces deux éléments dans la LSi labile. L'équation suivante permet alors de corriger l'interférence de la LSi sur la BSi :

$$[BSi] = [Si1] - \frac{[Si2]}{[Al2]} \cdot [Al1]$$

La troisième et dernière digestion en milieu acide permet de déterminer Si3. La silice lithogénique est alors calculée de la façon suivante :

$$[LSi] = [Si3] + [Si2] + ([Si1] - [BSi])$$

Les valeurs moyennes des blancs ont été estimées à partir de 8 réplicats à $19,3 \pm 14,2$ nmol L⁻¹ pour la BSi, $13,3 \pm 1,6$ nmol L⁻¹ pour la LSi, et $1,7 \pm 1,0$ nmol L⁻¹ pour le pAl. Les limites de détection s'élèvent donc à 42,6 nmol L⁻¹, 4,8 nmol L⁻¹ et 3,0 nmol L⁻¹ pour la BSi, la LSi et le pAl respectivement.

Dans notre étude, les mesures de Si3 sont très faibles ($< 0,028 \mu\text{mol L}^{-1}$) et les valeurs de Al1 et Al2 sont toutes inférieures à la limite de quantification (i.e. 10,0 nmol L⁻¹), ce qui suggère de faibles concentrations en silice lithogénique aux stations étudiées. Les rapports Si2/Al2 (Figure 2-10) sont, à l'exception de quelques valeurs extrêmes (> 30), du même ordre de grandeur que ceux rapportés (3,4-4,2) pour les minéraux silicatés du plateau des Kerguelen ([Ragueneau et al., 2005](#)). Pour deux échantillons, les pourcentages de correction de la BSi sont négatifs, en raison d'une mesure de Al1 inférieure à celle du blanc. La correction par l'aluminium a donc été appliquée à l'ensemble des échantillons à l'exception de ces cas particuliers, ce qui correspond à un pourcentage moyen de correction de la BSi de $1,4 \pm 1,5 \%$ (jusqu'à 8,8 %).

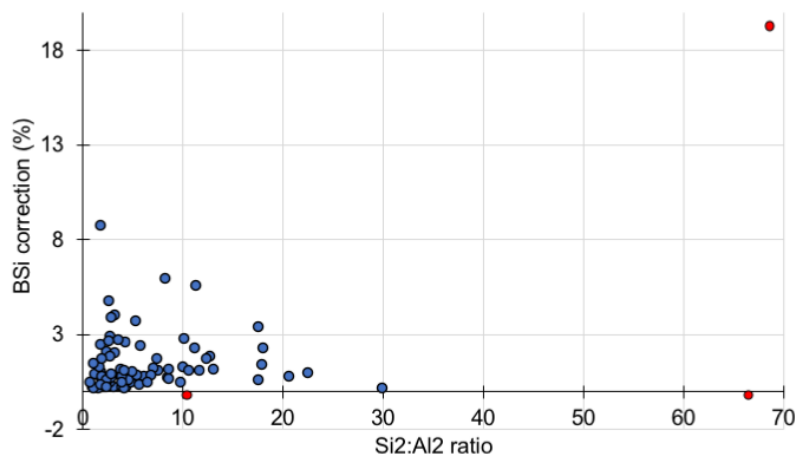


Figure 2-10: Représentation des rapports [Si2]:[Al2] issus de la deuxième extraction en milieu alcalin, en fonction des pourcentages de correction de la BSi.

Les pourcentages de correction sont globalement faibles (< 6%). Les points rouges correspondent aux échantillons pour lesquels la correction n'a pas été appliquée car les rapports Si2:Al2 sont trop élevés et donc non-représentatifs de la silice lithogénique, ou bien parce que les concentrations en Al1 mesurées au cours de la première extraction sont inférieures au blanc, ce qui conduit à des pourcentages de correction de la BSi négatifs.

2.4.2. Les mesures de production

2.4.2.1. Mesure de la production de silice à l'échelle de la communauté (ρSi)

Les taux de production journaliers en silice biogène (ρSi) ont été mesurés à 23 stations au cours de la campagne Green Edge grâce à la technique de marquage au ^{32}Si (Tréguer et al., 1991). La radioactivité retenue sur le filtre a été mesurée à l'aide d'un compteur à scintillation PACKARD 1600-TR® par effet Cerenkov. La vitesse absolue d'absorption du Si dissous, ρSi (en $\mu\text{mol Si L}^{-1} \text{ j}^{-1}$), se calcule de la façon suivante :

$$\rho\text{Si} = A_f \cdot \frac{[\text{H}_4\text{SiO}_4]}{A_i} \cdot \frac{24}{T}$$

où A_f est l'activité finale de l'échantillon filtré,

A_i est l'activité initiale de la quantité de ^{32}Si inoculée,

$[\text{H}_4\text{SiO}_4]$ est la concentration en acide orthosilicique ambiante,

et T_i est le temps d'incubation de l'échantillon en heures.

ρ_{Si} est considérée nulle lorsque l'activité de l'échantillon est inférieure à trois fois le bruit de fond. La vitesse spécifique d'absorption, V_{Si} (en j^{-1}) est déduite de la vitesse absolue ρ_{Si} ($\mu\text{mol L}^{-1} j^{-1}$) et de la concentration en BSi ($\mu\text{mol L}^{-1}$) :

$$V_{Si} = \frac{\rho_{Si}}{BSi}$$

2.4.2.2. Absorption spécifique du silicium par marquage au PDMPO

L'absorption du silicium à l'échelle spécifique et de la cellule a été déterminée de manière semi-quantitative en utilisant le marqueur fluorescent PDMPO, selon la méthode de [Leblanc et Hutchins \(2005\)](#). Ce marqueur présente la particularité d'être incorporé selon un rapport quasi constant avec la silice biogène lors de la formation du frustule. Dans notre étude, la quantification de la quantité de BSi incorporée par chaque espèce n'a pas été possible car elle nécessite de connaître la relation entre la concentration en PDMPO incorporé et son intensité de fluorescence, or cette dernière dépend fortement des instruments utilisés pour sa quantification. Néanmoins, nous pouvons déterminer la contribution des espèces à la fluorescence du PDMPO, et ainsi accéder indirectement à leur production relative en silice biogène.

L'analyse des lames a été réalisée sous le microscope inversé Zeiss Axio Observer Z1, qui est équipé d'une lampe à épifluorescence X-Cite 120LED, d'une caméra Zeiss AxioCam 506 mono (6 megapixels), et d'un cube filtre ($\lambda_{\text{excitation}}$: 350/50 nm ; $\lambda_{\text{miroir dichroïque}}$: > 400 nm ; $\lambda_{\text{émission}}$: 535/50 nm). L'analyse des lames a été faite en deux temps : d'abord les cellules fluorescentes ont été identifiées et comptées sur une surface variable de la lame suivant l'abondance cellulaire, puis les cellules marquées ont été prises en photos. L'acquisition des images a été réalisée en faisant varier le moins possible les paramètres de la caméra, le gain étant fixé à 1, et le temps d'exposition variant de 0,5 à 1,0 seconde. Pour chaque échantillon, au minimum 20 photographies ont été prises pour les taxa les plus abondants. Les photos ont été prises en grande majorité avec l'objectif 40x, sauf pour les diatomées rares de grande taille (e.g. *Thalassiothrix antarctica*), qui ont été prises aux objectifs 20x ou 10x, auquel cas un facteur de conversion de la fluorescence entre les objectifs a été appliqué. Ces facteurs ont été estimés en mesurant la fluorescence de 10 objets différents aux trois objectifs, puis en calculant la moyenne des rapports de fluorescence entre les objectifs :

$$\frac{\text{Objectif } x 40}{\text{Objectif } x 20} = 1,7 \pm 0,2 \quad \frac{\text{Objectif } x 40}{\text{Objectif } x 10} = 1,6 \pm 0,2 \quad \frac{\text{Objectif } x 10}{\text{Objectif } x 20} = 1,0 \pm 0,1$$

Pour le comptage des cellules marquées, nous avons pris soin de séparer au sein de chaque taxon, les valves et les bandes intercalaires, puisque ces deux constituants du frustule ne présentent pas le même degré de silicification et ne sont pas formés au même moment au cours du cycle cellulaire (Hildebrand et al., 2007). Le traitement des images (sous format TIFF) a été réalisé à partir d'une routine ImageJ, permettant de déterminer l'aire de l'objet fluorescent (A), ainsi que son intensité moyenne de fluorescence (F). Le filtre émet également une fluorescence qui peut amener à une surestimation de la fluorescence de l'objet. La routine permet de sélectionner trois zones sur l'image, en dehors de l'objet, afin d'estimer le bruit de fond ($F_{background}$). La fluorescence intégrée de l'objet est alors calculée à partir de la formule suivante :

$$F_i = A \cdot (F - F_{background})$$

Il convient ensuite de normaliser la fluorescence F_i par le temps d'exposition (T en seconde) et le nombre de cellules ($N_{cellule}$), lorsque l'objet est une colonie composée de plusieurs cellules :

$$F_{cellule} = \frac{F_i}{N_{cellule} \cdot T}$$

La moyenne $\overline{F_{cellule}}$ de la fluorescence des cellules a ensuite été calculée pour chaque espèce dans chaque échantillon. La fluorescence totale d'une espèce ($F_{espèce}$) s'obtient alors grâce à la relation suivante :

$$F_{espèce} = \overline{F_{cellule}} \cdot \text{Abondance des cellules marquées}$$

La fluorescence totale (F_{totale}) de l'échantillon a ensuite été calculée en sommant toutes les $F_{espèce}$ ($F_{totale} = \sum F_{espèce}$). Le pourcentage de contribution au dépôt de BSi de chaque espèce peut alors être estimé selon la relation :

$$\% \text{ Contribution } \rho Si = \frac{F_{espèce}}{F_{totale}} \cdot 100$$

La méthode de marquage au PDMPO permet également d'évaluer le degré de silicification des diatomées. Il a été calculé en divisant la fluorescence intégrée de chaque cellule ($F_{cellule}$) par sa surface marquée au PDMPO (A), et s'exprime en UA¹ μm⁻². Bien que ce paramètre ne permette qu'une estimation semi-quantitative de la densité cellulaire en Si, il permet néanmoins de mettre en évidence des différences de degrés de

¹ UA : unité arbitraire de fluorescence

silicification entre les espèces, ou au sein d'une même espèce entre les différentes stations.

2.4.3. Composition des communautés planctoniques

2.4.3.1. Identification taxonomique et comptage des cellules

"Plankton counting is a task which cannot be completed without ruin of mind and body".

Haeckel, 1890

Avant le début des comptages, un certain nombre d'échantillons ont été analysés au microscope électronique à balayage (Phenom Pro) à la Station Biologique de Roscoff dans le laboratoire de D. Vaultot afin de dresser une liste détaillée des espèces présentes. Les images ont été prises à un grossissement pouvant aller jusqu'au 25 000x, permettant d'identifier les structures fines des frustules.

Pour les échantillons provenant des Niskin, les comptages ont été réalisés via la méthode d'[Utermöhl \(1931\)](#). Un volume variant de 50 à 100 mL (selon l'abondance cellulaire) a été mis à sédimenter dans une chambre de sédimentation pendant 24-48 h. Pour les échantillons du *Bottle-Net* et du *Phytonet*, 1 mL de l'échantillon a été placé dans une chambre de comptage de Sedgewick Rafter. Les lames ont ensuite été analysées sous microscope inversé Nikon TE-200 aux grossissements 200x ou 400x pour l'énumération des plus petites cellules. En plus des diatomées, une grande diversité de cellules planctoniques a été identifiée et comptée, regroupant les nanoflagellés indéterminés, les dinoflagellés, les choanoflagellés, les silicoflagellés, les rhizaria, les tintinnides, les coccolithophoridés, les ciliés, les chrysophytes, etc. Les particules inertes telles que les pelotes fécales et les agrégats ont également été dénombrées. La surface de cuve comptée est variable en fonction des taxa : les nanoflagellés pouvant être très abondants ont été comptés sur un ou deux diamètres, alors que la cuve entière a été comptée pour les espèces moins abondantes du microplancton. Pour les diatomées, une distinction a été faite entre cellules intactes (présentant des chloroplastes), vides (frustules intacts mais dépourvus de contenu interne), cassées (frustules avec une rupture nette au niveau des

bandes intercalaires ou partiellement dissous), ou croquées par du zooplancton (frustule avec une cassure en zig-zag en dehors de la jonction des bandes intercalaires), selon les observations d'Assmy et al. (2013). Au sein d'une même espèce, des formes morphologiques et des stades de vie particuliers ont également été identifiés et comptés séparément ; c'est le cas notamment des spores de repos. Enfin, pour les espèces présentant une large gamme de taille, des classes de tailles ont été définies, pour une meilleure précision dans l'estimation des biomasses carbonées.

Le comptage d'un même échantillon du *Bottle-Net* fixé au lugol et au formol indique une différence de seulement 15 % dans le nombre total de cellules comptées. Cependant, les cellules de grandes tailles telles que les *Corethron inerme* sont moins bien préservées dans l'échantillon fixé au formol et peu de coccolithophoridés ont été observés. Ainsi, seuls les échantillons fixés au lugol ont finalement été comptés. Pour la campagne Green Edge, les comptages ont été réalisés à 25 stations couvrant l'ensemble des 7 transects, à deux profondeurs différentes (surface vs. maximum de chlorophylle en subsurface) (Tableau 2-1). À l'inverse, le nombre plus faible de stations échantillonnées lors de la campagne MOBYDICK a permis d'étudier plus en détail la structuration verticale des communautés, avec 8 échantillons comptés de la surface jusqu'à 200 m de profondeur pour chacune des 8 visites aux différentes stations.

2.4.3.2. Estimation des biomasses carbonées

Les biomasses carbonées spécifiques ont été déterminées en suivant la méthodologie décrite par Cornet-Barthaux et al. (2007). Les dimensions de chaque espèce ont été estimées à partir d'un nombre variable d'images représentatives de l'échantillon (> 20 pour les espèces les plus abondantes). Toutefois, selon la position des cellules sur la lame, certaines dimensions ne sont pas mesurables car non observées. C'est le cas par exemple de l'axe transapical des cellules de *Fragilariopsis kerguelensis* ou de l'axe peralvaire de nombreuses centrées qui se déposent généralement sur la face d'une de leurs valves. Dans ce cas, les dimensions manquantes ont été estimées à partir de rapports entre dimensions visibles et non-visibles calculés à partir des échantillons où la dimension inconnue a pu être mesurée. Dans le cas où la dimension inconnue n'a pu être mesurée dans aucun échantillon, nous avons utilisé des rapports donnés par la littérature (Afnor, 2015).

Tableau 2-1. Liste des paramètres étudiés et renseignements relatifs à l'analyse des échantillons.

Campagne	Paramètres étudiés	Stations étudiées	Nombre d'échantillons analysés	Durée approximative d'analyse	Analyste	Méthodes utilisées
MOBYDICK	Silice particulaire (BSi/LSi)	Les 8 stations	108	2 mois	Augustin Lafond	Triple extraction avec correction par l'aluminium
	Abondance cellulaire/Biomasse (<i>Bottle-Net</i>)		26	2,5 mois	Augustin Lafond	Comptage Üthermol/Mesures
	Abondance cellulaire/Biomasse (Niskin)		78	4,5 mois	Justine Legras	Comptage Üthermol/Mesures
	Abondance cellulaire/Biomasse (<i>Phytonet</i>)		13	1 mois	Véronique Cornet	Comptage Üthermol/Mesures
	Absorption spécifique du silicium		35	3 mois	Augustin Lafond	Marquage au PDMPO
	Analyse de diversité au microscope électronique à balayage		18	1 semaine	Karine Leblanc	Microscopie électronique (Phenom)
	Analyse de viabilité		42	À bord (38 jours)	Augustin Lafond	Marquage au Sytox Green
	Analyse des lipides		12	3 semaines	Véronique Cornet	Marquage au Nile Red
Green Edge (campagne hauturière)	Silice particulaire (BSi/LSi)	29 stations	331	1,5 mois	Justine Legras	Double extraction NaOH/HF
	Taux de production journaliers en BSi	23 stations	141	4 mois	Aude Leynaert	Radioactivité mesurée par comptage Cerenkov
	Absorption spécifique du silicium	5 stations les plus productives (507, 512, 204, 207, 309)	5	2 semaines	Augustin Lafond	Marquage au PDMPO
	Abondance cellulaire/Biomasse (Niskin)	28 stations (une à deux profondeurs)	36 + 10	3 mois	Marie Parenteau + Augustin Lafond	Comptage Üthermol/Mesures
Green Edge (camp de glace 2016)	Abondance cellulaire dans la glace et la colonne d'eau	Série temporelle	17	1,5 mois	Augustin Lafond	Comptage Üthermol

Pour chaque cellule mesurée, un biovolume a été calculé à partir des dimensions en utilisant une formule géométrique reflétant au mieux la forme des cellules (Tableau 2-2). La moyenne des biovolumes (exprimé en μm^3) a été ensuite calculée pour chaque espèce puis convertie en biomasse en carbone (exprimé en pgC cellule^{-1}) à partir de l'équation allométrique corrigée d'Eppley (Smayda, 1978) :

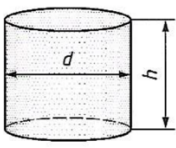
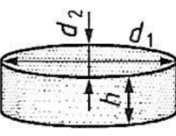
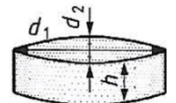
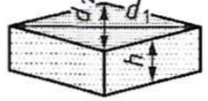

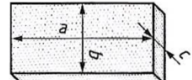
$$\text{Log}_{10} \text{ C biomasse (pg C)} = 0,76 \cdot \text{Log}_{10} (\text{Biovolume}) - 0,352$$

Pour les spores de repos des *Chaetoceros* spp., le contenu cellulaire en carbone a été estimé à partir de la formule de Kuwata et al. (1993), établie à partir de mesures sur l'espèce *Chaetoceros pseudocurvisetus* :

$$\text{C biomasse (pmol C)} = 0,039 \cdot \text{Biovolume}$$

Les biomasses carbonées des espèces sont alors déduites en multipliant le contenu cellulaire en carbone par l'abondance cellulaire (exprimée en nombre de cellule par litre) estimée à partir des comptages.

Tableau 2-2: Liste des formes utilisées pour le calcul des biovolumes des différents genres de diatomées.

Forme	Formule du volume	Genre de diatomées associé à la forme
Cylindre à base circulaire 	$V = \frac{1}{4} \cdot \pi \cdot d^2 \cdot h$	<i>Actinocyclus</i> spp. <i>Thalassiosira</i> spp. <i>Azpeitia</i> spp. <i>Corethron</i> spp. <i>Guinardia</i> spp. <i>Proboscia</i> spp. <i>Rhizosolenia</i> spp. <i>Bacterosira</i> spp. <i>Coscinodiscus</i> spp. <i>Dactyliosolen</i> spp.
Cylindre elliptique 	$V = \frac{1}{4} \cdot \pi \cdot d_1 \cdot d_2 \cdot h$	<i>Chaetoceros</i> spp. <i>Attheya</i> spp. <i>Eucampia</i> spp. <i>Membraneis</i> spp. <i>Fragilariopsis</i> spp. <i>Pauliella</i> spp. <i>Synedropsis</i> spp.
Cylindre lancéolé 	$V = \frac{2}{\pi} \cdot d_1 \cdot d_2 \cdot h$	<i>Haslea</i> spp. <i>Navicula</i> spp. <i>Plagiotropis</i> spp.
Prisme rhombique 	$V = \frac{1}{2} \cdot d_1 \cdot d_2 \cdot h$	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. <i>Nitzschia</i> spp. <i>Pleurosigma</i> spp.
Fuseau 	$V = \frac{2}{15} \cdot \pi \cdot d^2 \cdot h$	<i>Cylindrotheca</i> spp.
Cuboïde 	$V = a \cdot b \cdot c$	<i>Thalassionema</i> spp. <i>Thalassiothrix</i> spp.

2.4.3.1. Tests méthodologiques pour l'estimation des biomasses

L'estimation des biomasses en carbone dépend de plusieurs choix réalisés en amont, notamment du choix des formules utilisées pour l'estimation des biovolumes des espèces, la prise en compte ou non du volume vacuolaire (Strathmann, 1967), ainsi que la formule allométrique de conversion des biovolumes en biomasses.

En fonction de la littérature, la formule géométrique utilisée pour l'estimation du biovolume d'une espèce donnée peut varier. Pour les espèces dont c'est le cas, les biovolumes ont été calculés à partir des formules proposées par Sun et Liu (2003) et par la norme Afnor (2015), ce qui a permis d'estimer un pourcentage de variation entre les deux méthodes pouvant aller jusqu'à 84 % selon les espèces (Tableau 2-3). Pour la suite des analyses, nous avons choisi d'estimer les biovolumes à partir des formules indiquées dans la norme Afnor (2015) car celles-ci ont été établies afin justement d'uniformiser les méthodes d'estimation. Par ailleurs, il est important de garder à l'esprit que l'estimation des biomasses à partir des biovolumes cellulaires peut dans certains cas conduire à leur surestimation, lorsque le volume de la vacuole est important (Strathmann, 1967), ce qui est le cas notamment des diatomées centriques de grande longueur (e.g. *Corethron inerme*).

Une fois les biovolumes calculés, le choix de la formule allométrique de conversion des biovolumes en biomasses carbonées est déterminant. Le tableau 2-4 présente les différentes formules allométriques testées sur les données de MOBYDICK, et les taux de variation moyens des biomasses estimées, en prenant comme référence les valeurs obtenues via Smayda (1978). Les biomasses carbonées estimées à partir des formules de Smayda (1978) et de Menden-Deuer et Lessard (2000) sont très proches (-7,3 %). En revanche, l'utilisation des formules proposées par Lomas et al. (2019) pour des diatomées des milieux polaires en croissance exponentielle ou en phase stationnaire conduit à des estimations beaucoup plus élevées (+543-569 %). Ces auteurs ont en effet estimé des valeurs de densité élémentaire (Si, C, N et P) chez les diatomées polaires 5-100 fois plus élevées que les valeurs précédemment publiées qui ont été mesurées sur des diatomées tempérées et tropicales. En utilisant les biomasses carbonées estimées via les formules de Lomas et al. (2019), la contribution moyenne des diatomées au POC dans la couche de mélange aux quatre stations échantillonnées pendant MOBYDICK serait de 142 ± 95 % (n

= 28). Les calculs sont similaires pour les données de KEOPS 2, indiquant des valeurs de *POC* irréalistes pour les diatomées et largement supérieures aux concentrations totales de *POC* mesurées. La formule de Lomas et al. (2019) surestime donc les biomasses des diatomées, du moins dans la région des Kerguelen, comme cela a été suggéré par Krause et al. (2020). Ceci justifie notre choix d'utiliser la formule de Smayda (1978) pour estimer les biomasses carbonées des diatomées.

Tableau 2-3: Influence de la formule géométrique utilisée sur l'estimation des biovolumes.

Espèce	Classe de taille	Forme Afnor (2015)	Biovolume Afnor (2015)	Forme Sun & Liu (2003)	Biovolume Sun & Liu (2003)	Différence (%)
<i>Corethron inerme</i>	PA<100 µm	Cylindre x 0,86	52 095	Cylindre + 2 demi-sphères	53 036	+2
	PA>100 µm		69 869		74 344	+6
<i>Corethron pennatum</i>	AA<20 µm	Cylindre x 0,86	6 804	Cylindre + 2 demi-sphères	7 326	+8
	20<AA<50		162 340		177 172	+9
	AA>50 µm		907 726		986 724	+9
<i>Cylindrotheca closterium</i>	20-40 µm	Fuseau	132	Ellipsoïde allongée	40	-70
	40-100 µm		222		54	-76
	>100 µm		1 348		219	-84
<i>Pseudonitzschia heimii</i>	AA>5 µm	Prisme rhombique x 0,7	1 059	Prisme à base parallélogramme	1 513	+43
<i>Pseudonitzschia lineola</i>	AA<5 µm	Prisme rhombique x 0,7	571	Prisme à base parallélogramme	815	+43
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	AA<20 µm	Cuboïde x 0,89	254	Boîte rectangulaire	286	+13
	AA>20 µm		391		439	+12

Tableau 2-4: Influence de la formule allométrique utilisée sur l'estimation des biomasses carbonées des diatomées.

Références	Formule de conversion des biovolumes en biomasse carbonée	Taux de variation
Smayda (1978)	$\text{Log}_{10} C = 0,76 \cdot \text{Log}_{10} (\text{BioV}) - 0,352$	-
Menden-Deuer et Lessard (2000)	Si Biovolume < 3000 µm ³ : $\text{Log}_{10} C = 0,811 \cdot \text{Log}_{10} (\text{BioV}) - 0,541$ Si Biovolume > 3000 µm ³ : $\text{Log}_{10} C = 0,881 \cdot \text{Log}_{10} (\text{BioV}) - 0,933$	-7,3 ± 7,6 %
Lomas et al., 2019	En phase exponentielle : $\text{Log}_{10} C = 0,83 \cdot \text{Log}_{10} (\text{BioV}) + 0,200$	+568,8 ± 73,6 %
	En phase stationnaire : $\text{Log}_{10} C = 0,85 \cdot \text{Log}_{10} (\text{BioV}) + 0,100$	+542,9 ± 84,8 %

2.4.4. Analyse des lipides

La présence de gouttelettes lipidiques a été déterminée de manière semi-quantitative grâce au marquage fluorescent au Nile Red (Greenspan, 1985). Au laboratoire, les échantillons ont été marqués pour une concentration finale de 5 µg mL⁻¹, avant d'être homogénéisés, incubés 5 min dans le noir à température ambiante, puis filtrés sur filtre

HTBP 0,4 μm . Le filtre a ensuite été resuspendu dans 1 mL de PBS, puis vortéxé pendant 2 min afin de détacher les cellules du filtre. Une partie aliquote de l'échantillon a alors été placée entre lame et lamelle, puis observée sous un microscope inversé à épifluorescence Zeiss Axiovert A.1 en utilisant un filtre cube standard pour la chlorophylle *a* ($\lambda_{\text{excitation}}$: 480 ± 30 nm ; $\lambda_{\text{émission}}$: >600 nm). Enfin, les cellules contenant des gouttelettes lipidiques ont été identifiées et comptées.

2.5. Analyses statistiques

Des analyses statistiques ont été réalisées afin de mettre en évidence des communautés distinctes de diatomées, ainsi que pour évaluer l'influence des paramètres environnementaux sur la structuration de celles-ci. Cinq grands types d'analyses ont été effectuées (décrites dans [Legendre et Legendre, 2012](#)) :

La **classification ascendante hiérarchique (CAH)** est une méthode de classification itérative qui a été appliquée sur les données d'abondance taxonomique des différents échantillons afin de les regrouper sur la base de leur ressemblance taxonomique. Son principe est le suivant : (1) la distance entre les N objets (les échantillons) est calculée, (2) les deux objets dont le regroupement minimise un critère d'agrégation donné sont regroupés, créant ainsi un groupe (ou cluster) comprenant ces deux objets, (3) la distance entre ce groupe et les $N-2$ autres objets est calculée, puis les deux objets ou groupes d'objets dont le regroupement minimise le critère d'agrégation sont à leur tour regroupés. Cette procédure se répète jusqu'à ce que tous les objets soient regroupés. Ces regroupements successifs produisent un arbre de classification appelé "dendrogramme" dont la racine correspond au groupe regroupant l'ensemble des échantillons. Le dendrogramme a ensuite été tronqué à un niveau donné afin de produire un certain nombre de groupes similaires en termes de composition taxonomique. Avant de réaliser la CAH, une transformation logarithmique des données a été réalisée, afin de minimiser l'influence des espèces abondantes par rapport aux espèces plus rares. L'algorithme de la CAH dépend de deux paramètres : la méthode de calcul des distances (distances euclidiennes, dissimilarités de Bray-Curtis, etc.), ainsi que la méthode d'agrégation (lien simple, complet, méthode de Ward, etc.). Le lien complet, souvent utilisé en écologie, permet de former des groupes compacts avec des discontinuités marquées. Cette méthode d'agrégation repose sur l'idée qu'au fur et à mesure qu'un groupe A s'agrandit,

il devient de plus en plus difficile pour un objet extérieur B de l'intégrer, car cet objet B doit partager un lien avec tous les objets déjà présents dans le groupe A. La méthode de Ward repose au contraire sur les barycentres des groupes, et consiste à regrouper ceux-ci de façon à minimiser l'inertie intra-classe et maximiser l'inertie inter-classe. Pour chaque analyse, les différents modèles de CAH ont été testés et les résultats ont été comparés, afin de déterminer les groupes qui réapparaissent à plusieurs reprises et qui sont donc les plus robustes.

Le **positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS)** est une technique de réduction de dimension, réalisée à partir d'une matrice de distance/dissimilarité entre les échantillons. Complémentaire à la CAH, elle cherche en priorité à représenter de la manière la plus fidèle possible l'ordre des proximités entre les échantillons, plutôt que la conservation de leurs distances, dans un espace réduit à deux ou trois dimensions ; l'objectif principal étant de représenter dans cet espace les objets différents de manière éloignée les uns des autres, et inversement. La NMDS diffère des autres méthodes d'ordination (ACP, ACC) car son algorithme ne maximise pas la variance associée aux axes de l'ordination, ceux-ci étant définis de manière arbitraire.

L'**analyse en composante principale (ACP)** permet de synthétiser l'information contenue dans un nombre importants de variables (> 3) en un nombre restreint de composantes principales décorréelées, qui expliquent au mieux la variance des données. Cette première analyse exploratoire a été réalisée sur les données d'abondances ainsi que sur les données environnementales (centrées et réduites) afin de représenter de manière simple et synthétique les caractéristiques biologiques et abiotiques des différentes stations. L'ACP permet en outre d'évaluer l'importance des différentes variables sur la variabilité observée et de sélectionner les plus pertinentes.

L'**analyse canonique des correspondances (ACC)** permet d'identifier et de mesurer l'existence éventuelle d'une relation entre deux tableaux de données, typiquement la relation entre les données d'abondance des espèces (variable expliquée) et les paramètres environnementaux (variables explicatives) observés à la même localisation. L'ACC suppose que l'abondance des espèces suit une distribution unimodale le long des gradients environnementaux, ce qui est généralement le cas. Cette méthode d'analyse est

particulièrement utilisée en écologie car elle permet d'obtenir une vision des niches écologiques des espèces et des gradients environnementaux sur lesquels se séparent ces niches. Avant de réaliser l'ACC, la colinéarité entre les variables explicatives a été testée, et celles présentant un facteur d'inflation de la variance (VIF) > 10 ont été retirées de l'analyse. La méthode de régression pas-à-pas a ensuite été utilisée pour construire le modèle et trouver les paramètres environnementaux qui expliquent le mieux la distribution des espèces. Enfin, des tests de permutation ont été réalisés afin d'évaluer la significativité du modèle et des axes. Les variables environnementales testées dans notre modèle sont *a priori* connues pour affecter le développement des diatomées. Ce sont par exemple les concentrations en sels nutritifs (acide orthosilicique, phosphate, nitrate, nitrite, ammonium), la température, la salinité, la profondeur, l'intensité lumineuse, les profondeurs de la couche de mélange et de la zone euphotique, la concentration en glace de mer, etc. Certaines de ces variables présentent des valeurs différentes à chacune des profondeurs d'une même station, alors que pour d'autres, une même valeur est associée à l'ensemble des profondeurs échantillonnées à cette station.

Les **régressions sPLS (sparse Partial least Squares)** permettent également d'évaluer le degré d'association entre deux types de variables, mais présentent la particularité de gérer les problèmes de colinéarité. Si nous voulons savoir dans quelle mesure il existe une relation numérique entre deux variables d'intérêt, l'utilisation de leur coefficient de corrélation peut donner des résultats biaisés s'il existe une autre variable confondante qui est numériquement liée aux deux variables d'intérêt. Or les variables environnementales qui nous intéressent (e.g. profondeur, température, concentrations en macronutriments, etc.) sont rarement indépendantes et présentent souvent un certain degré d'association, d'où l'intérêt d'utiliser ce type d'analyse.

3 | Dynamique spatio-temporelle des communautés de diatomées dans la baie de Baffin



Crédits photo : Pierre Coupel

Sommaire

3.1. Introduction	80
3.2. Succession des communautés de diatomées en lien avec la fonte de la banquise et le gradient des masses d'eau (article 1)	81
3.3. Structure des communautés planctoniques	120
3.4. État physiologique des diatomées et rapports élémentaires.....	121
3.5. Limitation nutritionnelle	122
3.6. Influence des paramètres environnementaux sur la structure des communautés de diatomées.....	124
3.7. Synthèse du Chapitre 3.....	129

3.1. Introduction

L'océan Arctique est l'une des régions du globe les plus impactées par les changements climatiques en cours. La diminution de la couverture spatiale de la banquise, son amincissement, l'allongement de la saison des eaux libres, etc. sont autant de facteurs susceptibles d'influencer le développement du phytoplancton (Meredith et al., 2019). La banquise contrôle en effet les niveaux de radiations photosynthétiques actives disponibles pour le développement sous-jacent du phytoplancton ainsi que la stabilité de la couche superficielle de la colonne d'eau. Dans les zones de glace saisonnière telle que la baie de Baffin, le bloom phytoplanctonique de printemps est un évènement majeur à l'échelle annuelle car il est responsable de près de 50-65 % de la fixation annuelle de carbone (Sakshaug, 2004; Perrette et al., 2011).

La baie de Baffin est un environnement complexe caractérisé par un important gradient d'est en ouest des masses d'eau (Tang et al., 2004; Randelhoff et al., 2019). En effet, les masses d'eau situées à l'est de la baie, à proximité des côtes du Groenland, sont influencées par un courant chaud et salé provenant de l'Atlantique. À l'inverse, les masses d'eau situées à l'ouest de la baie, à proximité du Canada, sont influencées par un courant froid et peu salé provenant du Pacifique. Les propriétés nutritionnelles de ces masses d'eau sont différentes ; celles d'origine Pacifique sont notamment enrichies en acide orthosilicique (Tremblay, 2002). Parallèlement, la fonte de la banquise dans la baie de Baffin s'effectue vers l'ouest. Le gradient des masses d'eau ainsi que la couverture spatiale de la banquise constituent donc des facteurs confondants susceptibles d'influencer le développement du phytoplancton et plus particulièrement des diatomées. La stratégie d'échantillonnage mise en œuvre lors de la campagne Green Edge a permis le suivi spatio-temporel du bloom.

Ce chapitre 3 présente dans un premier temps la succession et la dynamique nutritionnelle des communautés de diatomées dans la baie de Baffin en lien avec la fonte de la banquise et le gradient des masses d'eau (article 1). Dans les sections suivantes, la structure des communautés planctoniques, les rapports stœchiométriques Si:C, l'état physiologique ainsi que les limitations nutritionnelles des diatomées sont présentés. Enfin, dans une dernière partie, l'influence des paramètres environnementaux sur le

développement des différentes espèces de diatomées sera étudiée via une approche statistique.

3.2. Succession des communautés de diatomées en lien avec la fonte de la banquise et le gradient des masses d'eau (article 1)

Ce premier article publié dans la revue "*ELEMENTA : Science of the Anthropocene*" détaille la succession et la dynamique nutritionnelle des communautés de diatomées dans la baie de Baffin.

L'article présente dans un premier temps le contexte hydrographique prévalent dans la baie, notamment le gradient ouest-est des masses d'eau, les concentrations en macronutriments, ainsi que la couverture spatiale de la banquise. Deux communautés distinctes de diatomées ont été identifiées. La première, dominée par des diatomées pennées, est associée aux eaux peu productives situées sous la banquise (condition de pré-bloom), dans les eaux ouvertes influencées par le Pacifique, ou à l'extrémité est de la baie (condition de post-bloom). La deuxième communauté, dominée par des diatomées centriques (e.g. *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp.), est associée au bloom dans la zone marginale des glaces. Bien que la fonte de la banquise joue un rôle important dans l'initiation du bloom de diatomées, cette étude montre que d'autres facteurs interviennent, possiblement la nature des masses d'eau et/ou la bathymétrie.

RESEARCH ARTICLE

Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay

Augustin Lafond*, Karine Leblanc*, Bernard Quéguiner*, Brivaela Moriceau†, Aude Leynaert†, Véronique Cornet*, Justine Legras*, Joséphine Rasll, Marie Parenteau‡§, Nicole Garcia*, Marcel Babin‡§ and Jean-Éric Tremblay‡§

The Arctic Ocean is particularly affected by climate change, with changes in sea ice cover expected to impact phytoplankton primary production. During the Green Edge expedition, the development of the late spring–early summer diatom bloom was studied in relation with the sea ice retreat by multiple transects across the marginal ice zone. Biogenic silica concentrations and uptake rates were measured. In addition, diatom assemblage structures and their associated carbon biomass were determined, along with taxon-specific contributions to total biogenic silica production using the fluorescent dye PDMPO. Results indicate that a diatom bloom developed in open waters close to the ice edge, following the alleviation of light limitation, and extended 20–30 km underneath the ice pack. This actively growing diatom bloom (up to $0.19 \mu\text{mol Si L}^{-1} \text{d}^{-1}$) was associated with high biogenic silica concentrations (up to $2.15 \mu\text{mol L}^{-1}$), and was dominated by colonial fast-growing centric (*Chaetoceros* spp. and *Thalassiosira* spp.) and ribbon-forming pennate species (*Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*). The bloom remained concentrated over the shallow Greenland shelf and slope, in Atlantic-influenced waters, and weakened as it moved westwards toward ice-free Pacific-influenced waters. The development resulted in a near depletion of all nutrients eastwards of the bay, which probably induced the formation of resting spores of *Melosira arctica*. In contrast, under the ice pack, nutrients had not yet been consumed. Biogenic silica and uptake rates were still low (respectively $<0.5 \mu\text{mol L}^{-1}$ and $<0.05 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$), although elevated specific Si uptake rates (up to 0.23d^{-1}) probably reflected early stages of the bloom. These diatoms were dominated by pennate species (*Pseudo-nitzschia* spp., *Ceratoneis closterium*, and *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*). This study can contribute to predictions of the future response of Arctic diatoms in the context of climate change.

Keywords: Diatoms; Spring bloom; Sea ice; Community composition; Baffin Bay; Arctic

Introduction

Arctic marine ecosystems are currently undergoing multiple environmental changes in relation with climate change (ACIA, 2005; IPCC, 2007; Wassmann et al., 2011). The perennial sea ice extent has dropped by approximately 9% per decade since the end of the 1970s (Comiso, 2002), and models predict an ice-free summer in the Arctic during the course of this century (Stroeve et al.,

2007; Wang and Overland, 2009). In addition, the multiyear sea ice is progressively being replaced by thinner first year ice (Kwok et al., 2009; Maslanik et al., 2011), the annual phytoplankton bloom is occurring earlier (Kahru et al., 2011), and the duration of the open water season is extending (Arrigo and van Dijken, 2011). The result has been an increasing amount of light penetrating the ocean surface, thus increasing the habitat suitable for phytoplankton growth. Based on satellite data, some studies have highlighted that the total annual net primary production is already increasing in the Arctic Ocean, between 14–20% over the 1998–2010 period (Arrigo et al., 2008; Pabi et al., 2008; Arrigo and van Dijken, 2011; Bélanger et al., 2013). Ardyna et al. (2014) have also revealed that some Arctic regions are now developing a second phytoplankton bloom during the fall, due to delayed freeze-up and increased exposure of the sea surface to wind stress.

However, models do not agree on the future response of marine primary production to these alterations (Steinacher et al., 2010; Vancoppenolle et al., 2013).

* Aix-Marseille University, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM 110, 13288, Marseille FR

† Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopole Brest-Iroise, Plouzané, FR

‡ Takuvik Joint International Laboratory, Laval University (Canada), CNRS, FR

§ Département de biologie et Québec-Océan, Université Laval, Québec, CA

¶ Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS, IMEV, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Villefranche-sur-mer, FR
 Corresponding author: Augustin Lafond (augustin.lafond@gmail.com)

Although a correlation between annual primary production and the length of the growing season has been demonstrated (Rysgaard et al., 1999; Arrigo and van Dijken, 2011), Tremblay and Gagnon (2009) proposed that the production should lessen in the future due to dissolved inorganic nitrogen limitation, unless the future physical regime promotes recurrent nutrient renewal in the surface layer. Future nutrient trends are likely to vary considerably across Arctic regions. While fresher waters in the Beaufort Gyre may lead to increased stratification and nutrient limitation (Wang et al., 2018), the northern Barents Sea may soon complete the transition from a cold and stratified Arctic to a warm and well-mixed Atlantic-dominated climate regime (Lind et al., 2018). Another consequence of the ongoing changes in Arctic sea ice is the intrusion of Atlantic and Pacific phytoplankton species into the high Arctic (Hegseth and Sundfjord, 2008). One of the most prominent examples is the cross-basin exchange of the diatom *Neodenticula seminae* between the Pacific and the Atlantic basins for the first time in 800,000 years (Reid et al., 2007).

In seasonally ice-covered areas, spring blooms occur mostly at the ice edge, forming a band moving northward as the ice breaks up and melts over spring and summer (Sakshaug and Skjoldal, 1989; Perrette et al., 2011). As the sea ice melts at the ice edge, more light enters the newly exposed waters, and the water column becomes strongly stratified due to freshwater input, creating the necessary stability for phytoplankton to grow. Spring blooms are responsible for a large part of the annual primary production in marine Arctic ecosystems (Sakshaug, 2004; Perrette et al., 2011), provide energy to marine food webs, and play a major role in carbon sequestration and export (Wassmann et al., 2008). Although they often co-occur with the haptophyte *Phaeocystis pouchetii*, diatoms have been described as the dominant phytoplankton group during Arctic spring blooms at many locations including northern Norway (Degerlund and Eilertsen, 2010), the

central Barents Sea (Wassmann et al., 1999), the Svalbard Archipelago (Hodal et al., 2012), the Chukchi Sea (Laney and Sosik, 2014), and the North Water polynya (Lovejoy et al., 2002). However, due to logistical challenges, spring bloom dynamics in the Arctic have rarely been studied.

Baffin Bay is almost completely covered by ice from December to May. In the centre of the bay, the ice edge retreats evenly westward from Greenland towards Nunavut (Canada) and features a predictable spring bloom (Perrette et al., 2011; Randelhoff et al., 2019). In addition, Baffin Bay is characterized by a west–east gradient in water masses: the warm and salty Atlantic-derived waters enter Baffin Bay from the eastern side of the Davis Strait and are cooled as they circulate counter-clockwise within the bay by the cold and fresh Arctic waters entering from the northern Smith, Jones and Lancaster Sounds (Tremblay, 2002; Tang et al., 2004). Baffin Bay is thus a good model to study both the role played by water masses and the sea ice cover in the development of diatoms during the spring bloom.

The aim of this work was to study, for the first time in central Baffin Bay, the development of the late spring–early summer diatom bloom in relation with the retreat of the pack ice. The following questions are addressed: What are the factors that control the onset, maintenance and end of the diatom bloom around the ice edge, under the ice pack and in adjacent open waters? What are the key diatom species involved during the bloom, in terms of abundance, carbon biomass and silica uptake activities? What are the functional traits that enable these species to thrive in these waters?

Materials and Methods

Study area and sampling strategy

The Green Edge expedition was carried out in Baffin Bay aboard the research icebreaker NGCC *Amundsen* from 3 June to 14 July 2016 (Figure 1). Baffin Bay is characterized by a large abyssal plain in the central region (with depths

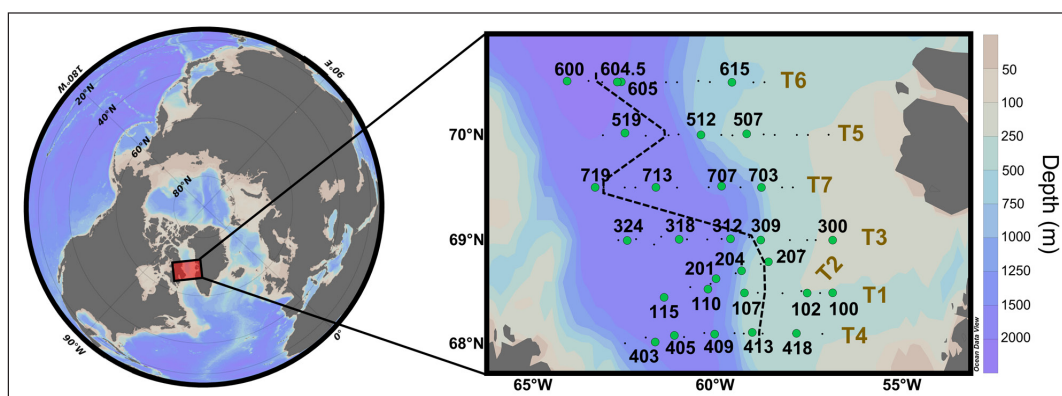


Figure 1: Location of the sampling stations during the Green Edge expedition. Hydrology, nutrients, and pigment analysis were performed at all stations (black dots and green circles). The silicon cycle was studied at stations indicated by green circles. Transects T1 to T7 are numbered following their chronological order of sampling. Transects were sampled during the following periods: T1, 9–13 June; T2, 14–17 June; T3, 17–22 June; T4, 24–29 June; T5, 29 June–3 July; T6, 3–7 July; T7, 7–10 July. The black dashed line represents the approximate location of the ice edge at the time of sampling of each transect. Stations located west of this line were covered by sea ice when sampled. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f1>

to 2300 m) and continental shelves located on both sides of the bay. The continental shelf off Greenland is wider and ends with an abrupt shelf break. The icebreaker performed seven perpendicular transects across the marginal ice zone (MIZ) from the open waters to the sea ice, covering an area from 67°N to 71°N, and from 55°W to 64°W. This sampling strategy was chosen in order to capture every step of the bloom phenology: from a pre-bloom situation under the compact sea ice at the western ends of transects, through the bloom initiation and growth close to the ice edge, to a post-bloom situation at the easternmost open water stations. The number assigned to each transect (T1 to T7) follows the chronological order of sampling. This order was dictated by the optimization of the ship's route, which was constrained by a mid-cruise changing of the scientific team and sea ice conditions.

Sample collection and analyses

Hydrographic data

At each hydrographic station, seawater collection and vertical profiles of water column properties were made from an array of 24, 12-L bottles mounted on a rosette equipped with a Seabird SBE-911 plus CTD unit, which also included a Seapoint SCF Fluorometer for detection of chlorophyll *a* (Chl *a*). Close to the rapidly melting marginal ice zone, density profiles often did not exhibit a well-mixed layer nor a clear density step below; hence we calculated an equivalent mixed layer (hBD) as defined in Randelhoff et al. (2017), used for strongly meltwater-influenced layers in the marginal ice zone (MIZ). Also in accordance with Randelhoff et al. (2019), we defined the depth of the euphotic zone (*Ze*) as the depth where a daily irradiance of photosynthetically available radiation (PAR) of 0.415 Einstein m⁻² d⁻¹ was measured. This value delimits the lower extent of the vertical phytoplankton distribution in the north Pacific subtropical gyre (Letelier et al., 2004). Based on Green Edge data, Randelhoff et al. (2019) showed that *Ze* estimated using the 0.415 Einstein m⁻² d⁻¹ criteria was not statistically different from *Ze* estimated using the more widely-used 1% surface PAR criteria. Vertical profiles of instantaneous downwelling irradiance were measured to a depth of 100 m using a Compact Optical Profiling System (C-OPS, Biospherical Instruments, Inc.). Daily PAR just above the sea surface was estimated using both in situ data recorded on the ship's meteorological tower and the atmospheric radiative transfer model SBDART (Ricchiuzzi et al., 1998). More information about light transmittance in the water column and its measurement methodology (in particular for sea ice-covered stations) can be found in Randelhoff et al. (2019).

Dissolved nutrients

Nutrient (NO₃⁻, PO₄³⁻, H₄SiO₄) analyses were performed onboard on a Bran+Luebbe Autoanalyzer 3 using standard colorimetric methods (Grasshoff et al., 2009). Analytical detection limits were 0.03 μmol L⁻¹ for NO₃⁻, 0.05 μmol L⁻¹ for PO₄³⁻ and 0.1 μmol L⁻¹ for H₄SiO₄.

The Atlantic and Pacific Oceans provide source waters for the Arctic Ocean that can be distinguished by their differing nitrate and phosphate concentration relationship. Following Jones et al. (1998), the 'Arctic N-P' tracer (ANP)

was calculated for each station. It quantifies the proportion of Atlantic and Pacific waters in a water body using their N-P signatures. Essentially, ANP = 0% means the NO₃⁻/PO₄³⁻ pairs fall on the regression line for Atlantic waters, whereas ANP = 100% means the NO₃⁻/PO₄³⁻ pairs fall on the regression line for Pacific waters. Because the ANP index is a ratio, it is a quasi-conservative water mass tracer and is not influenced by the biological consumption of nutrients. The limit between 'Pacific' vs 'Atlantic' influenced waters was placed arbitrarily at stations where the ANP = 25%.

Pigments

For pigment measurements, <2.7 L seawater samples were filtered on Whatman GF/F filters and stored in liquid nitrogen until analysis. Back at the laboratory, all samples were analyzed within three months. Filters were extracted in 100% methanol, disrupted by sonication, and clarified by filtration (GF/F Whatman) after 2 h. Samples were analysed within 24 h using High Performance Liquid Chromatography on an Agilent Technologies HPLC 1200 system equipped with a diode array detector following Ras et al. (2008).

Sea ice satellite data

Sea ice concentrations (SIC) have been extracted from AMSR2 radiometer daily data on a 3.125 km grid (Beitsch et al., 2014). At each station, the SIC was extracted from the closest pixel using the Euclidian distance between the ship position and the centre of each pixel. The SIC is an index that ranges between 0 (complete open water) and 1 (complete ice cover). Here, we placed the ice-edge limit at stations with SIC = 0.5. Based on SIC history, we also retrieved the number of days between the sampling day and the day at which SIC dropped below 0.5 (DOW50) to estimate the timing of the melting of sea ice. DOW50 can take positive or negative values, depending if SIC at the time of sampling is >0.5 (DOW50 negative) or <0.5 (DOW50 positive).

Description of the diatom bloom

Particulate silica concentrations

Biogenic (BSi) and lithogenic (LSi) silica concentrations were measured at 29 stations covering the seven transects (Figure 1). Samples were taken at 7 to 14 depths between 0 and 1674 m depth. For each sample, 1 L of seawater was filtered onto 0.4 μm Nucleopore polycarbonate filters. Filters were then stored in Eppendorf vials, and dried for 24 h at 60°C before being stored at room temperature. Back at the laboratory, BSi was measured by the hot NaOH digestion method of Paasche (1973) modified by Nelson et al. (1989). After NaOH extraction, filters were assayed for LSi by HF addition for 48 h using the same filter.

Biogenic silica uptake rates (ρSi)

Biogenic Si uptake rates (ρSi) were measured by the ³²Si method (Tréguer et al., 1991; Brzezinski and Phillips, 1997) for 21 stations at 5 to 7 different depths, corresponding to different levels of PAR, ranging from 75 to 0.1% of surface irradiance. At the ice-covered stations, samples that were collected under the ice were incubated

in the same way as the samples collected in open waters, because onboard we only had access to the light transmittance through the water column that did not take into account attenuation through the ice. However, at three stations (201, 403, and 409) we were able to perform two incubation experiments in parallel that either did or did not take into account the light attenuation through the ice. Due to light attenuation at depth, this affects only the first 20 m where we have estimated a mean bias in our ρSi measurement under the ice of $0.005 \pm 0.003 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$ (i.e. $23 \pm 9\%$ difference), which should not change substantially the interpretation of the main results, but would have to be taken into account if our data are used to constrain a regional Si budget.

The following equation was used to calculate Si uptake rates:

$$\rho\text{Si} = Af \times \frac{[\text{H}_4\text{SiO}_4]}{Ai} \times \frac{24}{T}$$

where Af is the final activity of the sample, Ai the initial activity, and T the incubation time (in hours). Briefly, polycarbonate bottles filled with 160 mL of seawater were spiked with 667 Bq of radiolabeled ^{32}Si -silicic acid solution (specific activity of $18.5 \text{ kBq } \mu\text{g-Si}^{-1}$). For most of the samples, H_4SiO_4 addition did not exceed 1% of the initial concentration. Samples were then placed in a deck incubator cooled by running sea surface water and fitted with blue plastic optical filters to simulate the light attenuation of the corresponding sampling depth. After 24 h, samples were filtered onto $0.6 \mu\text{m}$ Nucleopore polycarbonate filters and stored in a scintillation vial until further laboratory analyses. ^{32}Si activity on filters was measured in a Packard 1600 TR scintillation counter by Cerenkov counting following Tréguer et al. (1991). The background for the ^{32}Si radioactive activity counting was 10 cpm. Samples for which the measured activity was less than 3 times the background were considered to lack Si uptake activity. The specific Si uptake rate $V\text{Si}$ (d^{-1}) was calculated by normalizing ρSi by BSi .

Taxon-specific contribution to biogenic silica production (PDMPO)

Taxon-specific silica production was quantified using the fluorescent dye PDMPO, following Leblanc and Hutchins (2005), which allows quantification of newly deposited Si at the specific level in epifluorescence microscopy. Compared to confocal microscopy, this technique allows analysis of a large number of cells and therefore gives a robust estimation of the activity per taxon. Although images are acquired in two dimensions, superimposed fluorescence in the vertical plane increases the fluorescence in the x - y plane and reduces measurement biases. Briefly, 170 mL of seawater samples were spiked onboard with $0.125 \mu\text{mol L}^{-1}$ PDMPO (final concentration) and incubated in the deck incubator for 24 h. The samples were then centrifuged down to a volume of 2 mL, resuspended with 10 mL methanol, and then kept at 4°C . At the laboratory, samples were mounted onto permanent glass slides and stored at -20°C before analysis. Microscope slides were

then observed under a fluorescence inverted microscope Zeiss Axio Observer Z1 equipped with a Xcite 120LED source and a CDD black and white AxioCam-506 Mono (6 megapixel) camera fitted with a filter cube (Ex: 350/50; BS 400 LP; Em: 535/50). Images were acquired sequentially in bright field and epifluorescence, in order to improve species identification for labelled cells. PDMPO fluorescence intensity was quantified for each taxon following Leblanc and Hutchins (2005) using a custom-made IMAGE J routine on original TIFF images. The taxon-specific contributions to silica production were estimated by multiplying, for each taxon, the number of fluorescent cells by the mean fluorescence per cell.

Diatom identification and counting

Seawater samples collected with the rosette at discrete depths were used for diatom identification and quantitative assessment of diatom assemblages. Prior to counting, diatom diversity was investigated at three stations using a Phenom Pro scanning electron microscope (SEM) (See Figure S1 for SEM pictures illustrating the key species). For SEM analysis, water samples were filtered (0.25 – 0.5 L) onto polycarbonate filters ($0.8 \mu\text{m}$ pore size, Whatman), rinsed with trace ammonium solution (pH 10) to remove salt water, oven-dried (60°C , 10 h) and stored in Millipore PetriSlides. Pictures were taken at magnification up to $\times 25,000$.

Cell counts were done within a year after the expedition. Samples were regularly checked and lugol was added when needed. In total, 43 samples were analysed from 25 stations (**Figure 1**): 23 were collected at the near surface (0 – 2 m depth), and 20 were collected at the depth of the subsurface chlorophyll a maximum (SCM) when the maximum of Chl a was not located at the surface. Aliquots of 125 mL were preserved with 0.8 mL acidified Lugol's solution in amber glass bottles, then stored in the dark at 4°C until analysis. Counting was performed in the laboratory following Utermöhl (1931) using a Nikon Eclipse TS100 inverted microscope. For counting purposes, minimum requirements were to count at least three transects (length: 26 mm) at $\times 400$ magnification and at least 400 planktonic cells (including Bacillariophyceae, but also Dinophyceae, flagellates, and ciliates). Raw counts were then converted to number of cells per litre. In this paper, only data on diatom counting are presented.

Conversion to carbon biomass

Diatom-specific C biomass was assessed following the methodology of Cornet-Barthaux et al. (2007). Except for rare species, cell dimensions were determined from representative images of each of 35 taxa, where the mean (\pm standard deviation) number of cells measured per taxon was 21 (± 14) (see Table S1). Measuring the three dimensions of the same cell is usually difficult. When not visible, the third dimension was estimated from dimension ratios documented in European standards (BS EN 16695, 2015). For each measured cell, a biovolume was estimated using linear dimensions in the appropriate geometric formula reflecting the cell shape (BS EN 16695, 2015). A mean biovolume was then estimated for each taxon and converted

to carbon content per cell according to the corrected equation of Eppley (Smayda, 1978), as follows:

$$\text{Log C biomass} = 0.76 \text{ Log (cell volume)} - 0.352$$

C content per cell ($\mu\text{g cell}^{-1}$) was multiplied by cell abundance (cells L^{-1}) to derive total carbon biomass per taxon, expressed in units of $\mu\text{g C L}^{-1}$.

Statistical analyses

Diatom assemblage structures were investigated through cluster analysis (Legendre and Legendre, 2012). Abundance data were normalized by performing a Log ($x + 1$) transformation. Euclidean distances were then calculated between each pair of samples, and the cluster analysis was performed on the distance matrix using Ward's method (1963). Cluster analysis based on Bray-Curtis similarities gave the same clusters. The output dendrogram displays the similarity relationship among samples. An arbitrary threshold was applied to separate samples into compact clusters. A post hoc analysis of similarity (one-way ANOSIM) was performed to determine whether clusters differed statistically from each other in terms of taxonomic composition.

Trait-based analysis

A trait-based analysis was performed following Fragoso et al. (2018) to identify functional traits that determine species ecological niches (data used are listed in Table S2). Briefly, eight diatom traits were selected according to their ecological relevance and availability of information in the literature: equivalent spherical diameter (ESD); surface area to volume ratio (S/V); optimum temperature for growth (T_{opt}); ability to produce ice-binding proteins (IBP);

the presence or absence of long, sharp projections such as setae, spines, horns and cellular processes (spikes); degree of silicification, qualitatively based on examination of SEM images (silicified); the propensity to form resting spores (spores); and the ability to form colonies (colonies). More detailed description of the traits can be found in Fragoso et al. (2018). Due to the difficulty of finding information about every trait for every diatom species, only the dominant taxa were included in the analysis and some species were grouped on the basis of trait similarities. A community-weighted trait mean (CWM) is an index used to estimate trait variability on a community level. CWM values were calculated for each trait in each sample from two matrices: a matrix that gives trait values for each species, and a matrix that gives the relative abundances for each species in each sample. CWM is calculated according to the following equation:

$$\text{CWM} = \sum_{i=1}^S p_i \cdot x_i$$

where S is the number of species in the assemblage, p_i is the relative abundance of each species, and x_i is the species-specific trait value. Each of the eight traits was normalized in relation to the stations that presented the lowest ($= 0$) and the highest values ($= 1$).

Results

Environmental conditions

Ice cover and water masses

As shown in **Figure 2a, b** depicting sea ice concentrations, the expedition was marked by the westward retreat of the sea ice in Baffin Bay (all data and metadata are summarized in Table S3). Just before the beginning of the

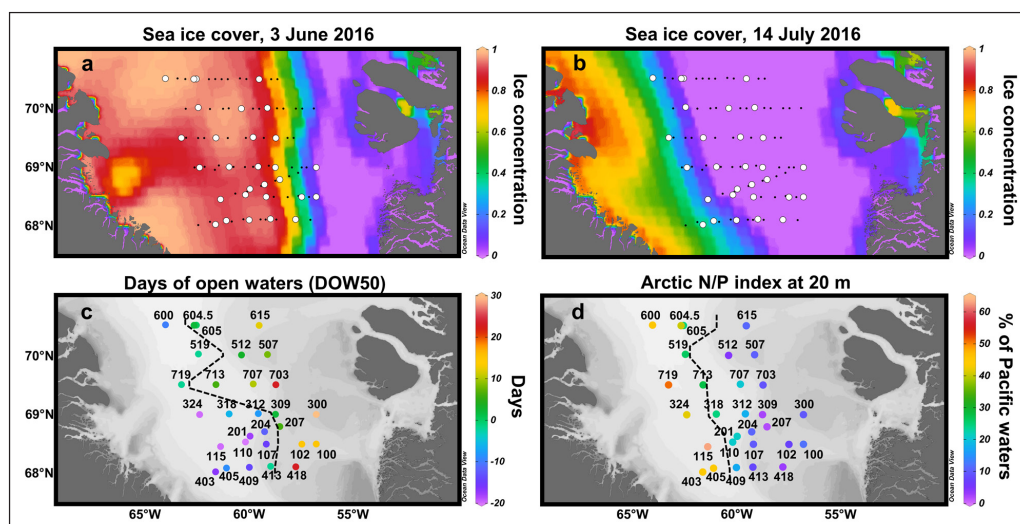


Figure 2: Hydrographic conditions in central Baffin Bay during June–July 2016. (a–b) Five-day composite images of sea ice concentrations. White circles correspond to the stations where the silicon cycle was studied. **(c)** Number of days since the sea ice concentration dropped below 0.5 (DOW50). The black dashed line corresponds to the approximate location of the ice edge at the time of sampling (i.e., where DOW50 = 0). **(d)** Fraction of Pacific waters at 20 m (ANP index). The black dashed line delimits the Pacific-influenced waters (ANP > 25%) from the Atlantic-influenced waters (ANP < 25%). DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f2>

expedition (3 June), most of the stations where the silicon cycle was studied were covered by sea ice, whereas at the end of the expedition (14 July), all were ice-free, with the exception of station (st.) 719. A composite picture of DOW50 at each site at the time of sampling is presented in **Figure 2c**. The retreat of the melting sea ice towards the west was more pronounced during the last three transects (T5–T7) as shown by the ice-edge position (located where $DOW50 = 0$ and $SIC = 0.5$). West of this limit, stations were covered by sea ice ($SIC > 0.5$) when sampled, whereas to the east, the sea ice had already melted ($SIC < 0.5$) since a number of days ranging from 0 (st. 605) to 31 (st. 300).

Using the Arctic N-P relationship calculated from nutrient samples collected at 20-m depth, the fraction of Pacific waters in the water samples increased westwards (**Figure 2d**), in accordance with the global circulation pattern established for Baffin Bay. Most of the eastern stations exhibited an ANP $< 15\%$, whereas ANP increased significantly from the middle of the bay to the westernmost stations, reaching 63% at st. 115. Atlantic- and Pacific-influenced waters (delimited by $ANP = 25\%$) were also associated with wide differences

in salinity, temperature and density profiles in the upper layer (**Figure S2**). According to Tang et al. (2004), these wide differences are due to the warm and salty inflow of the West Greenland Current from the eastern side of Davis Strait (entailing Atlantic-influenced waters to the east) and the cold and fresh outflow from the Canadian Archipelago and water masses produced within Baffin Bay (entailing Pacific-influenced waters to the west). The warm current along the west coast of Greenland also explains why the sea ice melts toward the west in Baffin Bay (Tang et al., 2004), whereas in the other Arctic regions, it usually melts northward (Perrette et al., 2011).

Nutrient distribution

The distribution of nutrients (**Figure 3**) in surface waters was characterized by a decreasing west-to-east gradient that generally followed the ice coverage at the time of sampling. Overall, surface concentrations were higher at stations covered by sea ice (maximum concentrations: $[H_4SiO_4] = 9.2 \mu\text{mol L}^{-1}$; $[NO_3^-] = 5.9 \mu\text{mol L}^{-1}$; $[PO_4^{3-}] = 0.9 \mu\text{mol L}^{-1}$). In contrast, at open-water stations located east of the ice edge, nutrients were close to exhaustion, some-

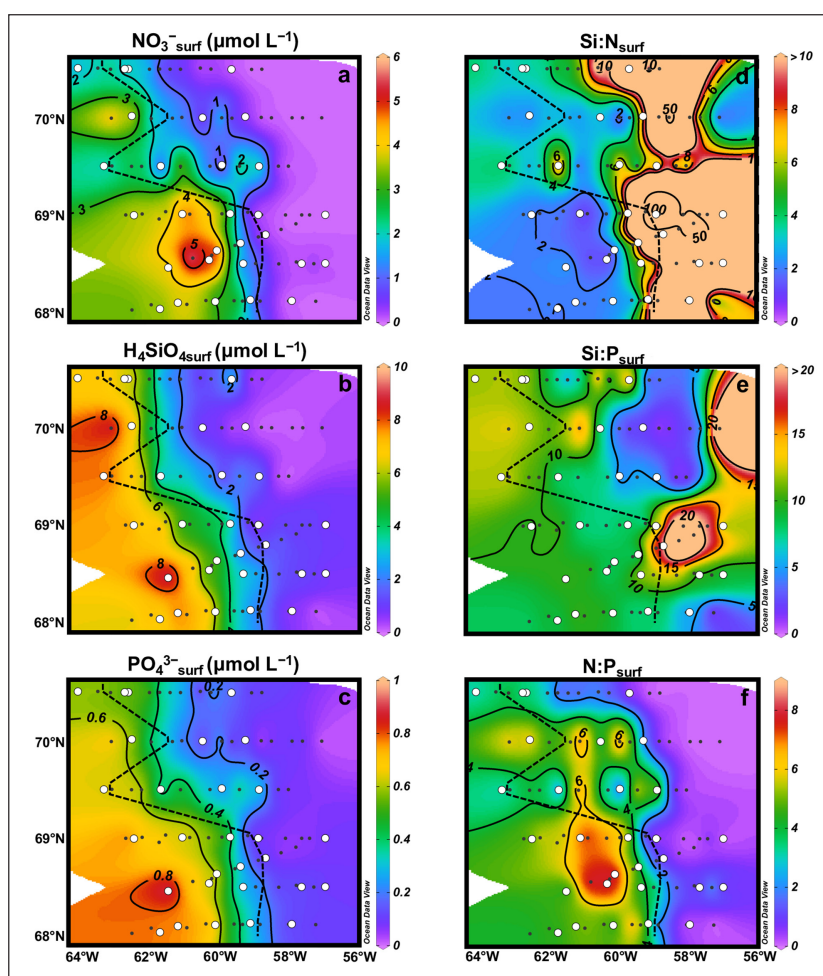


Figure 3: Surface nutrient concentrations and potential limiting nutrients. Concentrations of surface nitrate (**a**), orthosilicic acid (**b**), and phosphate (**c**) in $\mu\text{mol L}^{-1}$. Molar ratios of Si:N (**d**), Si:P (**e**), and N:P (**f**) at the surface. The black dashed lines correspond to the approximate location of the ice edge. The white circles correspond to the stations where the silicon cycle was studied. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f3>

times near detection limits ($0 < [\text{H}_4\text{SiO}_4] < 1.4 \mu\text{mol L}^{-1}$; $0 < [\text{NO}_3^-] < 0.7 \mu\text{mol L}^{-1}$; $0 < [\text{PO}_4^{3-}] < 0.2 \mu\text{mol L}^{-1}$), except for stations 605 and 604.5 where nutrient concentrations were similar to the ice-covered stations. For the southern transects (T1–T4) and T5, nutrient depletion extended well inside the ice pack. The vertical distribution of nutrients along transects (Figure S3) indicated that depletion extended to greater depths towards the east, especially for orthosilicic acid which was depleted down to 60-m depth. The west-east gradient observed at the surface was also found when nutrients were integrated over the depth of the equivalent mixed layer (Supplemental Figure S4).

The nutrient ratios $\text{Si:N:P} = 16:16:1$ derived from Redfield et al. (1963) and Brzezinski (1985) can be used to determine the potential limiting nutrients for diatoms. Overall, in surface waters (Figure 3d–f) and down to 20–30 m (Figure S5), $\text{Si:N} > 1$, $\text{Si:P} < 16$ (except on the eastern part of T2, T3 and T5) and $\text{N:P} < 16$, indicating that NO_3^- was the first potentially limiting nutrient, followed by H_4SiO_4 and PO_4^{3-} . Nitrate limitation (Figure 3d) was much more pronounced in the eastern half of the bay because nitrate concentrations were close to zero. At 40-m depth (Figure S5), Si:N was generally lower than 1 on the eastern side of the bay, indicating a potential silicic acid limitation in those subsurface waters.

Integrated proxies of protist biomass

The TChl *a* standing stock, an indicator of algal biomass, was integrated over 80-m depth (Figure 4a). Values were highest at st. 615 (164.4 mg m^{-2} ; up to $12.8 \mu\text{g L}^{-1}$ at 26 m), in the northeast of the sampling area. High values were also observed in the eastern parts of T1–T3 (between 44.3 and 100.7 mg m^{-2} ; up to $3.5 \mu\text{g L}^{-1}$ at st. 207 at 15 m), and in the middle of T5–T7 ($>71.9 \text{ mg m}^{-2}$; up to $9.6 \mu\text{g L}^{-1}$ at st. 512 at 20 m). Integrated TChl *a* was lower in the rest of the studied area (between 5.5 and 48.0 mg m^{-2}), especially on the western side and throughout T4. Vertical sections (Figure S3) show that the TChl *a* distribution was mainly located within the subsurface maximum that deepened to 60-m depth at the easternmost stations, characterizing late bloom conditions.

The chlorophyll-*c*₃ (Chl *c*₃) pigment was used as a diagnostic pigment for *Phaeocystis* spp. biomass instead of the more traditionally used 19'Hexanoyloxyfucoxanthin, as the latter has been shown to be absent in arctic *Phaeocystis* strains (Antajan et al., 2004; Stuart et al., 2000). A significant linear relationship ($R^2 = 0.74$; $p < 0.0001$; $n = 36$) was obtained between Chl *c*₃ concentrations (in $\mu\text{g L}^{-1}$) and *Phaeocystis* spp. abundances determined by microscopic counts (Figure S6). When integrated over 80-m depth (Figure 4b), the highest Chl *c*₃ standing stock was

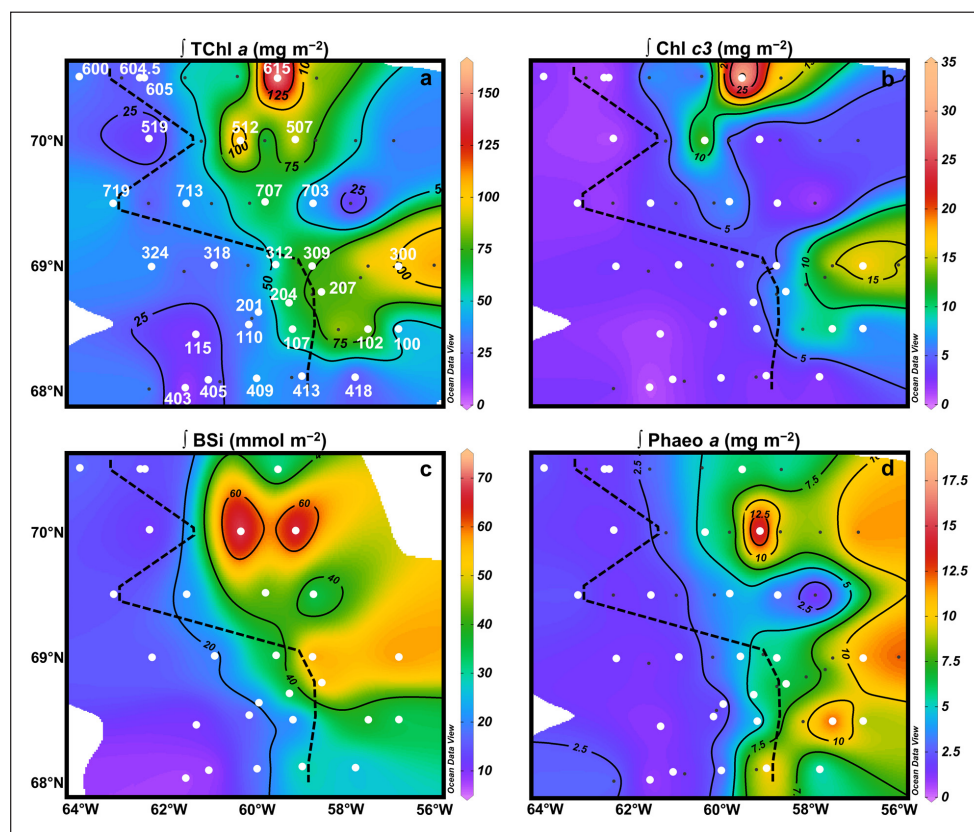


Figure 4: Depth-integrated phytoplankton pigments and BSi throughout the study area. Distribution of depth-integrated TChl *a* (a), Chl *c*₃ (b), BSi (c), and Phaeophorbide *a* (d). Vertical integrations were made from the surface to 80 m, because at that depth almost all Chl *a* profiles were sufficiently close to 0, indicating that no significant biomass was missed. The black dashed lines correspond to the approximate location of the ice edge at the time of sampling. White circles indicate the stations where the silicon cycle was studied. Integrated pigments (a, b and d) are expressed in mg m^{-2} and BSi (c) in mmol m^{-2} . DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f4>

observed at st. 615 (35.5 mg m^{-2}) and matched the subsurface Chl *a* peak. High amounts of Chl *c*₃ were also found at st. 512 (16.9 mg m^{-2}) and 300 (17.4 mg m^{-2}). At these stations (except for st. 512), the Chl *c*₃:TChl *a* ratio reached values equal to or slightly higher than 0.20 (up to 0.23), which is typical of *Phaeocystis* species (Antajan et al., 2004; Stuart et al., 2000).

At st. 615, integrated BSi over 80-m depth (**Figure 4c**) was low (27.2 mmol m^{-2}) compared to the other stations located east of the ice edge. Throughout the area, two BSi accumulation areas were observed, located at stations 507 and 512 (reaching 79.6 mmol m^{-2}) and at stations 207, 300, 309 (reaching 63.4 mmol m^{-2}) (see next section for details of vertical distribution).

Phaeophorbide *a* is a degradation product of Chl *a* (**Figure 4d**) and is indicative of grazing. When integrated over 80-m depth, low standing stocks were observed throughout section T7 and at the western sea ice-covered stations ($<4.4 \text{ mg m}^{-2}$), except for stations located close to the ice edge on sections T1–T4. Along these transects, moderate to high phaeophorbide *a* standing stocks ($>4.5 \text{ mg m}^{-2}$) were measured from right below the ice edge to the end of the transect to the east, with maximum values

at st. 102 (14.3 mg m^{-2}) and st. 413 (11.6 mg m^{-2}). For sections T5 and T6, standing stocks started to increase far from the ice edge, with a maximum throughout the studied area observed at st. 507 (18.9 mg m^{-2}).

Vertical distribution of particulate silica and BSi uptake rates

Particulate silica concentrations

Throughout the study area, very low BSi concentrations ($<0.49 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$) were observed at stations covered by sea ice (**Figure 5**), except for a few stations located close to the ice edge (e.g. stations 312 and 204). This effect is particularly obvious on T4, a transect which was almost completely covered by sea ice at the time of sampling. In contrast, highest concentrations were observed east of the ice edge, on transects T5 ([BSi]_{max} = $1.89 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ at st. 512, [BSi]_{max} = $2.15 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ at st. 507), T2 ([BSi]_{max} = $1.70 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ at st. 207) and T3 ([BSi]_{max} = $2.01 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ at st. 309). On T5, BSi was accumulated mainly in the upper 30 m, whereas on T3, the peak of BSi was first located within the upper 30 m (stations 312 and 309), then extended downward to depths of 90–180 m at the easternmost st. 300, with moderate concentrations ($0.47\text{--}0.57 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$).

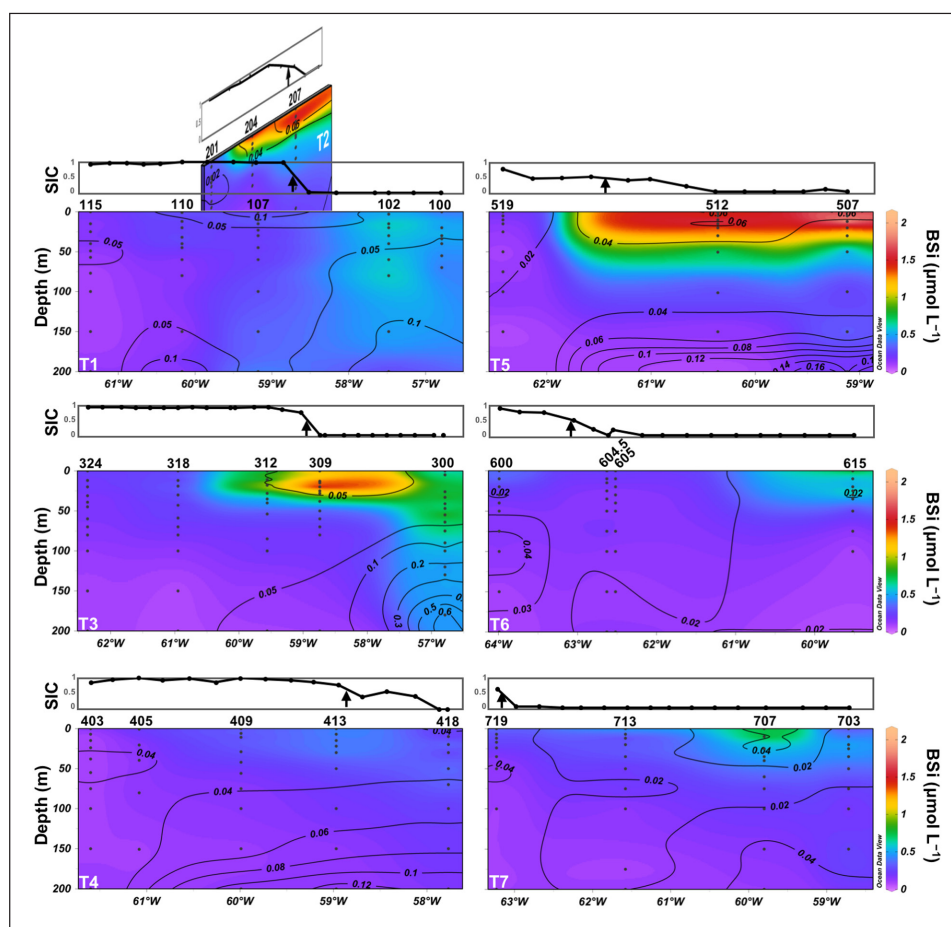


Figure 5: Vertical distribution of biogenic silica concentrations along the seven transects. Biogenic silica (BSi) is expressed in $\mu\text{mol L}^{-1}$. Contour lines represent lithogenic silica (LSi), expressed in $\mu\text{mol L}^{-1}$. Sea ice concentrations (SIC) are shown in the graph above each transect. The black arrow in those graphs indicates the location of the ice edge (SIC = 0.5). DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f5>

The BSi accumulation area observed at stations 309, 204 and 207 decreased in intensity southward but was still visible in the eastern part of T1 (st. 102), also characterized by moderate BSi concentrations ($0.47\text{--}0.61\ \mu\text{mol L}^{-1}$) to 150-m depth. BSi distribution along T6 and T7 followed a different pattern, with low concentrations ($<0.53\ \mu\text{mol L}^{-1}$), except in very specific areas (stations 615 and 707) located far from the ice edge, where moderate concentrations (up to $0.89\ \mu\text{mol L}^{-1}$) were measured.

The vertical distribution of LSi (Figure 5) indicated low concentrations ($<0.15\ \mu\text{mol L}^{-1}$) at every station, except at st. 300 where LSi reached $0.74\ \mu\text{mol L}^{-1}$ at 180-m depth, which is probably a result of proximity to the seabed. This station was located on the Greenland shelf, and characterized by a relatively shallow bottom depth of 196 m. Ragueneau and Tréguer (1994) showed that a fairly constant percentage of siliceous lithogenic material (up to 15% for a coastal environment) can dissolve during the first alkaline digestion, resulting in an overestimation of BSi when water samples are enriched with LSi. However, using this upper 15% value, we estimate that the LSi interference was less than $0.025\ \mu\text{mol L}^{-1}$ for most of our samples. Corresponding BSi concentrations were always much higher, even at st. 300 where LSi contamination

could have reached $0.11\ \mu\text{mol L}^{-1}$. In addition, plotting LSi versus BSi did not yield a significant linear relationship ($r = 0.04$; $p = 0.44$), suggesting that LSi concentrations were too low to significantly bias our BSi measurements.

Biogenic silica uptake rates

Si uptake rates (ρSi) (Figure 6) generally followed the BSi distribution, with lower ρSi at the westernmost ice-covered stations and highest values centred around the two BSi accumulation areas located on T2, T3, and T5. The highest ρSi was located at st. 309 at 20-m depth ($0.19\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$). Si uptake rates were also high at stations 312 (up to $0.10\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$) and 204 (up to $0.12\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$), which were covered by sea ice but located close to the ice edge. On transect T5, the highest Si uptake rate ($0.10\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$) at st. 507 matched the peak of BSi ($2.15\ \mu\text{mol L}^{-1}$) located at 12-m depth, whereas at st. 512, the peak of Si uptake was located below the peak of BSi ($\rho\text{Si}_{\text{max}} = 0.12\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$ at 30 m; $\text{BSi}_{\text{max}} = 1.89\ \mu\text{mol L}^{-1}$ at 15 m). Si uptake was low throughout transects T4 and T1 ($<0.02\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$) except below the sea ice at stations 107 and 409 where ρSi was moderate ($0.05\text{--}0.06\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$). Along T6, a local peak of production ($0.10\ \mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$) was measured at st. 615 at 25-m depth, matching both the

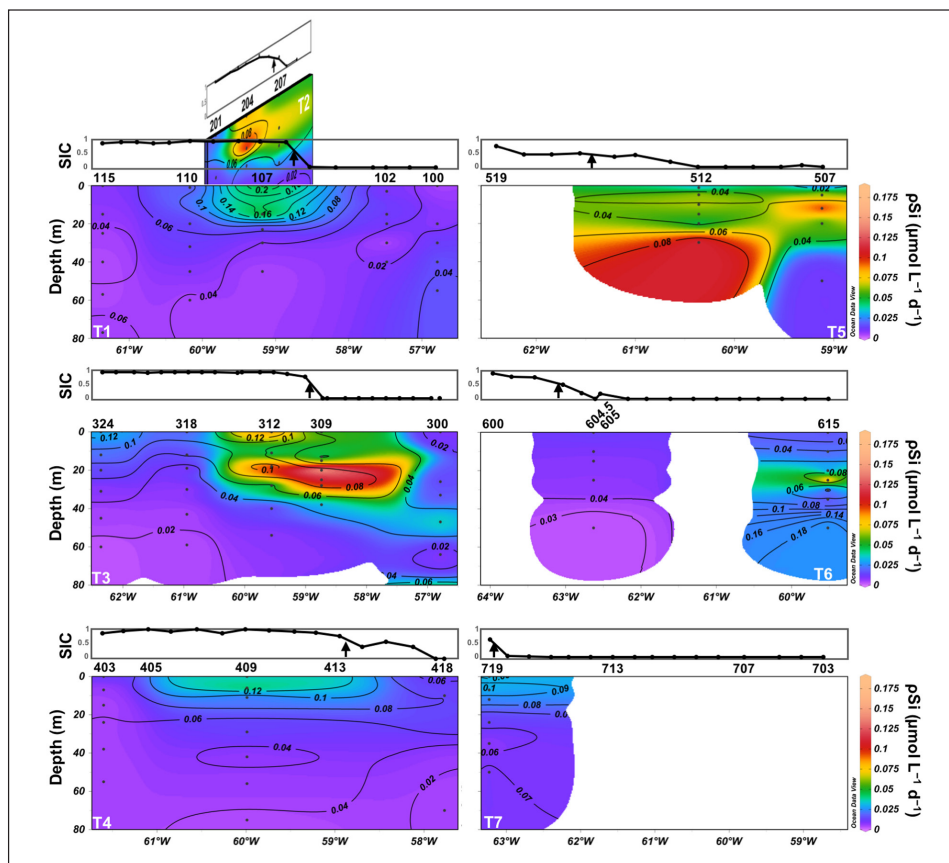


Figure 6: Vertical distribution of Si uptake rates along the 7 transects. Si uptake rate (ρSi , in $\mu\text{mol L}^{-1}\ \text{d}^{-1}$) was measured from the surface to the depth at which 0.1% of the surface PAR remained. Contour lines represent the specific Si uptake rate (VS_i , in day^{-1}). Sea ice concentrations (SIC) are shown in the graphs above each transect. The black arrow in those graphs indicates the location of the ice edge (SIC = 0.5). For T5–T7, ρSi and VS_i were not interpolated throughout the transect because of lack of data. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f6>

SCM and BSi maximum measured at this station. Station 719, which was located close to the ice edge of T7 was characterized by very low ρSi values ($<0.03 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$).

Specific Si uptake rates (VSi) (Figure 6) were clearly higher below the sea ice at stations close to the ice edge ($0.11\text{--}0.16 \text{d}^{-1}$ at stations 204, 312, 409, and 719), with a maximum observed at st. 107 (0.23d^{-1}). Stations 204 and 312 were associated with high BSi concentrations, indicating that the biomass had had time to accumulate, whereas BSi was still low at stations 107, 409, and 719, which could be indicative of an early bloom stage. On T5, VSi was low at the easternmost st. 507 ($<0.05 \text{d}^{-1}$), whereas a subsurface maximum was measured at st. 512 (0.10d^{-1} at 30 m), matching the ρSi peak. On T6, VSi was low at st. 604.5 ($<0.05 \text{d}^{-1}$), but two subsurface VSi peaks were measured at st. 615 (0.12d^{-1} at 25 m; 0.20d^{-1} at 50 m).

Diatom assemblage structure

Absolute abundance and carbon biomass

In total, 47 diatom taxa were identified to the species or genus level in this study. The taxa are listed in Table S4.

Diatom abundance (Figure 7a, b) was highly variable throughout the study area, ranging in surface waters from 1,000 cells L^{-1} at st. 418 to 916,000 cells L^{-1} at st. 204, the latter being covered by sea ice (SIC = 0.93) but located close to the ice edge. As a general tendency, higher abundances were found at ice-free stations (185,000 to 624,000 cells L^{-1} , at stations 309, 507, 512, and 707), and closely matched the two BSi accumulation areas (Figures 4c and 5). Abundances were low to moderate ($<79,000$ cells L^{-1}) for the other stations, independently of ice cover. The depth of the TChl *a* maximum varied among stations, and was located between the surface and 44 m. At the SCM, diatom abundances followed a pattern of distribution similar to that observed at the surface, with

higher abundances observed on transect T5 (484,000 and 610,000 cells L^{-1} at stations 507 and 512), and close to the ice edge of transects T2 and T3 (119,000 to 464,000 cells L^{-1} at stations 204, 207, and 309), both on the western and eastern sides of this limit.

Total diatom carbon biomass (Figure 7c, d) for surface and SCM varied, respectively, from 0.1 (st. 418) to 149.0 $\mu\text{g C L}^{-1}$ (st. 507) and from 0.1 (st. 418) to 210.0 $\mu\text{g C L}^{-1}$ (st. 507). Throughout the study area, most of the stations exhibited low to very low carbon biomass ($<20.0 \mu\text{g C L}^{-1}$), with the exception of stations 204, 207, 309, 507, and 512, both at the surface ($75.1 \pm 49.3 \mu\text{g C L}^{-1}$, $n = 5$) and at the SCM ($116.1 \pm 64.2 \mu\text{g C L}^{-1}$, $n = 5$). Station 707 was characterized by an intermediate diatom carbon biomass ($25.3 \mu\text{g C L}^{-1}$), but only at the surface.

Relative abundance and carbon biomass

Regarding cell numbers, the five taxa that dominated the diatom assemblages were (Figure 8a, b): *Chaetoceros* spp. (mean \pm sdv for the 43 samples counted: $19 \pm 26\%$; mostly *C. gelidus* and *C. decipiens*), *Pseudo-nitzschia* spp. ($17 \pm 23\%$), *Ceratoneis closterium* ($14 \pm 16\%$), *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica* ($13 \pm 16\%$), and *Thalassiosira* spp. ($9 \pm 9\%$; mostly *T. antarctica* var. *borealis*, *T. gravida*, and *T. nordenskiöldii*). *Fragilariopsis* spp. and *Fossula arctica* were grouped together because of the difficulty in distinguishing the two taxa with light microscopy in some samples.

At the surface, a distinct diatom assemblage was located within the main BSi accumulation areas (stations 204, 207, 300, 309, 507, 512, 703, and 707; Figure 4c). These stations ($n = 8$) were characterized by a larger contribution of *Chaetoceros* spp. ($56 \pm 18\%$) and also by a moderate proportion of *Thalassiosira* spp. ($12 \pm 7\%$). In contrast, at the other surface stations ($n = 15$), the diatom assemblage was dominated by *Ceratoneis closterium* ($26 \pm 19\%$) and by

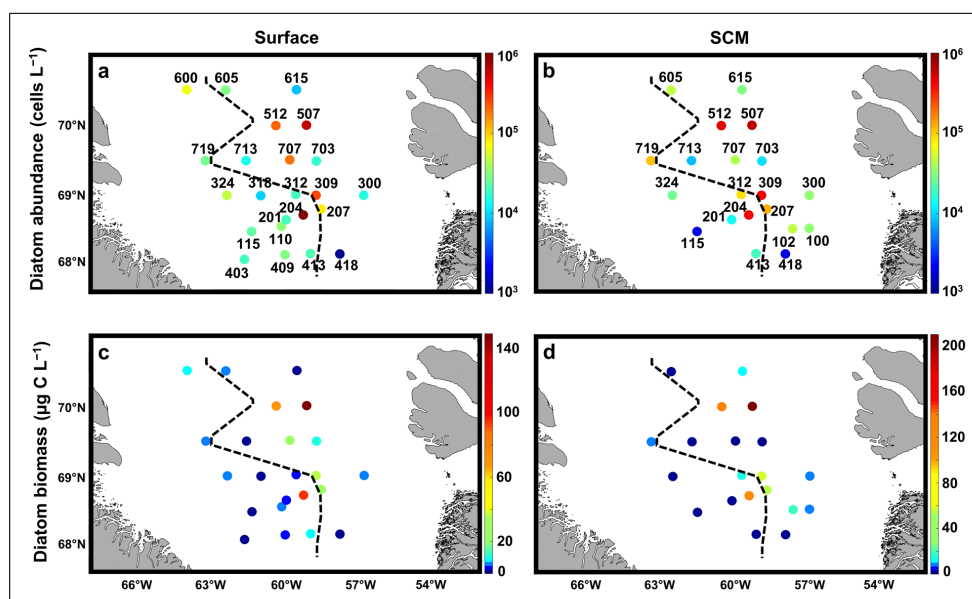


Figure 7: Absolute diatom abundance and carbon biomass. Live diatom cell abundance (cell L^{-1}) at the surface (a) and the subsurface chlorophyll *a* maximum (SCM) (b). Live diatom carbon biomass ($\mu\text{g C L}^{-1}$) at the surface (c) and the SCM (d). The black dashed lines correspond to the approximate location of the ice edge at the time of sampling. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f7>

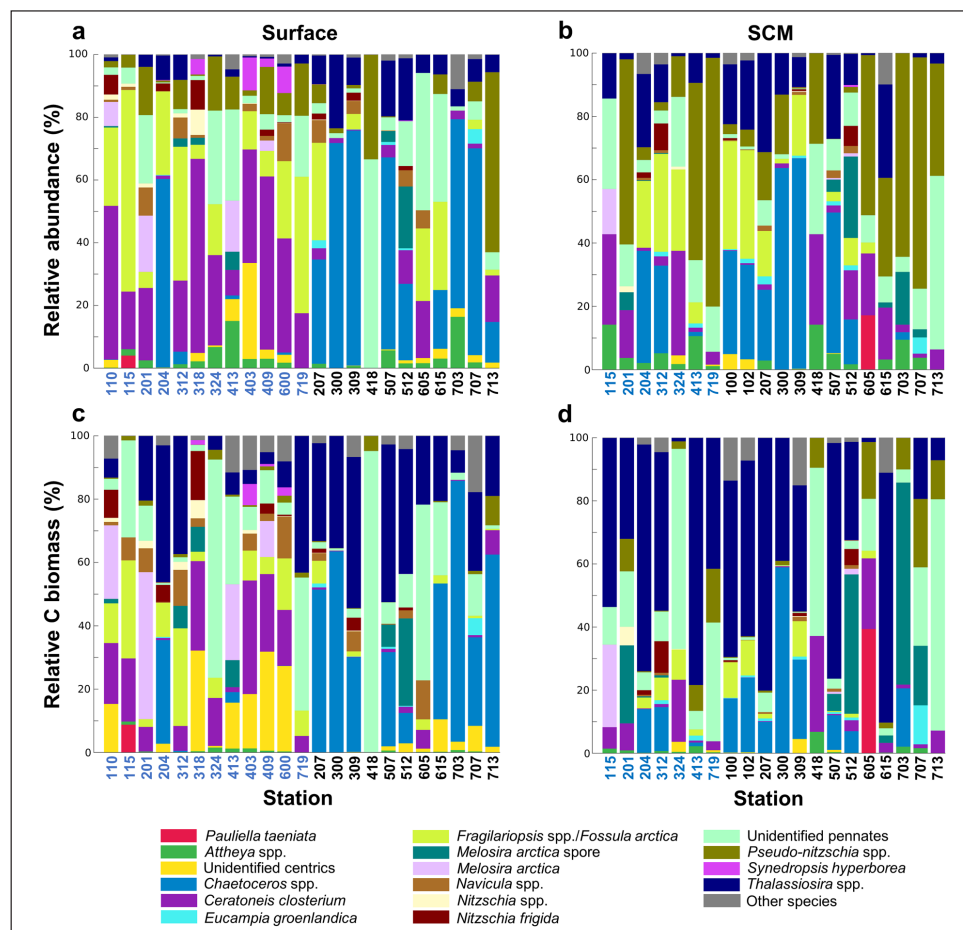


Figure 8: Relative diatom abundance and carbon biomass. Relative abundance (%) of each diatom taxon at the surface **(a)** and the subsurface chlorophyll *a* maximum (SCM) **(b)**. Relative carbon biomass (%) of each taxon at the surface **(c)** and the SCM **(d)**. The station numbers for ice-covered locations (SIC > 0.5) are indicated in blue font on the bottom axis. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f8>

Fragilariopsis spp./*Fossula arctica* ($20 \pm 19\%$). The following ice-associated species were also observed at the surface: *Melosira arctica* vegetative cells ($13 \pm 10\%$ at stations 110, 201, 413, and 409), *Synedropsis antarctica* ($7 \pm 3\%$ at stations 318, 403, 409, and 600), and *Nitzschia frigida* ($4 \pm 3\%$ at stations 110, 204, 318, 409, 207, 309, and 512).

At the SCM, two distinct diatom assemblages were also observed. Similarly to the surface, one assemblage was located where a diatom bloom was taking place (stations 204, 207, 309, 312, 507, and 512) or probably had occurred (stations 100, 102, and 300), according to BSi and ρ Si data (Figures 5 and 6). This assemblage ($n = 9$) was also characterized by a larger proportion of *Chaetoceros* spp. ($37 \pm 18\%$) and variable proportions of *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica* ($19 \pm 13\%$) and *Thalassiosira* spp. ($18 \pm 8\%$). Excluding stations 115 and 418 where diatom abundances were extremely low, the other SCM stations ($n = 9$) were largely dominated by *Pseudo-nitzschia* spp. ($56 \pm 17\%$) and by some unidentified pennate diatoms ($16 \pm 16\%$).

On two occasions, *Melosira arctica* resting spores contributed importantly to relative abundance: at stations 512 (surface: 20%; SCM: 26%) and 703 (SCM: 17%). Although we had not expected to observe such a high contribution

of an ice-associated diatom at st. 703 (DOW50 = 23 days), it represents only 1.8×10^3 spores L^{-1} in terms of absolute abundances, as diatom abundances at this station were very low. *Melosira* spp. resting spores were also observed with a contribution <6% at stations 312, 318, 413, 207, and 507. Resting spores of *Thalassiosira antarctica* var. *borealis* (data not shown) were rare but were identified at stations 100, 102, and 615 (up to 3.0×10^3 spores L^{-1}).

When converted to carbon biomass (Figure 8c, d), the contribution of centric diatoms increased at all stations, even at some stations where pennate diatoms largely dominated in terms of abundances. This increase is particularly obvious for *Thalassiosira* spp., which accounted for $21 \pm 17\%$ of diatom C biomass at the surface taking into account all of the stations ($n = 23$), and $41 \pm 29\%$ at the SCM ($n = 20$), but also for *Melosira arctica* vegetative cells ($26 \pm 15\%$ at the surface of stations 110, 201, 409 and 413). *Chaetoceros* spp. C biomass accounted for $19 \pm 26\%$ at the surface ($n = 23$) and $10 \pm 14\%$ at the SCM ($n = 20$), and was largely associated with the main diatom accumulation areas. Conversely, pennate diatoms such as *Ceratoneis closterium* and *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*, which were key contributors to one of the two assemblages observed at the surface, accounted for a much lower

biomass at those same stations (respectively, $13 \pm 11\%$ and $7 \pm 8\%$, $n = 15$), due to their lower biovolumes. This trend was also true for *Pseudo-nitzschia* spp., a taxon that was observed to dominate one of the two assemblages at the SCM, and had a low contribution to C biomass at those same stations ($11 \pm 7\%$, $n = 9$). The category 'Other species' which is composed of rare (i.e., *Rhizosolenia* spp., *Coscinodiscus* spp., *Porosira glacialis*, *Entomoneis* spp., *Bacterosira bathyomphala*, etc.) and mostly large taxa, was important in terms of diatom C biomass at some stations, with up to 18% in the surface at st. 707.

Taxon-specific contributions to silica production

The contribution of each taxon to biogenic silica production was investigated using PDMPO epifluorescence image analysis (see Figure S7 for illustrations) for the five most productive stations (i.e., with the highest ρSi) in order to identify the most actively silicifying species at locations where a diatom bloom was taking place. For those stations, relative abundance, biomass and species-specific silicification contributions have been presented together for comparison (Figure 9). *Thalassiosira* spp. (mostly *T. antarctica* var. *borealis* and *T. gravida*) strongly dominated BSi production at the SCM at stations 309 and 507 (respectively, 85 and 93%). At these stations, *Thalassiosira* spp. contributions increased successively between abundance (respectively, 9 and 27%), C biomass (respectively, 40 and 75%), and Si production. Conversely, *Chaetoceros* spp. (mostly *C. gelidus*) were major contributors to cell abundance (up to 60%), but were negligible in terms of BSi production, due to their small biovolume and weak degree of silicification. The fluorescence of *C. gelidus* was often low and difficult to detect, such that some labelled

C. gelidus cells may have been missed, but an under-estimation would not have affected our results significantly, as fluorescence per *C. gelidus* cell was much lower than the fluorescence of the other taxa. *Melosira arctica* resting spores were actively silicifying at the SCM at st. 512, contributing 82% of Si production, while they contributed only 26% of abundance and 44% of C biomass. *Chaetoceros* spp., mostly *C. decipiens*, were very active in the surface at st. 207 (32%) and also important contributors to both abundance (33%) and biomass (51%). Two very rare taxa contributed significantly to Si production in two surface locations: *Coscinodiscus* spp. (19%) at st. 204 and *Rhizosolenia* spp. (38%) at st. 207. Due to a large surface area, *Coscinodiscus* spp. were characterized by the highest silicifying activity per cell (i.e., PDMPO fluorescence). *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica* were actively silicifying mainly in the surface at ice-covered st. 204 (21%), while they were also important contributors to abundance in the surface at st. 207 and at the SCM at St. 309. The sea ice diatom *Nitzschia frigida* was only found active in the surface at the ice-covered station 204 (16%).

Discussion

During the Green Edge expedition, the development of the late spring–early summer diatom bloom was studied in relation with the sea ice retreat. Through this study, we have attempted to fully describe the diatom bloom dynamics in central Baffin Bay, by describing diatom assemblage structures and carbon biomass, and silica uptake activities at both the assemblage and the genus/species level. A cluster analysis, performed to summarize the main results (Figures 10 and 11, Table 1), is discussed in the following sections.

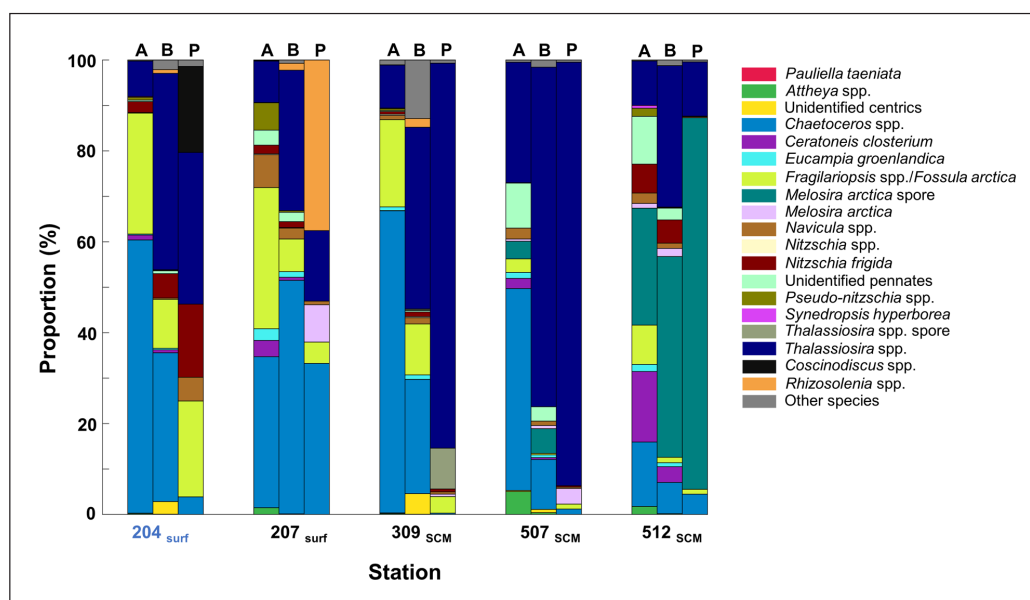


Figure 9: Taxon-specific contribution to biogenic silica deposition at the five most productive stations. For each station, relative abundance (A), carbon biomass (B) and PDMPO fluorescence (P) are presented for comparison. Station 204 was covered by the ice pack ($\text{SIC} > 0.5$). The taxa *Coscinodiscus* spp., and *Rhizosolenia* spp., as well as spores of *Thalassiosira* spp. were extracted from the category 'Other species' in order to show their importance in terms of contribution to BSi deposition. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f9>

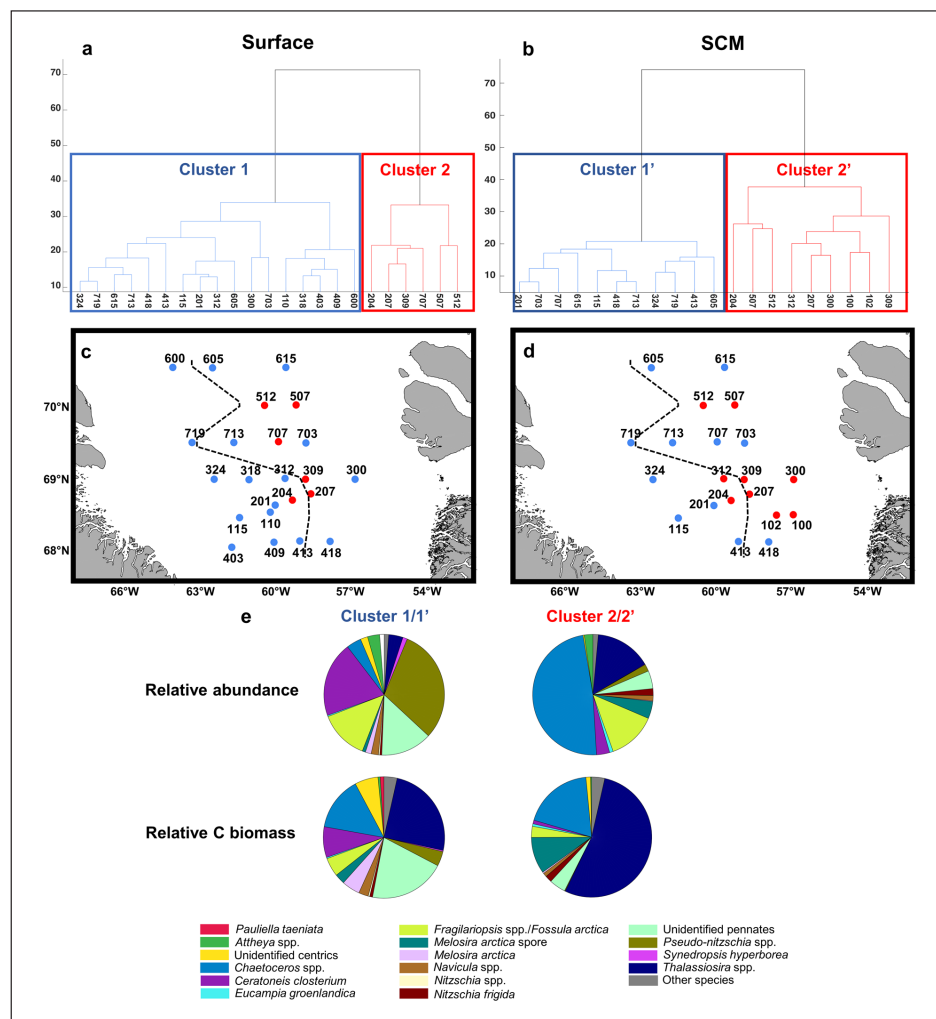


Figure 10: Cluster analysis performed on abundance data from surface and subsurface chlorophyll *a* maximum samples. The dendrogram displays the similarity relationship among samples in terms of their taxonomic composition, for the surface (**a**) and the subsurface chlorophyll *a* maximum (SCM) (**b**). Map of the study area with the stations colored according to the cluster they belong to (blue for clusters 1 and 1'; red for clusters 2 and 2'), for the surface (**c**), and the SCM (**d**). The black dashed lines correspond to the approximate location of the ice edge at the time of sampling. (**e**) Relative abundance and relative carbon biomass for the 'mean' assemblages associated with the two clusters. Clusters 1 and 2 were not statistically different from, respectively, clusters 1' and 2' and were therefore grouped together, giving clusters 1/1' and 2/2'. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f10>

Characterization of the diatom bloom: Development in relation with the hydrographic conditions

The cluster analysis (**Figure 10a, b**) performed separately on surface and SCM abundance data identified four clusters of stations. ANOSIM one-way analysis compared each pair of clusters and showed that clusters 1 and 2 were not statistically different from clusters 1' and 2', respectively (*p*-values from pairwise analyses were equal, respectively, to 0.08 and 0.38). Hence, hereafter we will only distinguish the two statistically different clusters 1/1' and 2/2', which were observed both at the surface and the SCM.

The cluster 2/2' stations were associated with the highest integrated Chl *a* and BSi measured in Baffin Bay ($81.5 \pm 29.0 \text{ mg m}^{-2}$ and $56.1 \pm 18.5 \text{ mmol m}^{-2}$, respectively) (**Table 1**). Integrated Si uptake rates indicate that this diatom assemblage was actively silicifying ($1.70 \pm$

$0.93 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), except at the easternmost stations 100, 102, and 300, where ρSi was low and BSi was moderate down to 180-m depth, suggesting a post-bloom stage with diatoms that were probably settling out of the upper mixed layer. Cluster 2/2' was associated on average with a much higher contribution to total particulate organic carbon (POC) than cluster 1/1' (**Table 1**). Cluster 2/2' represented on average 22% of POC, while cluster 1/1' only represented 3% of POC. The record contribution of diatoms to C biomass was reached at st. 507, contributing as much as 41% of POC at the surface and 66% at the SCM. Hence, depending on the station, diatoms of cluster 2/2' were either actively blooming or corresponded to a remnant bloom that had occurred a few days or a few weeks before sampling. The cluster 2/2' stations were mainly located east of the ice edge on transects T1–T3 and

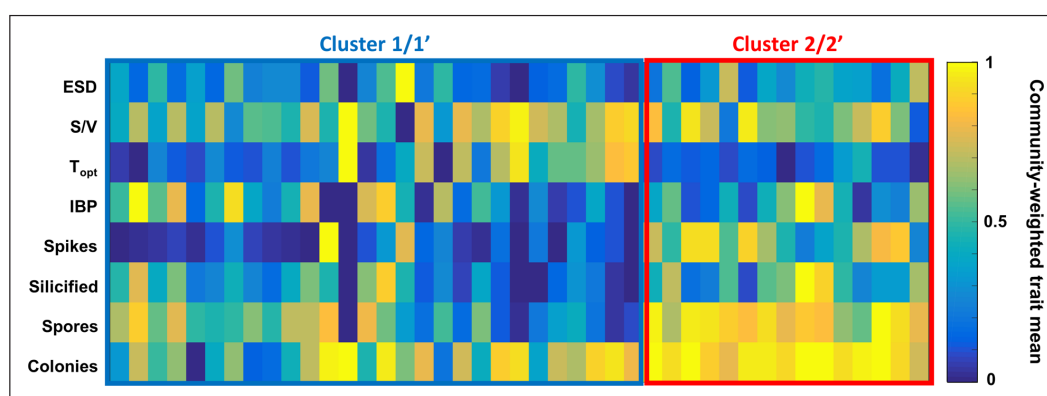


Figure 11: Community-weighted trait means of diatom species found in cluster 1/1' and 2/2'. The color bar indicates the value of the normalized community-weighted trait means (0 to 1) for clusters 1/1' (framed in blue) and 2/2' (framed in red). The eight traits include equivalent spherical diameter (ESD), surface area to volume ratio (S/V), optimum temperature for growth (T_{opt}), ability to produce ice-binding proteins (IBP), presence or absence of long, sharp projections such as setae, spines, horns and cellular processes ('spikes'), degree of silicification ('silicified') qualitatively based on examination of SEM images, propensity to form resting spores ('spores'), and ability to form colonies ('colonies'). Each trait was normalized in relation to the stations that presented the lowest (= 0) and the highest values (=1). DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.f11>

Table 1: Mean and standard error of hydrographic and biological parameters for each cluster. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.t1>

Parameters ^a	Cluster 1/1'	Cluster 2/2'
DOW50 (d)	-5 ± 15	5 ± 9
SIC	0.61 ± 0.44	0.19 ± 0.36
hBD (m)	20 ± 4	21 ± 10
Ze (m)	32 ± 9	27 ± 8
ANP_20 m (%)	27 ± 18	7 ± 4
$[\text{NO}_3^-]$ (μM)	3.47 ± 2.40	1.33 ± 2.09
$[\text{H}_4\text{SiO}_4]$ (μM)	5.43 ± 3.05	1.63 ± 1.34
$[\text{PO}_4^{3-}]$ (μM)	0.56 ± 0.25	0.24 ± 0.17
$[\text{H}_4\text{SiO}_4]: [\text{NO}_3^-]$	5.06 ± 9.23	7.37 ± 10.15
Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	-1.02 ± 1.04	-0.88 ± 0.75
Salinity	32.70 ± 0.70	32.83 ± 0.64
$\int \text{Chl } a_{80 \text{ m}}$ (mg m^{-2})	40.03 ± 36.16	81.52 ± 28.96
$\int \text{BSi}_{80 \text{ m}}$ (mmol m^{-2})	19.03 ± 6.78	56.07 ± 18.53
$\int \rho\text{Si}_{0.1\% \text{ PAR}}$ ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	0.73 ± 0.31	1.70 ± 0.93
$\int \text{VSi}_{0.1\% \text{ PAR}}$ (d^{-1})	3.37 ± 0.66	1.58 ± 0.53
Live cell abundance (cells L^{-1})	$33.9 \times 10^3 \pm 25.9 \times 10^3$	$305.9 \times 10^3 \pm 267.9 \times 10^3$
C biomass ($\mu\text{g C L}^{-1}$)	3.87 ± 3.13	68.88 ± 60.93
Diatom contribution to POC (%)	3 ± 2	22 ± 17

^a For parameters characterizing the whole station (DOW50, SIC, hBD, Ze, ANP at 20 m, and integrated parameters), only the stations that belonged to the same cluster both at the surface and the SCM were included in the calculation of the mean and standard deviation ($n = 15$ and 7 for clusters 1/1' and 2/2', respectively). For parameters that can take different values at the surface and the SCM (nutrient concentrations, temperature, salinity, live cell abundance, C biomass and diatom contribution to POC), we used all the stations and depths for the calculations ($n = 28$ and 15 for clusters 1/1' and 2/2', respectively). Chl a and BSi were integrated to a depth of 80 m, while ρSi and VSi were integrated to the depth at which 0.1 % of the surface PAR remained (Ze). Please see text for definition of abbreviations.

T5 (Figure 10c, d), in waters where the sea ice was at an advanced state of melting (SIC = 0.19 ± 0.36 ; DOW50 = 5 ± 9 days) and with shallower euphotic zone depths (Ze)

(Table 1). This observation is in accordance with the classical picture of an Arctic ice-edge phytoplankton bloom starting as a band along the ice edge and developing in

the wake of the melting ice (Sakshaug and Skjoldal, 1989; Perrette et al., 2011). The melting of the ice pack causes both an increase in the amount of solar irradiance at the surface and the formation of a shallow and low density layer, which is usually nutrient-replete after the winter season (Smith and Nelson, 1985; Sakshaug and Skjoldal, 1989), i.e., fulfilling all the conditions known to be critical for the onset of a bloom (Chiswell et al., 2015). Cluster 2/2' stations were also found in low-% ANP waters compared to cluster 1/1' (Table 1), indicating a preferential development in Atlantic-influenced waters at this stage. The development of cluster 2/2' diatoms to elevated abundances and biomasses resulted in a strong depletion of all nutrients, which were consumed down to detection levels at the surface of several stations, and did not exceed $0.6 \mu\text{mol L}^{-1}$ for NO_3^- , $1.4 \mu\text{mol L}^{-1}$ for H_4SiO_4 , or $0.2 \mu\text{mol L}^{-1}$ for PO_4^{3-} .

However, another scenario was also observed along the northern transects T6 and T7, where the diatom development at the ice edge was weaker. The ice-free stations 605 and 713, located in the vicinity of the ice edge, belonged to cluster 1/1' (Figure 10), which was characterized by lower Chl *a* ($40.0 \pm 36.2 \text{ mg m}^{-2}$), lower BSi concentrations ($19.0 \pm 6.8 \text{ mmol m}^{-2}$), and lower silica uptake activities ($0.7 \pm 0.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Table 1). At those two stations, nutrients were not completely exhausted by biological activity in comparison to the stations located in proximity to the ice edge on the southern transects T1–T4. The last two transects, T6 and T7, were sampled later during the melting season, enabling the icebreaker to reach ice-free waters highly influenced by Pacific waters, according to the ANP index which was equal to 40% at st. 604.5. This water mass originates from the Bering Sea and is known to enter Baffin Bay from the northern Lancaster, Jones and Smith sounds before mixing with Baffin Bay waters (Tremblay, 2002; Tang et al., 2004). The resulting Pacific-influenced waters are enriched in phosphate and orthosilicic acid relative to nitrate, and also exhibit very different T-S signatures compared to Baffin Bay waters (Figure S2). Randelhoff et al. (2019) estimated the depth of the last winter overturning, and showed it was deeper at the eastern Atlantic-influenced stations (50 m vs 34 m at the Pacific-influenced stations), where it reached the underlying nutrient reservoir. This nutrient-rich layer is shallower in the east, and thus easier to reach. Therefore, the estimated pre-bloom nitrate inventory was higher in the east vs. west (11 vs $5\text{--}6 \mu\text{mol L}^{-1}$), which may have modulated the maximum accumulation biomass and kinetic parameters such as the maximum growth rate. Perrette et al. (2011; Figure 4 therein) also pointed out that, in Baffin Bay, the bloom tends to weaken as it moves westwards. Surface Chl *a* images derived from satellite over the April–August 2016 period (Figure S8) show a similar pattern of development for the sampling period, indicating that this scenario may be common.

Most of the western stations located under the ice pack belonged to the low productive cluster 1/1'. Nevertheless, high VSi values (Table 1) were observed associated with this cluster, especially below the ice pack in the vicinity of the ice edge (stations 107, 409, and 719), indicating that the cluster 1/1' diatom assemblage was probably growing

at these stations and may have initiated the onset of the diatom bloom, although it did not have sufficient time to accumulate and/or was already subject to zooplankton grazing. Some of the easternmost stations (418, 703, and 300 at the surface) also belonged to cluster 1/1', which can be attributed to very low diatom abundances at these locations due to post-bloom conditions. Because the cluster analysis was performed on absolute abundances rather than relative abundances, stations with very low abundances tend to cluster together. This effect is particularly obvious for st. 300 at the surface, where the diatom assemblage structure was similar to that observed for cluster 2/2' (see next section for details), but belonged to cluster 1/1' due to very low cell abundances.

On certain occasions (at stations 204 and 312), the diatom bloom could extend beneath the pack ice ($\text{SIC} = 0.93$ to 1.00), 20 to 30 km away from the ice edge. Using typical open-ocean horizontal diffusivities, Randelhoff et al. (2019) concluded that this biomass was unlikely to have been advected from less ice-covered stations. Our Si uptake rate measurements tend to support their results by showing that the diatom biomass observed under the pack ice was actively silicifying. Massive blooms of diatoms have already been reported under the ice, extending sometimes more than 100 km into the ice pack (Arrigo et al., 2012; Laney & Sosik, 2014; Mundy et al., 2014), suggesting that sea ice cover is not the only factor controlling the amount of light transmitted through the ice. This amount also depends on the depth of the snowpack covering the ice (Mundy et al., 2005), the formation of melt ponds (Arrigo et al., 2014), the presence of leads in the ice pack (Assmy et al., 2017), and the presence or absence of an ice algal bloom at the bottom of the sea ice (Mundy et al., 2007). In their study, Randelhoff et al. (2019) examined the light transmittance in the upper 100 m of the water column, both at the open water and ice-covered stations sampled during the Green Edge expedition. They pointed out that light transmittance under the ice pack was lower than 0.3, whereas at the open water stations it was higher than 0.8 at the surface. However, transmittance under the ice was strong enough that even at ice concentrations close to 1, the depth of the euphotic zone (Z_e) was located between 15 and 30 m, and was almost always located below the depth of the equivalent mixed layer. These findings imply that phytoplankton growth was not disrupted by mixing out of the euphotic zone. They concluded that light transmittance was sufficient to allow net phytoplankton growth far into the ice pack (where SIC is close to 1). Although the bloom initiation probably began under the compact ice pack, it took time for the biomass to accumulate, which may explain why the peak of biomass was observed later in the melting season (Randelhoff et al., 2019).

Considering that cluster 2/2' stations were representative of the diatom bloom, the bloom lifetime can be estimated, according to DOW50 data, to last between 18 and 27 days locally. Stations 204 and 309, located in the core of the actively silicifying diatom bloom, were characterized by a DOW50 equal to -12 and 6 days, respectively (total: $12 + 6 = 18$ days of bloom), whereas at st. 102, diatoms were not silicifying anymore and DOW50 was

equal to 15 days (total: $12 + 15 = 27$ days). These lifetime estimates are in full agreement with Perrette et al. (2011) who demonstrated, using satellite ocean colour data, that half of the ice-edge blooms in the Arctic ended within 20 days. The absence of a diatom bloom at the easternmost stations of T4 (st. 418) and T7 (st. 703), which belonged to cluster 1/1', can thus be explained by the DOW50 (23 days at both stations), implying that a bloom could have begun at least 35 days before sampling, as a bloom has been found to occur as early as 12 days before SIC = 0.5. In addition, high phaeophorbide *a* concentrations were measured at st. 418, which may be evidence for intensive top-down control by grazers at this station. According to the Si:N:P molar ratios, diatom development in the ice-free Atlantic-influenced waters could be limited potentially first by nitrate in the upper 20–30 m of the water column corresponding to the euphotic layer ($Z_e = 27 \pm 8$ m), which would have caused the termination of the diatom bloom at the easternmost stations (100, 102, and 300). In response to this nutrient limitation in surface waters, Randelhoff et al. (2019) observed the Chl *a* maximum to deepen towards the east (Figure S3), staying below the nitracline and above the depth of the euphotic zone, where the compromise between availability of nutrients and light availability was optimal. Overall, these observations are in good agreement with the study of Tremblay and Gagnon (2009), who proposed that the onset of the bloom is controlled primarily by the amount of light, but that the magnitude of the annual primary production in seasonally ice-free waters is controlled mainly by the nitrogen supply.

Inside the diatom bloom: assemblage structure, biomass and taxon-specific contribution to BSi production

As detailed above, two statistically different diatom assemblages were identified from the cluster analysis (Figure 10): overall, the cluster 2/2' was associated with the core of the diatom bloom, whereas cluster 1/1' was much less productive. The cluster 1/1' assemblage (Figure 10e) was composed primarily of *Pseudo-nitzschia* spp. (mostly *P. delicatissima*), *Ceratoneis closterium*, ribbon-forming species belonging to *Fragilariopsis* spp. (mostly *F. cylindrus* and *F. oceanica*), *Fossula arctica*, and some unidentified pennate diatoms. In contrast, the cluster 2/2' assemblage was dominated by centric diatoms, primarily *Chaetoceros* spp. (mostly *C. gelidus*) and *Thalassiosira* spp. (mostly *T. antarctica* var. *borealis* and *T. gravida*), and to a lesser extent, pennate diatoms belonging to *Fragilariopsis* spp. and *Fossula arctica*. Aside from *P. delicatissima*, these species are commonly reported as the most important diatom species quantitatively during spring blooms in the Arctic (Quillfeldt, 2000; Quillfeldt, 2001; Booth et al., 2002; Poulin et al., 2011). Assemblages 1/1' and 2/2' fit into the classic successional pattern described for Arctic spring blooms: ribbon-forming pennate species blooming before centric diatoms belonging to *Chaetoceros* spp. and *Thalassiosira* spp., with *Fragilariopsis* spp. sometimes remaining for longer periods, even co-occurring with the centric diatom bloom (Quillfeldt, 2000; Booth et al., 2002; Hodal et al., 2012). The *Thalassiosira* spp. bloom is often

described as being intense and transient, and rapidly replaced by a *Chaetoceros* spp. bloom, usually dominated by *C. gelidus*, which is able to maintain its population at low nutrient levels (Booth et al., 2002). However, in our study, *Thalassiosira* spp. and *Chaetoceros* spp. were always observed as co-occurring groups.

Excluding st. 512 where we observed high abundances of the sea ice diatom *Melosira arctica*, the observed pelagic diatom bloom is unlikely to have been associated with the release of sea ice diatoms from the ice pack. Indeed, most of the species encountered in cluster 2/2' are known to be pelagic, apart from some *Fragilariopsis* species and *Fossula arctica* which, though often observed in ice cores (Quillfeldt, 2000), represented only 13% of the assemblage. Furthermore, according to ice samples that were collected in May–June of the same year at an ice camp located close to our sampling area (Massicotte et al., 2019), ice-diatom assemblages were dominated mainly by the species *Nitzschia frigida* (65% of the diatoms, $n = 6$ samples). In our samples, this species was very rare, which tends to support the view that ice diatoms were not important contributors to the pelagic bloom.

In this study, the chlorophyll c_3 pigment was also used as a proxy for *Phaeocystis* spp. biomass (Stuart et al., 2000; Antajan et al., 2004). High integrated Chl c_3 concentrations were observed at stations 512 and 615, where in addition the Chl c_3 :TChl *a* ratio was close to 0.20, which is typical of *Phaeocystis* species (Stuart et al., 2000; Antajan et al., 2004). Data from prymnesiophyte counts confirm that *Phaeocystis* spp. largely dominated the protist community at these two stations (up to 11.0×10^6 cells L^{-1}), but also at stations 204 and 207 (see Figure S6 for data on *Phaeocystis* spp. abundances). The intense subsurface peak of Chl *a* at st. 615 ($12.8 \mu g L^{-1}$ at 25m), which corresponds to the maximum recorded throughout the bay, is thus mainly associated with *Phaeocystis* spp., as diatom biomass at this station was low ($< 10.3 \mu g C L^{-1}$) and only represented 2–3% of the POC. In contrast, *Phaeocystis* spp. and diatoms appeared to bloom together at stations 204, 207 and 512. These results indicate that *Phaeocystis* spp. occurred during all stages of the bloom, from its early development under the melting sea ice (e.g., stations 204 and 207) to its middle and late development in open waters (e.g., stations 512 and 615), and was able to maintain its population in the SCM at stations where nutrients were depleted in surface waters (e.g., st. 615) well after the end of the diatom bloom. This post-bloom population maintenance can be explained by the ability of *Phaeocystis* spp. to increase NH_4 uptake capacity when nutrients are exhausted (Tungaraza et al., 2003) and to form mucilaginous colonies that are more resistant to grazing (Jakobsen and Tang, 2002), which was probably intensive at this station according to phaeophorbide *a* data. Results are in accordance with Degerlund and Eilertsen (2010) who highlighted the occurrence of *Phaeocystis* spp. at every stage of the spring bloom along the northern Norwegian coast and in the Barents Sea, co-occurring with diatoms or sometimes completely dominating the phytoplankton community. In contrast, Hodal et al. (2012) observed *Phaeocystis* spp. dominating only the post-bloom protist communities. *Phaeocystis* spp. development is also probably tightly linked with the water

masses, as this genus is known to be associated with the inflow of Atlantic water into the Arctic Ocean (Nöthig et al., 2015). The higher temperature of the Atlantic waters is assumed to promote blooms dominated by *Phaeocystis* spp. (Metfies et al., 2016; Nöthig et al., 2015).

Several studies have pointed out that cell abundance data are not sufficient to accurately explain the influence a species may have on biogeochemical cycles (Goldman, 1993; Durkin et al., 2012; Leblanc et al., 2012). When looking at their contribution to carbon biomass (Figure 10e), a different picture emerges, with centric diatoms, especially *Thalassiosira* spp., becoming the main contributor for the cluster 2/2' assemblage, but also for the cluster 1/1' assemblage which was numerically dominated by pennate diatoms. *Chaetoceros* spp. were the second most important contributors to the C biomass for the cluster 2/2'. Our results are in line with two other reports that found *Chaetoceros* spp. to dominate the total phytoplankton carbon biomass in the northern polynya of Baffin Bay and in the Chukchi Sea (Booth et al., 2002; Laney and Sosik, 2014), followed by *Thalassiosira* spp. and *Fragilariopsis* spp. (the latter only in the Chukchi Sea).

Cell species-specific biogenic silica uptake depends on cell size and morphology (Brzezinski, 1985) but also on the degree of silicification, i.e., the volume-normalized cellular silica content (Baines et al., 2010), itself related to the absolute growth rate (McNair et al., 2018). As these parameters can span many orders of magnitude among taxa, the amount of biogenic silica produced is particularly sensitive to the assemblage structure (Durkin et al., 2012). The use of the fluorescent dye PDMPO allowed quantitative measurement of newly deposited silica in individual diatom cells (McNair et al., 2015), as PDMPO is incorporated in a nearly constant ratio with biogenic silica during synthesis of the opal cell wall (Leblanc and Hutchins, 2005). The major contributors to silica production were thus found to be the larger centric species: *Thalassiosira antarctica* var. *borealis*, *T. gravida*, *Melosira arctica* resting spores, and *Chaetoceros decipiens*, even though the contribution of pennate diatoms such as *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica* and *Nitzschia frigida* increased under the pack ice. This contributory role of larger centric species is in agreement with the results of McNair et al. (2018) who demonstrated that the surface area of individual species is the dominant factor accounting for variations in silica production between taxa. Nevertheless, according to the same authors, over the longer time scale relevant to bloom dynamics, the influence of the surface area factor decreases while the growth rate becomes the main controlling factor.

Diatom functional traits associated with assemblages

Functional trait analyses are intended to capture key aspects of organism functionalities in the system (Litchman et al., 2007; Litchman and Klausmeier, 2008) and could be used as a tool to predict the response of biological communities to environmental changes (McGill et al., 2006). For each station, Figure 11 depicts the community-weighted trait mean (CWM), an index used to estimate trait variability at the community level. Overall, when comparing the diatom assemblage structure of the

two clusters, the following traits emerge for the species belonging to cluster 2/2': a higher propensity to produce resting spores and to form colonies, the property to possess extensions such as setae, and cellular processes. The dominant species of cluster 2/2' were also observed as dominant on the shelves and slope of the Labrador Sea (Fragoso et al., 2018). Through a similar trait-based approach, Fragoso et al. (2018) found that these diatoms compared to the adjacent assemblage shared unique functional traits that enable them to thrive in these waters.

Resting spore formation is a strategy to overcome unfavourable conditions such as low light levels (McQuoid and Hobson, 1996), low temperatures (Durbin, 1978), as well as iron (Sugie and Kuma, 2008) or macronutrient limitations (Kuwata and Takahashi, 1990; Oku and Kamatani, 1995; Kuwata and Takahashi, 1999). Heavily silicified resting spores are also resistant to grazing (Kuwata and Tsuda, 2005) and may play an important role in seeding the seasonal diatom bloom (McQuoid and Hobson, 1996). The fact that the propensity to form resting spores is a functional trait characterizing the blooming assemblage 2/2' could also explain (together with the differences in water masses and the pre-bloom nutrient inventory) why this assemblage did not develop at the ice edge of the stations located on the western side of the sampling area (stations 600, 604.5, 605, 519, 713 and 719). These stations are located over the deep abyssal plain (>2000 m), whereas most of the stations belonging to cluster 2/2' were located over the shallower continental shelf and slope (<550 m, except for stations 312 and 707). Over the shelf and slope, resting spores lying on the seabed since the last bloom can be brought up to the surface more easily during winter convection, as opposed to the spores lying in the deepest part of the bay. These spores would germinate the following spring and form the inoculum for the spring bloom. In this study, several centric species were found to form resting spores, including *Thalassiosira antarctica* var. *borealis* and *Melosira arctica*. The highest formation of spores was observed at station 512, with an active sporulation event of *M. arctica*, as shown by both cell counts and PDMPO staining. Although this station was not covered by the ice pack at the time of sampling, the sea ice had very recently melted (DOW50 = 3 days), which could explain the presence of *Melosira arctica* in the water column, a diatom known to grow meter-long filaments anchored on the underside of the sea ice (Boetius et al., 2013). In addition, st. 512 was characterized by the complete depletion down to detection limits of all nutrients (Si, N, P) at the surface, with the exception of NH_4 levels which remained high ($0.23 \mu\text{mol L}^{-1}$) and could indicate more intensive grazing activity. Hence, nutrient depletion together with grazing activity towards the end of the bloom would likely result in more widespread spore formation of centric species, and particularly of *M. arctica* which may be a strong contributor to both Si and C export to depth (Boetius et al., 2013).

The presence of cellular protuberances in the cluster 2/2' assemblage such as setae in *Chaetoceros* spp. and long processes in *Thalassiosira* spp. may slow the gravitational settling of large and dense cells (Nguyen et al., 2011). However, another hypothesis has been proposed

for *Chaetoceros gelidus*. This species possesses long specialized setae which can join small chains together into larger colonies (Alldredge and Gotschalk, 1989), thus enabling the colony to sink faster and to reach deeper layers where more nutrients are available and where cells are less subject to photo-oxidative effects (Booth et al., 2002).

Ribbon-forming pennate species belonging to *Fragilariopsis* spp. and *Fossula arctica* were important contributors to both communities. Although identification at the species level was not always possible under the light microscope, SEM images (Figure S1) highlighted the importance of *Fragilariopsis cylindrus*. This species is known to be found in high abundances in sea ice as well as in the water column (Quillfeldt, 2004). Its success might be explained by its high degree of phenotypic plasticity (Petrou et al., 2010; Sackett et al., 2013). The recent sequencing of its whole genome also revealed a high percentage of highly divergent alleles (24.7%) that are differentially expressed across variable environmental conditions, notably genes involved in photosynthesis, light harvesting and photoprotection (Mock et al., 2017).

Hence, our trait-based analysis demonstrated that the diatoms associated with the core of the bloom possessed specific functional traits, which may enable them to thrive under extreme and rapidly changing environments such as melting sea ice. Functional traits can be linked to the ecological niches to derive generality and predictability on species biogeography. The combination of the traditional taxonomic approach (based on names of taxa) with functional trait analysis thus can be a powerful tool for predicting the influence of climate change on diatom species biogeography (Mcgill et al., 2006).

Conclusion

During the Green Edge expedition in central Baffin Bay, the development of the diatom bloom was studied in relation with the retreat of the ice pack. A late spring–early summer diatom bloom was well established in open waters and extended 20–30 km beneath the ice pack, following the alleviation of light limitation with the retreat of sea ice towards the Canadian coast. This diatom assemblage (cluster 2/2') was strongly dominated by colonial fast-growing centric species (*Chaetoceros* spp. and *Thalassiosira* spp.) and ribbon-forming pennate species (*Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*), and was associated with high concentrations of Chl *a* and BSi, contributing on average to 22% of total POC (and up to 66%). This assemblage was found mostly over the shallow Greenland continental shelf and slope in Atlantic-influenced waters entering Baffin Bay from the south and flowing northwards along the Greenland coast. This development resulted in a near depletion of all nutrients at certain sites in surface waters, which probably induced the formation of resting spores of the colonial centric *Melosira arctica*. The diatoms composing this assemblage possessed functional traits that may enable them to thrive under these conditions such as the propensity to form large colonies and resting spores that may be exported rapidly to depth. The bloom is assumed to have lasted about 20 days, before being halted by nutrient limita-

tion and increased grazing pressure, as suggested by pigment data. A second diatom assemblage (cluster 1/1'), composed mostly of solitary or colonial pennate species (*Pseudo-nitzschia* spp., *Ceratoneis closterium*, *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*) was observed, mostly in western areas still covered by sea ice and/or more influenced by Pacific waters flowing down from the northern part of the Baffin Bay. This assemblage was associated with much less productive waters, with low biomass. It contributed on average only 3% of total POC, implying that other phytoplankton groups were dominating the bloom in these areas. Some extremely high abundances of *Phaeocystis* spp. were found to co-occur with this diatom assemblage at certain locations. Yet despite lower total Si production, this assemblage presented slightly higher specific Si uptake rates at stations located under the ice pack, probably reflecting early stages of the bloom not yet experiencing nutrient limitation.

In the context of climate change, we can expect that the predicted increase in the duration of the open water season will not directly affect the magnitude of the diatom bloom in central Baffin Bay, as the diatom development is already limited by nitrogen supply. However, with the earlier melting of the sea ice and alleviation of light limitation, the diatom bloom could occur earlier in the season. An earlier bloom would promote either trophic transfer along the food chain or carbon sinking, depending on a match or mismatch between secondary producers and the annual peak in primary production.

Data Accessibility Statement

All data are accessible at the Green Edge data base (<http://www.obs-vlfr.fr/proof/php/GREENEDGE/greenedge.php>) and will be made accessible after publication.

Supplemental files

The supplemental files for this article can be found as follows:

- **Table S1.** Linear measurements, biovolume, and carbon biomass of the taxa observed in Baffin Bay. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Table S2.** Functional trait data for the taxa observed in Baffin Bay. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Table S3.** Summary of the environmental and biological data at the 29 stations. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Table S4.** Diatoms observed in Baffin Bay during the Green Edge expedition. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Figure S1.** Selection of diatom species observed by scanning electron microscopy (SEM). DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Figure S2.** T-S diagram for all of the stations. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Figure S3.** Vertical distribution of concentrations of chlorophyll *a* and nutrients (nitrate, orthosilicic acid, and phosphate) for transect T3. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>

- **Figure S4.** Integrated nutrient concentrations over the depth of the equivalent mixed layer (hBD). DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Figure S5.** Potential limiting nutrients in rank order (most limiting first) based on nutrient ratios. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Figure S6.** Abundance of *Phaeocystis* spp. in surface waters and at the subsurface chlorophyll a maximum. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Figure S7.** Examples of actively silicifying diatoms labelled with the fluorescent dye PDMPO. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>
- **Figure S8.** Five-day composite images of satellite-derived surface chlorophyll a in Baffin Bay during April–August 2016. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382.s1>

Acknowledgements

The project is conducted under the scientific coordination of the Canada Excellence Research Chair on Remote sensing of Canada's new Arctic frontier and the CNRS & Université Laval Takuvik Joint International Laboratory (UMI3376).

We thank officers and crew of CCGS *Amundsen*, Marie-Hélène Forget and Joannie Ferland for organizing the fieldwork, and all other scientists and technicians involved in the Green Edge campaign for their contributions to fieldwork and data collection. They include in particular Pascal Guillot and the Amundsen Science Data team for the CTD data processing and quality control (UQAR-ISMER). Tonya Burgers and Brent Else kindly provided the shipboard PAR measurements. Sandrine Hillion performed the ³²Si incubation experiments. We thank I. Probert and D. Vaultot (Station Biologique de Roscoff, France) for access to their Phenom Pro Scanning Electron Microscope for species identification.

Funding information

The Green Edge project is funded by the following Canadian and French programs and agencies: the Network of Centres of Excellence ArcticNet, the Canada Foundation for Innovation (Amundsen Science), Canada's Excellence in Research Chair (CERC) program, ANR (Contract #111112), CNES (project #131425), French Arctic Initiative, Fondation Total, CSA, LEFE and IPEV (project #1164).

Competing interests

The authors have no competing interests to declare.

Author contributions

- Contributed to conception and design: AL, KL, BQ
- Contributed to acquisition of data: AL, BM, AL, JL, MP, JR, NG, PET
- Contributed to analysis and interpretation of data: AL, KL, BQ, JL
- Drafted and/or revised the article: AL, KL, BQ, BM, AL, MB, JR
- Approved the submitted version for publication: AL, KL, BQ, BM, AL, VC, MB, MP, JR, NG, PET

References

- ACIA.** 2005. Arctic climate impact assessment. Cambridge Univ. Press.
- Aldredge, AL and Gotschalk, CC.** 1989. Direct observations of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. *Deep Sea Res* **36**(2): 159–171. DOI: [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90131-3](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90131-3)
- Antajan, E, Chrétiennot-Dinet, MJ, Leblanc, C, Daro, MH and Lancelot, C.** 2004. 19'-hexanoyloxyfucoxanthin may not be the appropriate pigment to trace occurrence and fate of *Phaeocystis*: the case of *P. globosa* in Belgian coastal waters. *J Sea Res* **52**(3): 165–177. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.seares.2004.02.003>
- Ardyna, M, Babin, M, Gosselin, M, Devred, E, Rainville, L and Tremblay, JÉ.** 2014. Recent Arctic Ocean sea ice loss triggers novel fall phytoplankton blooms. *Geophys Res Lett* **41**(17): 6207–6212. DOI: <https://doi.org/10.1002/2014GL061047>
- Arrigo, KR and van Dijken, GL.** 2011. Secular trends in Arctic Ocean net primary production. *J Geophys Res* **116**(C9). DOI: <https://doi.org/10.1029/2011JC007151>
- Arrigo, KR, van Dijken, GL and Pabi, S.** 2008. Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. *Geophys Res Lett* **35**(19). DOI: <https://doi.org/10.1029/2008GL035028>
- Arrigo, KR, Perovich, DK, Pickart, RS, Brown, ZW, van Dijken, GL, Lowry, KE, Mills, MM, Palmer, MA, Balch, WM, Bahr, F, Bates, NR, Benitez-Nelson, C, Bowler, B, Brownlee, E, Ehn, JK, Frey, KE, Garley, R, Laney, SR, Lubelczyk, L, Mathis, J, Matsuoka, A, Mitchell, BG, Moore, GWK, Ortega-Retuerta, E, Pal, S, Polashenski, CM, Reynolds, RA, Schieber, B, Sosik, HM, Stephens, M and Swift, JH.** 2012. Massive phytoplankton blooms under Arctic sea ice. *Science* **336**(6087). DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1215065>
- Arrigo, KR, Perovich, DK, Pickart, RS, Brown, ZW, van Dijken, GL, Lowry, KE, Mills, MM, Palmer, MA, Balch, WM, Bates, NR, Benitez-Nelson, CR, Brownlee, E, Frey, KE, Laney, SR, Mathis, J, Matsuoka, A, Greg Mitchell, B, Moore, GWK, Reynolds, RA, Sosik, HM and Swift, JH.** 2014. Phytoplankton blooms beneath the sea ice in the Chukchi sea. *Deep Sea Res Pt II* **105**: 1–16. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.03.018>
- Assmy, P, Fernández-Méndez, M, Duarte, P, Meyer, A, Randelhoff, A, Mundy, CJ, Olsen, LM, Kauko, HM, Bailey, A, Chierici, M, Cohen, L, Doulgeris, AP, Ehn, JK, Fransson, A, Gerland, S, Hop, H, Hudson, SR, Hughes, N, Itkin, P, Johnsen, G, King, JA, Koch, BP, Koenig, Z, Kwasniewski, S, Laney, SR, Nicolaus, M, Pavlov, AK, Polashenski, CM, Provost, C, Rösel, A, Sandbu, M, Spreen, G, Smedsrud, LH, Sundfjord, A, Taskjelle, T, Tatarek, A, Wiktor, J, Wagner, PM, Wold, A, Steen, H and Granskog, MA.** 2017. Leads in Arctic pack ice enable early phytoplankton blooms below

- snow-covered sea ice. *Sci Rep* **7**: 40850. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep40850>
- Baines, SB, Twining, BS, Brzezinski, MA, Nelson, DM and Fisher, NS.** 2010. Causes and biogeochemical implications of regional differences in silicification of marine diatoms. *Glob Biogeochem Cycles* **24**(4). DOI: <https://doi.org/10.1029/2010GB003856>
- Beitsch, A, Kaleschke, L and Kern, S.** 2014. Investigating high-resolution AMSR2 sea ice concentrations during the February 2013 fracture event in the Beaufort Sea. *Remote Sens* **6**(5): 3841–3856. DOI: <https://doi.org/10.3390/rs6053841>
- Bélanger, S, Babin, M and Tremblay, JÉ.** 2013. Increasing cloudiness in Arctic dampens the increase in phytoplankton primary production due to sea ice receding. *Biogeosciences* **10**(6): 4087–4101. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-10-4087-2013>
- Boetius, A, Albrecht, S, Bakker, K, Bienhold, C, Felden, J, Fernandez-Mendez, M, Hendricks, S, Katlein, C, Lalande, C, Krumpen, T, Nicolaus, M, Peeken, I, Rabe, B, Rogacheva, A, Rybakova, E, Somavilla, R, Wenzhofer, F and RV Polarstern ARK27-3-Shipboard Science Party.** 2013. Export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. *Science* **339**(6126): 1430–1432. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1231346>
- Booth, BC, Larouche, P, Bélanger, S, Klein, B, Amiel, D and Mei, ZP.** 2002. Dynamics of *Chaetoceros socialis* blooms in the North Water. *Deep Sea Res Pt II* **49**(22–23): 5003–5025. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00175-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00175-3)
- Brzezinski, MA.** 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J Phycol* **21**(3): 347–357. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x>
- Brzezinski, MA and Phillips, DR.** 1997. Evaluation of ^{32}Si as a tracer for measuring silica production rates in marine waters. *Limnol Oceanogr* **42**(5): 856–865. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5.0856>
- BS EN 16695.** 2015. Water quality. Guidance on the estimation of phytoplankton biovolume. Available at <https://shop.bsigroup.com/ProductDetail/?pid=00000000030291480>.
- Chiswell, SM, Calil, PHR and Boyd, PW.** 2015. Spring blooms and annual cycles of phytoplankton: a unified perspective. *J Plankton Res* **37**(3): 500–508. DOI: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv021>
- Comiso, JC.** 2002. A rapidly declining perennial sea ice cover in the Arctic. *Geophys Res Lett* **29**(20). DOI: <https://doi.org/10.1029/2002GL015650>
- Cornet-Barthaux, V, Armand, L and Quéguiner, B.** 2007. Biovolume and biomass estimates of key diatoms in the Southern Ocean. *Aquat Microb Ecol* **48**: 295–308. DOI: <https://doi.org/10.3354/ame048295>
- Degerlund, M and Eilertsen, HC.** 2010. Main species characteristics of phytoplankton spring blooms in NE Atlantic and Arctic waters (68–80°N). *Estuaries Coasts* **33**(2): 242–269. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9167-7>
- Durbin, EG.** 1978. Aspects of the biology of resting spores of *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Detonula confervacea*. *Mar Biol* **45**(1): 31–37. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00388975>
- Durkin, C, Marchetti, A, Bender, S, Truong, T, Morales, R, Mock, T and Armbrust, E.** 2012. Frustule-related gene transcription and the influence of diatom community composition on silica precipitation in an iron-limited environment. *Limnol Ocean* **57**(6): 1619–1633. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.6.1619>
- Fragoso, GM, Poulton, AJ, Yashayaev, IM, Head, EJH, Johnsen, G and Purdie, DA.** 2018. Diatom biogeography from the Labrador Sea revealed through a trait-based approach. *Front Mar Sci* **5**. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00297>
- Goldman, JC.** 1993. Potential role of large oceanic diatoms in new primary production. *Deep Sea Res* **40**(1): 159–168. DOI: [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90059-C](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90059-C)
- Grasshoff, K, Kremling, K and Ehrhardt, M.** 2009. *Methods of Seawater Analysis*. John Wiley & Sons.
- Hegseth, EN and Sundfjord, A.** 2008. Intrusion and blooming of Atlantic phytoplankton species in the high Arctic. *J Mar Syst* **74**(1–2): 108–119. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.11.011>
- Hodal, H, Falk-Petersen, S, Hop, H, Kristiansen, S and Reigstad, M.** 2012. Spring bloom dynamics in Kongsfjorden, Svalbard: nutrients, phytoplankton, protozoans and primary production. *Polar Biol* **35**(2): 191–203. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1053-7>
- IPCC.** 2007. Climate change 2007: the physical science basis; contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.
- Jakobsen, H and Tang, K.** 2002. Effects of protozoan grazing on colony formation in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) and the potential costs and benefits. *Aquat Microb Ecol* **27**: 261–273. DOI: <https://doi.org/10.3354/ame027261>
- Jones, EP, Anderson, LG and Swift, JH.** 1998. Distribution of Atlantic and Pacific waters in the upper Arctic Ocean: Implications for circulation. *Geophys Res Lett* **25**(6): 765–768. DOI: <https://doi.org/10.1029/98GL00464>
- Kahru, M, Brotas, V, Manzano-Sarabia, M and Mitchell, BG.** 2011. Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic? *Glob Change Biol* **17**(4): 1733–1739. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02312.x>
- Kuwata, A and Takahashi, M.** 1990. Life-form population responses of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, to oligotrophication in regionally upwelled water. *Mar Biol* **107**(3): 503–512. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01313435>
- Kuwata, A and Takahashi, M.** 1999. Survival and recovery of resting spores and resting cells of the

- marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under fluctuating nitrate conditions. *Mar Biol* **134**(3): 471–478. DOI: <https://doi.org/10.1007/s002270050563>
- Kuwata, A and Tsuda, A.** 2005. Selection and viability after ingestion of vegetative cells, resting spores and resting cells of the marine diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, by two copepods. *J Exp Mar Biol Ecol* **322**(2): 143–151. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.02.013>
- Kwok, R, Cunningham, GF, Wensnahan, M, Rigor, I, Zwally, HJ and Yi, D.** 2009. Thinning and volume loss of the Arctic Ocean sea ice cover: 2003–2008. *J Geophys Res* **114**(C7). DOI: <https://doi.org/10.1029/2009JC005312>
- Laney, SR and Sosik, HM.** 2014. Phytoplankton assemblage structure in and around a massive under-ice bloom in the Chukchi Sea. *Deep Sea Res Pt II* **105**: 30–41. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.03.012>
- Leblanc, K, Aristegui, J, Armand, L, Assmy, P, Beker, B, Bode, A, Breton, E, Cornet, V, Gibson, J, Gosselin, M-P, Kopczynska, E, Marshall, H, Peloquin, J, Piontkovski, S, Poulton, A, Quéguiner, B, Schiebel, R, Shipe, R, Stefels, J, Leeuwe, M, Varela, M, Widdicombe, C and Yallop, M.** 2012. A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world ocean. *Earth Syst Sci Data* **4**(1): 149–165. DOI: <https://doi.org/10.5194/essd-4-149-2012>
- Leblanc, K and Hutchins, DA.** 2005. New applications of a biogenic silica deposition fluorophore in the study of oceanic diatoms. *Limnol Oceanogr Methods* **3**(10): 462–476. DOI: <https://doi.org/10.4319/lom.2005.3.462>
- Legendre, P and Legendre, L.** 2012. *Numerical Ecology*. 3. Engl. ed. Amsterdam: Elsevier. (Developments in environmental modelling; Vol. 24).
- Letelier, RM, Karl, DM, Abbott, MR and Bidigare, RR.** 2004. Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre **49**(2): 508–519. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.2.0508>
- Lind, S, Ingvaldsen, RB and Furevik, T.** 2018. Arctic warming hotspot in the northern Barents Sea linked to declining sea-ice import. *Nat Clim Change* **8**(7): 634–639. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0205-y>
- Litchman, E and Klausmeier, CA.** 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annu Rev Ecol Syst* **39**(1): 615–639. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>
- Litchman, E, Klausmeier, CA, Schofield, OM and Falkowski, PG.** 2007. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. *Ecol Lett* **10**(12): 1170–1181. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01117.x>
- Lovejoy, C, Legendre, L, Martineau, MJ, Bâcle, J and Quillfeldt, CH von.** 2002. Distribution of phytoplankton and other protists in the North Water. *Deep Sea Res Pt II* **49**(22–23): 5027–5047. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00176-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00176-5)
- Maslanik, J, Stroeve, J, Fowler, C and Emery, W.** 2011. Distribution and trends in Arctic sea ice age through spring 2011. *Geophys Res Lett* **38**(13). DOI: <https://doi.org/10.1029/2011GL047735>
- Massicotte, P, Amiriaux, R, Amyot, M-P, Archambault, P, Ardyna, M, Arnaud, L, Artigue, L, Aubry, C, Ayotte, P, Bécu, G, Bélanger, S, Benner, R, Bittig, HC, Bricaud, A, Brossier, É, Bruyant, F, Chauvaud, L, Christiansen-Stowe, D, Claustre, H, Cornet-Barthaux, V, Coupel, P, Cox, C, Delaforge, A, Dezutter, T, Dimier, C, Dominé, F, Dufour, F, Dufresne, C, Dumont, D, Ehn, J, Else, B, Ferland, J, Forget, M-H, Fortier, L, Galí, M, Galindo, V, Gallinari, M, Garcia, N, Gériques-Ribeiro, C, Gourdau, M, Gourvil, P, Goyens, C, Grondin, P-L, Guillot, P, Guilmette, C, Houssais, M-N, Joux, F, Lacour, L, Lacour, T, Lafond, A, Lagunas, J, Lalande, C, Laliberté, J, Lambert-Girard, S, Larivière, J, Lavaud, J, Le Gall, F, LeBaron, A, Leblanc, K, Legras, J, Lemire, M, Lévasseur, M, Leymarie, E, Leynaert, A, Lopes dos Santos, A, Lourenço, A, Mah, D, Marec, C, Marie, D, Martin, N, Marty, C, Marty, S, Massé, G, Matsuoka, A, Matthes, L, Moriceau, B, Muller, P-E, Mundy, CJ, Neukermans, G, Oziel, L, Panagiotopoulos, C, Pangazi, J-J, Picard, G, Picheral, M, Pinczon du Sel, F, Pogorzelec, N, Probert, I, Queguiner, B, Raimbault, P, Ras, J, Rehm, E, Reimer, E, Rontani, J-F, Rysgaard, S, Saint-Béat, B, Sampei, M, Sansoulet, J, Schmidt, S, Sempéré, R, Sévigny, C, Shen, Y, Tragin, M, Tremblay, J-É, Vaultot, D, Verin, G, Vivier, F, Vladoiu, A, Whitehead, J and Babin, M.** 2019. Green Edge ice camp campaigns: understanding the processes controlling the under-ice Arctic phytoplankton spring bloom. *Earth Syst Sci Data Discuss*, 1–42 (in press). DOI: <https://doi.org/10.5194/essd-2019-160>
- Mcgill, B, Enquist, B, Weiher, E and Westoby, M.** 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* **21**(4): 178–185. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McNair, HM, Brzezinski, MA and Krause, JW.** 2015. Quantifying diatom silicification with the fluorescent dye, PDMPO. *Limnol Oceanogr Methods* **13**(10): 587–599. DOI: <https://doi.org/10.1002/lom3.10049>
- McNair, HM, Brzezinski, MA, Till, CP and Krause, JW.** 2018. Taxon-specific contributions to silica production in natural diatom assemblages. *Limnol Oceanogr* **63**(3): 1056–1075. DOI: <https://doi.org/10.1002/lno.10754>
- McQuoid, MR and Hobson, LA.** 1996. Diatom resting stages. *J Phycol* **32**(6): 889–902. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00889.x>

- Metfies, K, von Appen, WJ, Kiliyas, E, Nicolaus, A and Nöthig, EM.** 2016. Biogeography and photosynthetic biomass of Arctic marine pico-eukaryotes during summer of the record sea ice minimum 2012. In: Vopel, KC (ed.), *PLOS ONE* **11**(2): e0148512. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148512>
- Mock, T, O'tillar, RP, Strauss, J, McMullan, M, Paajanen, P, Schmutz, J, Salamov, A, Sanges, R, Toseland, A, Ward, BJ, Allen, AE, Dupont, CL, Frickenhaus, S, Maumus, F, Veluchamy, A, Wu, T, Barry, KW, Falciatore, A, Ferrante, MI, Fortunato, AE, Glöckner, G, Gruber, A, Hipkin, R, Janech, MG, Kroth, PG, Leese, F, Lindquist, EA, Lyon, BR, Martin, J, Mayer, C, Parker, M, Quesneville, H, Raymond, JA, Uhlig, C, Valas, RE, Valentin, KU, Worden, AZ, Armbrust, EV, Clark, MD, Bowler, C, Green, BR, Moulton, V, van Oosterhout, C and Grigoriev, IV.** 2017. Evolutionary genomics of the cold-adapted diatom *Fragilariopsis cylindrus*. *Nature* **541**(7638): 536–540. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature20803>
- Mundy, CJ, Barber, DG and Michel, C.** 2005. Variability of snow and ice thermal, physical and optical properties pertinent to sea ice algae biomass during spring. *J Mar Syst* **58**(3–4): 107–120. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.07.003>
- Mundy, CJ, Ehn, JK, Barber, DG and Michel, C.** 2007. Influence of snow cover and algae on the spectral dependence of transmitted irradiance through Arctic landfast first-year sea ice. *J Geophys Res* **112**(C3). DOI: <https://doi.org/10.1029/2006JC003683>
- Mundy, CJ, Gosselin, M, Gratton, Y, Brown, K, Galindo, V, Campbell, K, Levasseur, M, Barber, D, Papakyriakou, T and Bélanger, S.** 2014. Role of environmental factors on phytoplankton bloom initiation under landfast sea ice in Resolute Passage, Canada. *Mar Ecol Prog Ser* **497**: 39–49. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps10587>
- Nelson, DM, Smith, WO, Muench, RD, Gordon, LI, Sullivan, CW and Husby, DM.** 1989. Particulate matter and nutrient distributions in the ice-edge zone of the Weddell Sea: relationship to hydrography during late summer. *Deep Sea Res* **36**(2): 191–209. DOI: [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90133-7](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90133-7)
- Nguyen, H, Karp-Boss, L, Jumars, PA and Fauci, L.** 2011. Hydrodynamic effects of spines: A different spin. *Limnol Oceanogr Fluids Environ* **1**(1): 110–119. DOI: <https://doi.org/10.1215/21573698-1303444>
- Nöthig, E-M, Bracher, A, Engel, A, Metfies, K, Niehoff, B, Peeken, I, Bauerfeind, E, Cherkasheva, A, Gäbler-Schwarz, S, Hardge, K, Kiliyas, E, Kraft, A, Mebrahtom Kidane, Y, Lalande, C, Piontek, J, Thomisch, K and Wurst, M.** 2015. Summer-time plankton ecology in Fram Strait—a compilation of long- and short-term observations. *Polar Res* **34**(1): 23349. DOI: <https://doi.org/10.3402/polar.v34.23349>
- Oku, O and Kamatani, A.** 1995. Resting spore formation and phosphorus composition of the marine diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under various nutrient conditions. *Mar Biol* **123**(2): 393–399. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00353630>
- Paasche, E.** 1973. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. *Mar Biol* **19**(2): 117–126. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00353582>
- Pabi, S, van Dijken, GL and Arrigo, KR.** 2008. Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006. *J Geophys Res* **113**(C8). DOI: <https://doi.org/10.1029/2007JC004578>
- Perrette, M, Yool, A, Quartly, GD and Popova, EE.** 2011. Near-ubiquity of ice-edge blooms in the Arctic. *Biogeosciences* **8**(2): 515–524. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-8-515-2011>
- Petrou, K, Hill, R, Brown, CM, Campbell, DA, Doblin, MA and Ralph, PJ.** 2010. Rapid photoprotection in sea-ice diatoms from the East Antarctic pack ice. *Limnol Oceanogr* **55**(3): 1400–1407. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.3.1400>
- Poulin, M, Daugbjerg, N, Gradinger, R, Ilyash, L, Ratkova, T and Quillfeldt, CH von.** 2011. The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and sea-ice unicellular eukaryotes: a first-attempt assessment. *Mar Biodivers* **41**(1): 13–28. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12526-010-0058-8>
- Quillfeldt, CH von.** 2000. Common diatom species in Arctic spring blooms: Their distribution and abundance. *Bot Mar* **43**(6). DOI: <https://doi.org/10.1515/BOT.2000.050>
- Quillfeldt, CH von.** 2001. Identification of some easily confused common diatom species in Arctic spring blooms. *Bot Mar* **44**(4). DOI: <https://doi.org/10.1515/BOT.2001.048>
- Quillfeldt, CH von.** 2004. The diatom *Fragilariopsis cylindrus* and its potential as an indicator species for cold water rather than for sea ice. *Vie Milieu* **54**: 137–143.
- Ragueneau, O and Tréguer, P.** 1994. Determination of biogenic silica in coastal waters: applicability and limits of the alkaline digestion method. *Mar Chem* **45**(1–2): 43–51. DOI: [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(94\)90090-6](https://doi.org/10.1016/0304-4203(94)90090-6)
- Randelhoff, A, Fer, I and Sundfjord, A.** 2017. Turbulent upper-ocean mixing affected by meltwater layers during Arctic summer. *J Phys Oceanogr* **47**(4): 835–853. DOI: <https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0200.1>
- Randelhoff, A, Oziel, L, Massicotte, P, Bécu, G, Galí, M, Lacour, L, Dumont, D, Vladioiu, A, Marec, C, Bruyant, F, Houssais, M-N, Tremblay, J-É, Deslongchamps, G and Babin, M.** 2019. The evolution of light and vertical mixing across a phytoplankton ice-edge bloom. *Elem Sci Anth* **7**(1): 20. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.357>
- Ras, J, Claustre, H and Uitz, J.** 2008. Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the

- Subtropical South Pacific Ocean: comparison between in situ and predicted data. *Biogeosciences* **5**(2): 353–369. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-5-353-2008>
- Redfield, AC, Ketchum, BH and Richards, FA.** 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. *The Sea*, 26–77. New York.
- Reid, PC, Johns, DG, Edwards, M, Starr, M, Poulin, M and Snoeijs, P.** 2007. A biological consequence of reducing Arctic ice cover: arrival of the Pacific diatom *Neodenticula seminae* in the North Atlantic for the first time in 800,000 years. *Glob Change Biol* **13**(9): 1910–1921. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01413.x>
- Ricchiuzzi, P, Yang, S, Gautier, C and Sowle, D.** 1998. SBDART: A research and teaching software tool for plane-parallel radiative transfer in the Earth's atmosphere. *Bull Am Meteorol Soc* **79**(10): 2101–2114. DOI: [https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1998\)079<2101:SARATS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1998)079<2101:SARATS>2.0.CO;2)
- Rysgaard, S, Nielsen, TG and Hansen, BW.** 1999. Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. *Mar Ecol Prog Ser* **179**: 13–25. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps179013>
- Sackett, O, Petrou, K, Reedy, B, De Grazia, A, Hill, R, Doblin, M, Beardall, J, Ralph, P and Heraud, P.** 2013. Phenotypic plasticity of Southern Ocean diatoms: Key to success in the sea ice habitat? *PLoS ONE* **8**(11). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081185>
- Sakshaug, E.** 2004. Primary and secondary production in the Arctic seas. In: Stein, R and MacDonald, RW (eds.), *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*, 57–81. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-18912-8_3
- Sakshaug, E and Skjoldal, HR.** 1989. Life at the ice edge. *Ambio* **18**(1): 8.
- Smayda, TJ.** 1978. From phytoplankton to biomass. In: Sournia, A (ed.), *Phytoplankton Manual*, 273–279. Repr. Paris: Unesco.
- Smith, WO and Nelson, DM.** 1985. Phytoplankton bloom produced by a receding tce edge in the Ross Sea: Spatial Coherence with the Density Field. *Science* **227**(4683): 163–166. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.227.4683.163>
- Steinacher, M, Joos, F, Frolicher, TL, Bopp, L, Cadule, P, Cocco, V, Doney, SC, Gehlen, M, Lindsay, K and Moore, JK.** 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* **7**(3). DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-7-979-2010>
- Stroeve, J, Holland, MM, Meier, W, Scambos, T and Serreze, M.** 2007. Arctic sea ice decline: Faster than forecast. *Geophys Res Lett* **34**(9). DOI: <https://doi.org/10.1029/2007GL029703>
- Stuart, V, Sathyendranath, S, Head, E, Platt, T, Irwin, B and Maass, H.** 2000. Bio-optical characteristics of diatom and prymnesiophyte populations in the Labrador Sea. *Mar Ecol Prog Ser* **201**: 91–106. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps201091>
- Sugie, K and Kuma, K.** 2008. Resting spore formation in the marine diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* under iron- and nitrogen-limited conditions. *J Plankton Res* **30**(11): 1245–1255. DOI: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn080>
- Tang, CCL, Ross, CK, Yao, T, Petrie, B, DeTracey, BM and Dunlap, E.** 2004. The circulation, water masses and sea-ice of Baffin Bay. *Prog Oceanogr* **63**(4): 183–228. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.09.005>
- Tréguer, P, Lindner, L, van Bennekom, AJ, Leynaert, A, Panouse, M and Jacques, G.** 1991. Production of biogenic silica in the Weddell-Scotia Seas measured with ³²Si. *Limnol Oceanogr* **36**(6): 1217–1227. DOI: <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.6.1217>
- Tremblay, J-É.** 2002. Impact of the large-scale Arctic circulation and the North Water Polynya on nutrient inventories in Baffin Bay. *J Geophys Res* **107**(C8). DOI: <https://doi.org/10.1029/2000JC000595>
- Tremblay, J-É and Gagnon, J.** 2009. The effects of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: a perspective on climate change. In: Nihoul, JCJ and Kostianoy, AG (eds.), *Influence of Climate Change on the Changing Arctic and Sub-Arctic Conditions*, 73–93. Dordrecht: Springer Netherlands. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9460-6_7
- Tungaraza, C, Rousseau, V, Brion, N, Lancelot, C, Gichuki, J, Baeyens, W and Goeyens, L.** 2003. Contrasting nitrogen uptake by diatom and *Phaeocystis*-dominated phytoplankton assemblages in the North Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* **292**(1): 19–41. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00145-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00145-X)
- Utermöhl, H.** 1931. Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Plankton. (Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons.): Mit 4 Abbildungen im Text. *SIL Proc 1922–2010* **5**(2): 567–596. DOI: <https://doi.org/10.1080/03680770.1931.11898492>
- Vancoppenolle, M, Bopp, L, Madec, G, Dunne, J, Ilyina, T, Halloran, PR and Steiner, N.** 2013. Future Arctic Ocean primary productivity from CMIP5 simulations: Uncertain outcome, but consistent mechanisms. *Glob Biogeochem Cycles* **27**(3): 605–619. DOI: <https://doi.org/10.1002/gbc.20055>
- Wang, M and Overland, JE.** 2009. A sea ice free summer Arctic within 30 years? *Geophys Res Lett* **36**(7). DOI: <https://doi.org/10.1029/2009GL037820>
- Wang, Q, Wekerle, C, Danilov, S, Koldunov, N, Sidorenko, D, Sein, D, Rabe, B and Jung, T.** 2018. Arctic sea ice decline significantly contributed to the unprecedented liquid freshwater accumulation in the Beaufort Gyre of the Arctic Ocean. *Geophys Res Lett* **45**(10): 4956–4964. DOI: <https://doi.org/10.1029/2018GL077901>

- Ward, JH.** 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J Am Stat Assoc* **58**(301): 236–244. DOI: <https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>
- Wassmann, P, Carroll, J and Bellerby, RGJ.** 2008. Carbon flux and ecosystem feedback in the northern Barents Sea in an era of climate change: An introduction. *Deep Sea Res Pt II* **55**(20–21): 2143–2153. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.05.025>
- Wassmann, P, Duarte, CM, Agustí, S and Sejr, MK.** 2011. Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem. *Glob Change Biol* **17**(2): 1235–1249. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02311.x>
- Wassmann, P, Ratkova, T, Andreassen, I, Vernet, M, Pedersen, G and Rey, F.** 1999. Spring bloom development in the marginal ice zone and the central Barents Sea. *Mar Ecol* **20**(3–4): 321–346. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.1999.2034081.x>

How to cite this article: Lafond, A, Leblanc, K, Quéguiner, B, Moriceau, B, Leynaert, A, Cornet, V, Legras, J, Ras, J, Parenteau, M, Garcia, N, Babin, M and Tremblay, J-É. 2019. Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay. *Elem Sci Anth*, 7: 44. DOI: <https://doi.org/10.1525/elementa.382>

Domain Editor-in-Chief: Jody W. Deming, School of Oceanography, University of Washington, US

Associate Editor: Christine Michel, Fisheries and Oceans Canada, Freshwater Institute, CA

Knowledge Domain: Ocean Science

Part of an *Elementa* Special Feature: Green Edge

Submitted: 04 February 2019

Accepted: 20 October 2019

Published: 13 November 2019

Copyright: © 2019 The Author(s). This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited. See <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.



Elem Sci Anth is a peer-reviewed open access journal published by University of California Press.



Supplemental material

Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay

Augustin Lafond¹, Karine Leblanc¹, Bernard Quéguiner¹, Brivaela Moriceau², Aude Leynaert²,
Véronique Cornet¹, Justine Legras¹, Joséphine Ras⁴, Marie Parenteau³, Nicole Garcia¹, Marcel Babin³,
Jean-Éric Tremblay³.

¹ Aix-Marseille Univ., Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM110, Marseille, 13288, France

² Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR CNRS 6539, Institut Universitaire
Européen de la Mer, Technopole Brest-Iroise, Plouzané, France

³ Takuvik Joint International Laboratory, Laval University (Canada), CNRS, FR; Département de
biologie et Québec-Océan, Université Laval, Québec, CA

⁴ Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, CNRS, IMEV, Laboratoire d'Océanographie de
Villefranche UMR7093, 06230, Villefranche-sur-mer, France

Correspondance : Augustin Lafond (augustin.lafond@gmail.com)

Table S1: Linear measurements, biovolume, and carbon biomass of the taxa observed in Baffin Bay^a

Genus and species	n	D (µm)	PA (µm)	AA (µm)	TA (µm)	Shape	Mean volume (µm ³)	Mean carbon biomass (pg cell ⁻¹)
<i>Attheya</i> spp.	20	- ^b	4.3–22.4 [10.7]	3.5–12.2 [6.2]	2.8–9.7 [5.0]	Elliptical cylinder	236	28
<i>Bacterosira bathyomphala</i>	12	19.5–22.8 [21.0]	11.6–27.3 [16.9]	-	-	Cylinder	5 959	329
<i>C. decipiens</i>	18	-	16.8–36.2 [23.6]	18.3–70.5 [39.6]	14.1–54.3 [30.5]	Elliptical cylinder	24 836	973
<i>C. gelidus</i> (<i>C. socialis</i>)	18	-	4.6–13.7 [8.8]	4.2–10.5 [6.0]	2.1–5.3 [3.0]	Elliptical cylinder	123	17
<i>Eucampia groenlandica</i>	19	-	25.5–70.9 [40.4]	10.9–15.6 [13.3]	4.4–6.2 [5.3]	Elliptical cylinder	2 269	158
<i>Leptocylindrus danicus</i>	4	7.8–11.0 [8.8]	58.2–62.3 [60.8]	-	-	Cylinder	3 792	233
<i>Melosira arctica</i> (cell + spore)	22	18.7–26.5 [22.0]	18.6–29.8 [25.0]	-	-	Cylinder	9 839	482
<i>Porosira glacialis</i>	7	32.4–52.9 [44.2]	12.6–30.6 [20.9]	-	-	Cylinder	33 298	1 216
<i>Rhizosolenia hebetata</i> var. <i>hebetata/semispina</i>	3	13.5–21.3 [18.4]	589.0–850.0 [727.5]	-	-	Cylinder	210 852	4 946
<i>Thalassiosira anguste-lineata</i>	11	32.7–45.6 [39.4]	13.3–24.8 [19.0]	-	-	Cylinder	24 176	954
<i>T. antarctica</i> var. <i>borealis</i> (spore) ^c	10	-	-	-	-	Cylinder	7 067	374
<i>T. antarctica</i> var. <i>borealis/gravida</i> (cell)	20	16.0–42.0 [29.7]	14.9–29.1 [19.8]	-	-	Cylinder	14 722	654
<i>T. hyalina</i>	11	29.5–46.3 [39.7]	11.9–17.5 [15.1]	-	-	Cylinder	19 397	807
<i>T. nordenskiöldii</i>	22	15.3–19.9 [19.8]	12.2–22.4 [16.0]	-	-	Cylinder	5 062	291
<i>Pauliella taeniata</i>	41	-	6.0–13.8 [9.1]	16.8–40.0 [28.3]	4.9–11.6 [8.2]	Elliptical cylinder	1 709	127
<i>Ceratoneis closterium</i>	60	2.1–5.8 [3.7]	52.3–221.0 [96.6]	-	-	Spindle	671	63
<i>Entomoneis</i> spp.	7	-	17.5–41.7 [28.1]	49.2–182.6 [91.9]	9.8–36.5 [18.4]	Elliptical cylinder	53 535	1 745
<i>Fossula arctica</i>	23	-	5.0–9.0 [7.0]	11.0–29.0 [16.9]	2.3–6.1 [3.6]	Elliptical cylinder	355	39
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	41	-	1.0–5.0 [2.2]	4.0–42.0 [10.8]	1.0–5.0 [2.2]	Cuboid x 0.9	75	12
<i>F. oceanica</i>	24	-	3.3–8.0 [4.8]	12.0–29.0 [18.6]	2.8–8.0 [4.4]	Elliptical cylinder	346	38
<i>Fragilariopsis</i> spp. (10-20)	18	-	3.9–8.2 [6.5]	10.3–20.0 [15.3]	2.6–5.0 [3.8]	Elliptical cylinder	325	36
<i>Fragilariopsis</i> spp. (> 50)	18	-	3.5–6.6 [5.6]	21.9–57.8 [41.3]	5.4–14.3 [10.3]	Elliptical cylinder	2 034	145
<i>Gyrosigma / Pleurosigma</i> spp.	19	-	10.2–29.9 [20.8]	87.7–183.0 [131]	10.2–29.9 [20.8]	Elliptical cylinder	46 894	1 578
<i>Membraneis</i> spp.	4	-	33.7–37.8 [36.2]	66.9–82 [73.3]	22.3–27.3 [24.4]	Elliptical cylinder	51 014	1 682
<i>Navicula septentrionalis</i>	20	-	5.9–10.9 [9.1]	21.1–30.2 [28.1]	5.9–10.9 [9.1]	Elliptical cylinder	1 919	139
<i>N. vanhoffenii</i>	19	-	6.4–16.5 [9.4]	29.8–64.7 [48.3]	6.4–16.5 [9.4]	Lanceolate cylinder x 0.85	2 696	180
<i>Navicula</i> spp. (20-50)	17	-	4.0–10.3 [7.6]	22.1–48.2 [36.5]	4.7–12.1 [8.9]	Elliptical cylinder	2 239	156
<i>Navicula</i> spp. (>50)	26	-	5.9–19.9 [11.1]	51.8–86.0 [62.7]	6.9–23.4 [13.0]	Elliptical cylinder	7 947	409
<i>Nitzschia frigida</i>	46	-	3.8–9.6 [6.5]	44.9–93 [61.0]	7.6–19.2 [13.1]	Lanceolate cylinder	3 631	226
<i>N. promare</i>	10	-	4.4–6.3 [5.3]	36.1–44.9 [40.6]	8.8–12.6 [10.6]	Prism on parallelogram-base x 1.15	1 361	107
<i>Nitzschia</i> spp. (>50)	15	-	2.7–11.7 [5.8]	61.5–205.0 [113.5]	5.3–23.4 [11.7]	Prism on parallelogram-base x 1.15	6 316	344
<i>Plagiotropis</i> spp.	7	-	10.6–23.2 [19.1]	38.3–68.9 [58.9]	10.6–19 [16.3]	Prism on parallelogram-base x 1.15	11 377	538
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	55	-	1.3–3.4 [2.0]	40.1–86.0 [73.4]	1.8–4.5 [2.7]	Prism on parallelogram-base x 0.7	144	19
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	48	-	2.3–5.9 [3.9]	48.5–87.4 [65.7]	3.0–7.8 [5.2]	Prism on parallelogram-base x 0.7	495	50
<i>Synedropsis hyperborea</i>	23	-	1.5–4.6 [2.8]	22.4–68.5 [44.1]	1.9–5.9 [3.6]	Elliptical cylinder	376	40

^a Range and mean (in brackets) are indicated together for the linear measurements. Shapes were used to estimate a mean volume from linear dimensions. The carbon biomass was estimated from the mean volume of each taxon. n = number of observations; D = diameter; PA = perivalvar axis; AA = apical axis; TA = transapical axis.

^b The absence of measurements is due to the shape of the cell (e.g. for cylindrical cells, only D and PA are necessary to calculate the biovolume, whereas for elliptical cylinders three measurements are needed).

^c Since *Thalassiosira antarctica* var. *borealis* resting spores were usually observed within the cell, the ratio between the surface of the spore and the surface of the cell was measured to derive the biovolume of the spores ($S_{\text{spore}} = 0.48 \times S_{\text{cell}}$; n = 10).

Table S2: Functional trait data for the taxa observed in Baffin Bay^a

Taxa	Quantitative			Binary ^b		Continuous (grading from 0-1) ^b		
	ESD ^c	S/V ^c	T _{opt} ^d	IBP ^d	Spikes	Silicified	Spores	Colonies
<i>Attheya septentrionalis/A. longicornis</i>	8	1.00	2.00	1.00	1.00	0.00	0.00	0.5
<i>Bacterosira bathyomphala</i>	22	0.30	4.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00
<i>Chaetoceros gelidus</i>	6	1.24	8.00	0.00	1.00	0.00	1.00	1.00
<i>Chaetoceros decipiens</i>	36	0.18	14.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00
<i>Ceratoneis closterium</i>	11	0.83	9.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.0
<i>Eucampia groelandica</i>	16	0.57	4.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	5	1.26	5.00	1.00	0.00	1.00	0.00	1.00
<i>F. oceanica</i>	9	0.85	5.00	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00
<i>Fossula arctica</i>	9	0.90	5.00	1.00	0.00	1.00	1.00	1.00
<i>Leptocylindrus danicus</i>	19	0.48	28.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.50
<i>Navicula vanhoeffenii</i>	17	0.58	4.00	0.00	0.00	0.50	0.00	1.00
<i>N. septentrionalis</i>	15	0.49	4.00	0.00	0.00	0.50	1.00	1.00
<i>Pauliella taeniata</i>	15	0.52	4.00	0.00	0.00	0.50	1.00	1.00
<i>Nitzschia frigida</i>	19	0.25	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00	1.00
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	10	0.57	23.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
<i>P. delicatissima</i>	7	1.14	23.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
<i>Rhizosolenia hebetata</i> f. <i>semispina</i>	74	0.20	10.00	0.00	1.00	1.00	0.50	0.50
<i>Thalassiosira antarctica</i> var. <i>borealis</i>	30	0.22	13.00	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>T. nordenskiöldii</i>	21	0.32	13.00	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>T. hyalina</i>	33	0.22	2.00	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Melosira arctica</i>	27	0.25	5.00 ^e	1.00 ^f	0.00	1.00	1.00	1.00

^a Abbreviations refer to: ESD, equivalent spherical diameter; S/V, surface area to volume ratio; T_{opt}, optimal temperature for growth; IBP, ability to produce ice-binding proteins. ‘Spikes’ refers to the presence or not of long, sharp projections such as setae, spines, horns and cellular processes. ‘Silicified’ refers to the degree of silicification, qualitatively based on examination of SEM images. ‘Spores’ refers to the propensity to form resting spores. ‘Colonial’ refers to the ability to form colonies.

^b Binary and continuous traits were coded using a ‘fuzzy code’ (Chevene et al., 1994), which allows species to exhibit a trait to a certain degree. Continuous traits were arbitrarily scaled to a value between 0 and 1 (i.e., lowest (= 0), intermediate (0.5), and highest (= 1) probability of species having that trait).

^c ESD and S/V data come from this study. Other traits data were retrieved from Fragoso et al. (2018) who conducted an extensive literature search for diatom species ecological strategies, life history and morphological traits. Details about the traits and how they are encoded can also be found in Fragoso et al. (2018). We added the species *Melosira arctica* (see the bibliography below) which was observed in our study, but not in Fragoso et al. (2018).

^d As it was difficult to find informations for the traits T_{opt} and IBP for every species, some species were grouped based on trait similarities (i.e., cell morphology; e.g., *Thalassiosira antarctica* var. *borealis* and *T. nordenskiöldii* are both highly silicified, form colonies, share similar shape, and produce resting spores) and one single value for T_{opt} and IBP was given to the species belonging to the same group.

^e The optimal temperature for *Melosira arctica* growth was found in Spilling and Markager (2008).

^f The ability of *Melosira arctica* to produce ice-binding proteins was highlighted by Krembs et al. (2011).

Table S3: Summary of the environmental and biological data at the 29 stations^a

Metadata				Environmental data										Biological data								
Station	Longitude	Latitude	Date of sampling	Depth of the SCM (m)	DOW50 (d)	SIC	hBD (m)	Ze (m)	ANP (%)	[NO ₃ ⁻] (mmol m ⁻²)	[H ₄ SiO ₄] (mmol m ⁻²)	[PO ₄ ³⁻] (mmol m ⁻²)	[Chl <i>a</i>] (mg m ⁻²)	[BSi] (mmol m ⁻²)	[Chl <i>c3</i>] (mg m ⁻²)	[Phaeo <i>a</i>] (mg m ⁻²)	[pSi] (mmol m ⁻² d ⁻¹)	[VSi] (d ⁻¹)	Abundance (cells L ⁻¹)		C Biomass (µg C L ⁻¹)	
																			Surface	SCM	Surface	SCM
100	-56.79	68.499	2016-06-09	40	15	0.00	29	41	11.8	0.0	17.6	2.1	34.7	32.7	5.0	8.0	0.6	1.5	33 800	34 480	5.4	9.4
102	-57.48	68.497	2016-06-10	40	15	0.00	41	33	7.2	4.0	42.1	5.0	90.2	45.6	11.1	14.3	0.3	0.6	-	47 960	-	16.7
107	-59.18	68.498	2016-06-11	- ^b	-15	0.97	21	13	9.6	50.2	85.7	7.6	63.3	16.3	3.8	3.8	1.2	5.1	-	-	-	-
110	-60.17	68.534	2016-06-12	-	-23	1.00	26	21	20.7	145.1	137.0	17.4	29.7	15.4	2.2	1.7	0.7	3.3	-	-	-	-
115	-61.36	68.456	2016-06-13	30	-20	0.93	24	31	63.0	103.6	244.5	22.5	12.9	10.3	1.3	1.0	0.4	3.4	24 696	1 764	1.4	0.5
201	-59.95	68.633	2016-06-14	40	-18	0.98	26	31	21.0	151.7	151.9	17.6	34.7	20.5	3.0	1.5	0.6	2.3	19 656	13 356	3.7	1.5
204	-59.26	68.708	2016-06-15	15	-12	0.93	18	22.5	10.7	25.2	31.9	4.8	66.9	35.4	3.6	6.0	1.9	2.1	915 594	463 680	93.6	122.7
207	-58.53	68.794	2016-06-16	15	6	0.41	14	22.5	1.6	0.8	23.1	1.7	77.3	61.2	6.3	6.2	1.7	1.5	78 627	119 448	26.5	55.5
300	-56.79	68.999	2016-06-17	44	31	0.00	38	-	9.4	7.5	35.2	5.1	100.7	58.4	17.4	12.2	2.0	3.2	16 128	34 776	6.8	9.3
309	-58.74	69.000	2016-06-18	15	2	0.00	19	29.5	2.2	1.7	19.0	1.3	73.6	63.4	3.4	5.1	3.0	2.1	256 536	429 015	36.2	56.5
312	-59.56	69.012	2016-06-19	15	-8	1.00	18	15.8	17.7	49.3	72.7	8.3	44.3	32.3	3.7	4.3	2.2	3.8	18 900	86 436	3.4	16.5
318	-60.95	69.007	2016-06-20	-	-6	0.99	21	27.5	24.4	110.0	111.3	14.1	29.5	18.4	3.0	1.5	0.5	2.2	8 920	-	1.2	-
324	-62.36	68.996	2016-06-21	20	-20	1.00	25	21.5	41.6	95.8	178.5	19.1	38.3	15.4	2.9	1.6	0.7	3.5	48 132	27 468	5.7	2.9
403	-61.60	68.031	2016-06-25	-	-17	0.86	26	40.5	44.3	139.3	222.2	22.6	5.5	7.9	0.4	0.7	0.3	3.5	18 680	-	1.2	-
405	-61.08	68.094	2016-06-26	-	-9	1.00	21	-	44.3	89.9	176.1	16.7	-	11.5	-	-	-	-	-	-	-	-
409	-59.99	68.106	2016-06-26	-	-14	1.00	15	27	17.2	42.0	87.3	9.8	43.2	17.4	3.2	1.9	1.1	4.5	30 000	-	4.2	-
413	-58.97	68.123	2016-06-27	30	-2	0.77	21	-	9.3	28.9	51.3	6.4	30.9	30.6	2.0	11.6	-	-	21 672	18 900	7.1	2.5
418	-57.77	68.114	2016-06-28	30	23	0.00	18	43	2.9	0.8	12.3	2.0	21.4	25.8	1.6	4.5	0.8	3.7	1 008	1 764	0.1	0.1
507	-59.12	70.009	2016-06-30	12	8	0.00	15	20	10.2	3.8	6.3	3.1	100.5	74.6	1.4	18.9	2.4	1.8	623 952	610 344	149.0	210.0
512	-60.36	70.003	2016-07-01	15	3	0.00	11	21	4.3	2.7	7.0	1.0	127.4	79.6	16.9	5.5	1.9	1.4	204 624	483 840	70.3	135.7
519	-62.42	70.017	2016-07-02	-	-2	0.84	14	34.5	25.8	61.3	108.8	8.8	14.2	9.7	0.9	1.5	-	-	-	-	-	-
600	-63.99	70.511	2016-07-03	-	-10	0.91	21	28	45.3	46.6	149.8	13.0	36.3	17.3	2.6	2.5	-	-	61 680	-	8.0	-
605	-62.52	70.503	2016-07-04	20	0	0.17	17	41.5	24.5	37.7	124.4	9.6	28.9	13.6	1.5	1.5	-	-	30 492	43 848	5.9	2.4
615	-59.52	70.499	2016-07-05	30	12	0.00	16	30.5	11.0	0.0	20.2	1.6	164.4	27.2	35.5	5.9	1.4	3.8	8 064	30 744	2.4	10.3
604.5	-62.63	70.502	2016-07-06	-	2	0.00	15	44.5	40.3	21.2	84.9	8.2	26.4	15.2	1.0	2.0	0.4	2.1	-	-	-	-
703	-58.72	69.500	2016-07-07	35	23	0.00	18	52	9.0	61.4	47.4	7.6	36.7	29.7	2.2	2.5	-	-	18 396	10 584	10.5	1.3
707	-59.80	69.512	2016-07-08	35	10	0.00	16	32.5	20.2	0.7	9.6	3.1	71.9	40.6	7.1	4.4	-	-	184 968	39 312	25.3	2.6
713	-61.58	69.501	2016-07-09	20	6	0.00	15	30.5	27.5	3.2	36.0	4.4	40.2	20.9	4.1	1.7	-	-	13 608	7 812	1.6	0.4
719	-63.23	69.501	2016-07-10	21	-2	0.60	16	26	50.8	31.6	129.4	10.4	48.0	15.0	2.1	2.5	0.8	3.5	27 216	105 840	5.7	9.5

^a Pigments and BSi data were integrated down to 80 m, because at that depth, almost all Chl *a* profiles were sufficiently close to 0 indicating that no significant biomass was missed. Nutrients were integrated down to the depth of the equivalent mixed layer hBD; pSi and VSi were integrated down to the depth at which 0.1 % of the surface PAR remained.

^b Data not presented or not available. The depth of the SCM is only shown for the stations where diatoms were counted at the depth of the subsurface chlorophyll *a* maximum. pSi, and VSi were not measured at all of the 29 stations, explaining the missing data.

Table S4: Diatoms observed in Baffin Bay during the Green Edge expedition^a

	A	A max	Occ. (%)
Centrics			
<i>Attheya longicornis</i>	2 761	35 784	63
<i>A. septentrionalis</i>	239	1 983	35
<i>Bacterosira bathyomphala</i>	99	1 640	12
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	6	273	2
<i>C. borealis</i>	92	3 024	5
<i>C. concavicornis</i>	82	3 528	2
<i>C. cf. debilis</i>	3 198	76 104	19
<i>C. decipiens</i>	1 916	20 870	47
<i>C. gelidus</i>	42 013	526 742	40
<i>Chaetoceros</i> spp. (<10µm)	601	9 480	14
<i>Chaetoceros</i> spp. (10-20µm)	372	5 544	23
<i>Chaetoceros</i> spp. (20-50µm)	534	5 544	33
<i>Chaetoceros</i> spp. (hypnospores)	6	252	2
<i>Coscinodiscus cf. centralis</i>	12	504	2
<i>cf. Dactyliosolen</i> spp.	29	1 260	2
<i>Eucampia groenlandica</i>	1 085	8 568	35
<i>Leptocylindrus danicus</i>	316	10 584	9
<i>Melosira arctica</i>	441	5 040	16
<i>M. arctica</i> spores	5 060	124 488	33
<i>Porosira glacialis</i>	136	2 016	21
<i>Rhizosolenia hebetata</i> var. <i>hebetata</i>	6	252	2
<i>R. hebetata</i> var. <i>semispina</i>	24	504	12
<i>Skeletonema costatum</i> -like species	59	2 520	2
<i>Thalassiosira anguste-lineata</i>	107	1 640	12
<i>T. antarctica</i> var. <i>borealis</i> (spores)	106	3 024	9
<i>T. bioculata</i> (cells + spores)	35	504	9
<i>T. antarctica</i> var. <i>borealis/gravida</i>	7 721	68 040	51
<i>T. hyalina</i>	581	9 576	16
<i>T. nordenskiöldii</i>	2 216	18 574	37
<i>Thalassiosira</i> spp. (5-10µm)	23	756	5
<i>Thalassiosira</i> spp. (10-20µm)	1 130	12 096	56
<i>Thalassiosira</i> spp. (20-50µm)	4 330	58 968	74
<i>Thalassiosira</i> spp. (>50µm)	583	9 576	42
Centric Diatoms spp. (2-10µm)	211	5 600	9
Centric Diatoms spp. (10-20µm)	129	2 520	21
Centric Diatoms spp. (20-50µm)	288	2 016	35
Centric Diatoms spp. (>50µm)	32	522	12
Pennates			
<i>Pauliella taeniata</i>	199	7 560	5
<i>Ceratoneis closterium</i>	7 051	75 096	95
<i>Entomoneis</i> spp.	216	4 040	26
<i>Fossula arctica</i>	1 979	41 832	16
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	637	15 876	21
<i>F. oceanica</i> (cells)	2 877	65 520	14
<i>F. oceanica</i> (spores)	680	29 232	2
<i>Fragilariopsis</i> spp. (10-20µm)	8 553	231 861	35
<i>Fragilariopsis</i> spp. (20-50µm)	2 058	30 720	28
<i>Gyrosigma</i> / <i>Pleurosigma</i> spp.	30	504	14
<i>Licmophora</i> spp.	12	504	2
<i>Membraneis</i> spp.	8	120	9
<i>Navicula pelagica</i>	61	1 855	5
<i>N. septentrionalis</i>	798	14 112	14
<i>N. vanhoeffenii</i>	49	1 600	5
<i>Navicula</i> spp. (20-50µm)	725	8 064	42
<i>Navicula</i> spp. (>50µm)	204	2 520	30
<i>Nitzschia frigida</i>	1 993	30 744	30
<i>N. promare</i>	55	1 080	9
<i>Nitzschia</i> spp. (20-50µm)	19	504	7
<i>Nitzschia</i> spp. (>50µm)	28	252	21
<i>Pseudogomphonema arcticum</i> ^b	-	-	-
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	6 645	83 160	91
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	299	2 920	26
<i>Synedropsis hyperborea</i>	321	5 200	21
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	4	120	5
Pennate Diatoms spp. (10-20µm)	3 305	45 864	70
Pennate Diatoms spp. (20-50µm)	3 128	17 136	91
Pennate Diatoms spp. (>50µm)	926	7 056	53

^a Abbreviations refer to: A, mean abundance (cells L⁻¹); A_{max}, maximum abundance (cells L⁻¹); Occ. (%), number of samples in which the taxon occurred in percent of all samples.

^b Observed under SEM only.

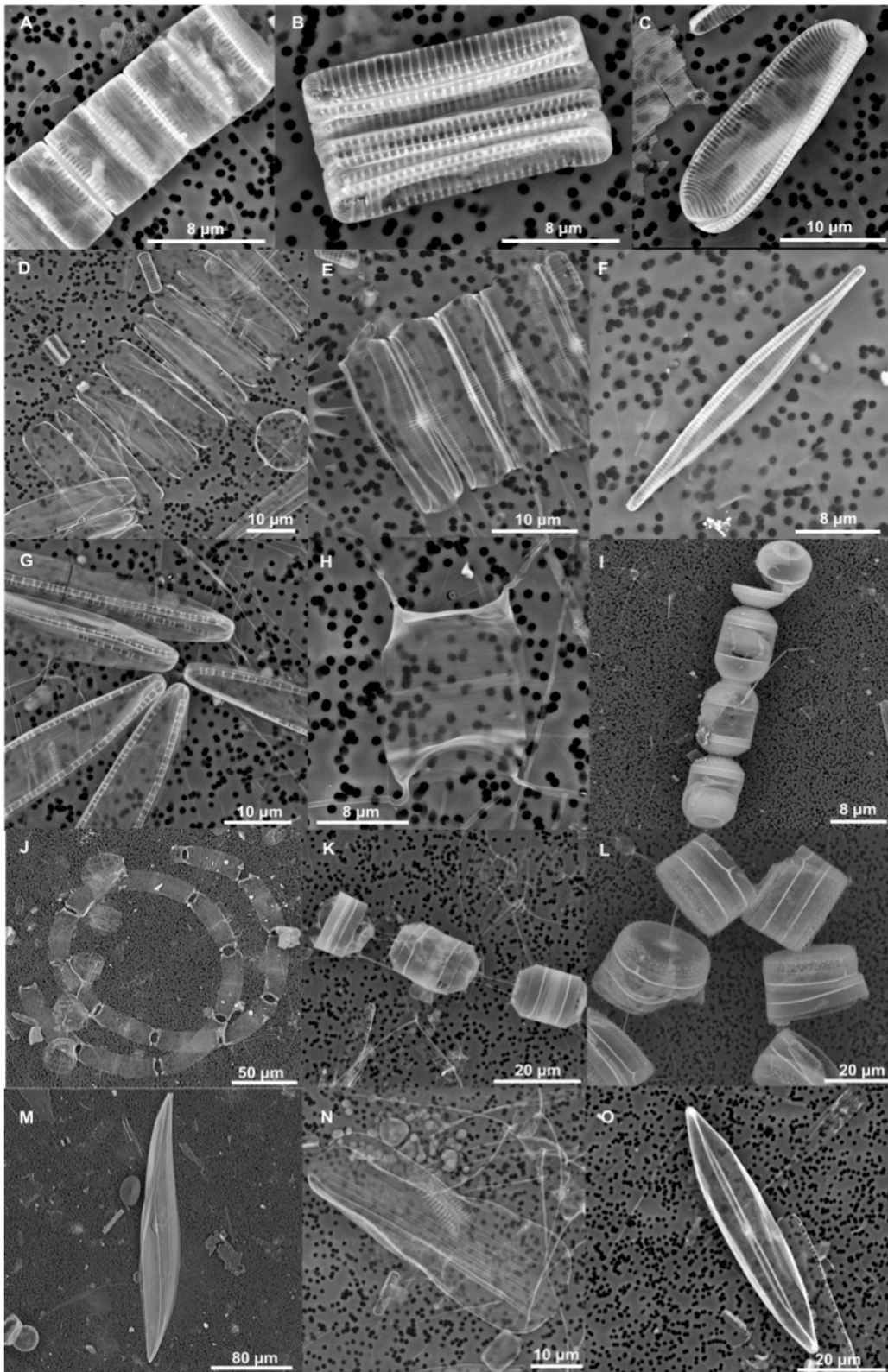


Figure S1: Selection of diatom species observed by scanning electron microscopy (SEM)

Three samples (from stations 409, 507, and 600) were examined by SEM to help identify the diversity of species prior to counting under a light microscope. (A) *Fossula arctica*, (B) *Fragilariopsis cylindrus*, (C) *Fragilariopsis oceanica*, (D) *Navicula vanhoeffenii*, (E) *Pauliella taeniata*, (F) *Synedropsis hyperborea*, (G) *Nitzschia frigida*, (H) *Chaetoceros gelidus*, (I) *Melosira arctica*, (J) *Eucampia groenlandica*, (K) *Thalassiosira nordenskiöldii*, (L) *Thalassiosira antarctica* var. *borealis*, (M) *Pleurosigma* sp., (N) *Entomoneis* sp., and (O) *Navicula* sp.

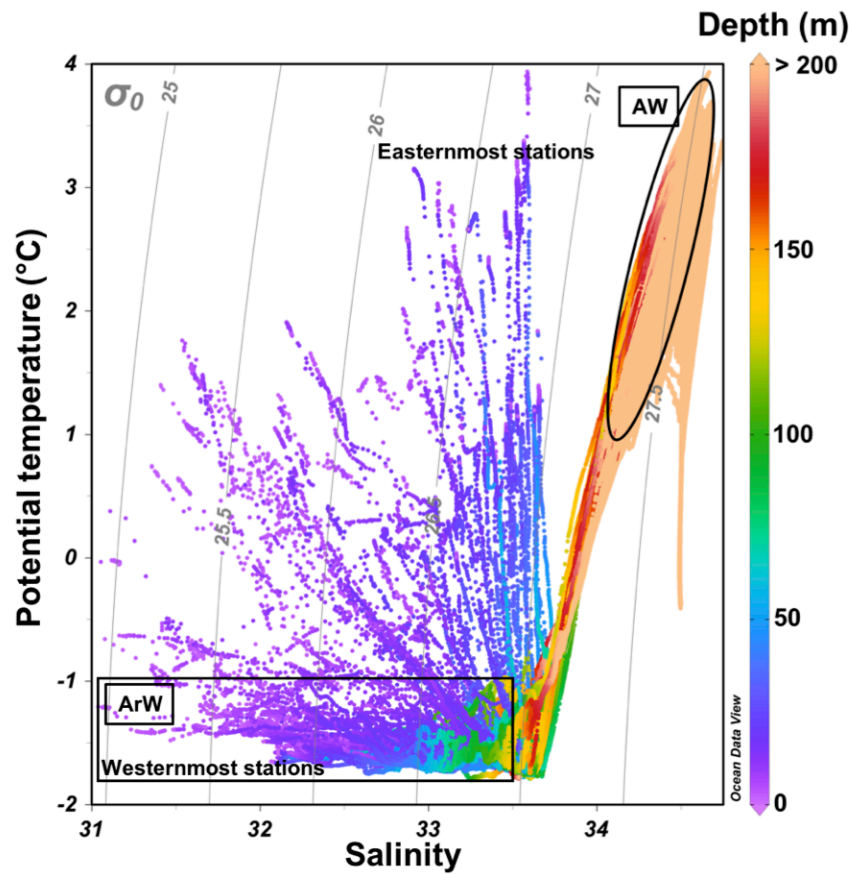


Figure S2: T-S diagram for all of the stations

Grey lines represent the isopycnal lines. According to the water masses defined by Tang et al. (2004) and modified by Randelhoff et al. (2019), we identify the Arctic waters (ArW) by $T < -1^\circ\text{C}$ and $S < 33.5 \text{ g kg}^{-1}$, and the Atlantic waters (AW) by $T > 1^\circ\text{C}$ and $S > 34 \text{ g kg}^{-1}$. In ArW, we calculated an ANP signature $> 20 \%$ (up to 60%), whereas in AW, ANP $< 10\%$. The T-S diagrams are clearly different between the westernmost and easternmost stations, especially in first 50 m, showing the west-east gradient in water masses.

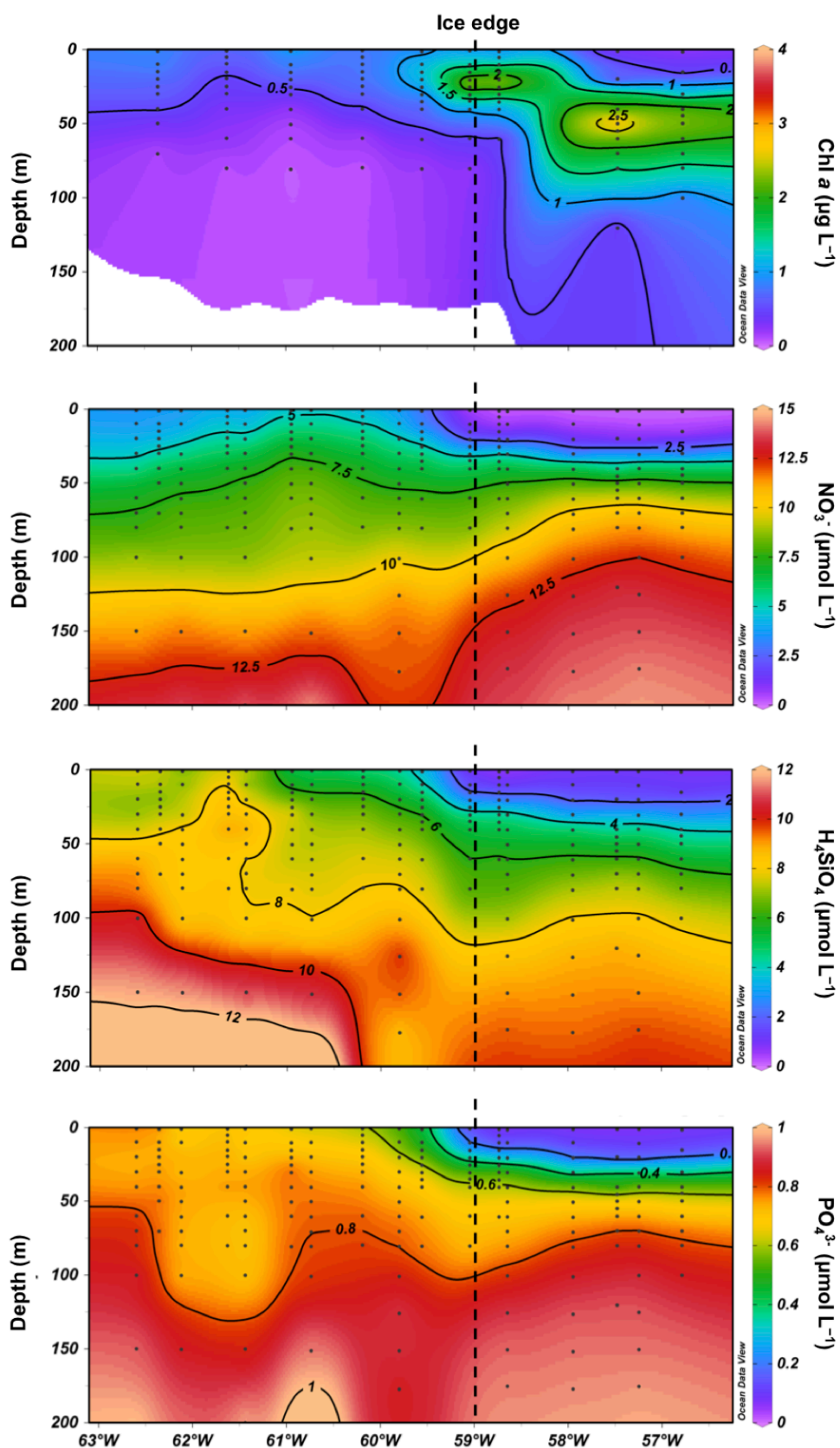


Figure S3: Vertical distribution of concentrations of chlorophyll *a* and nutrients (nitrate, orthosilicic acid, and phosphate) for transect T3

Transect T3 is shown, as it well represents nutrient distributions observed on other transects. The vertical dashed line at 59°W corresponds to the location of the ice edge (SIC = 0.5).

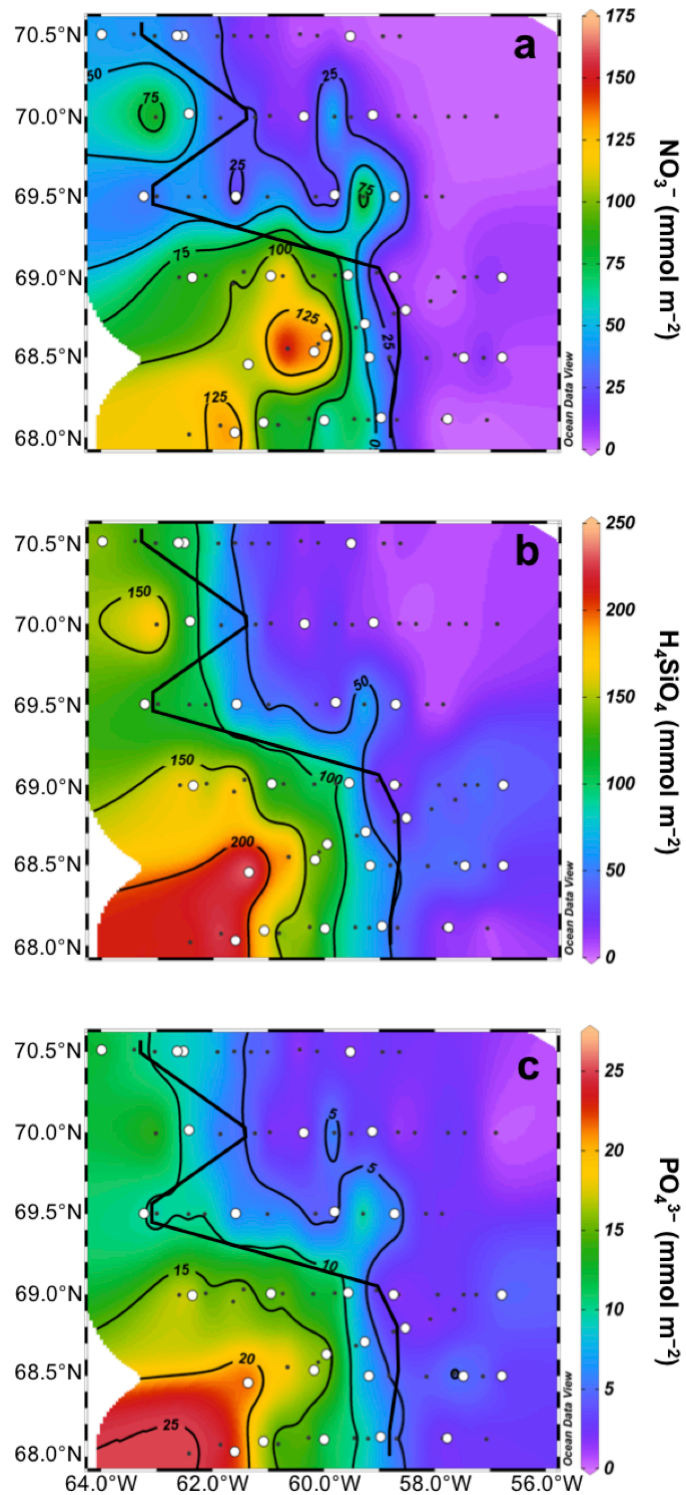


Figure S4: Integrated nutrient concentrations over the depth of the equivalent mixed layer (hBD)

The following nutrient are presented: nitrate (a), orthosilicic acid (b), phosphate (c). The dashed black lines correspond to the ice edge (SIC = 0.5).

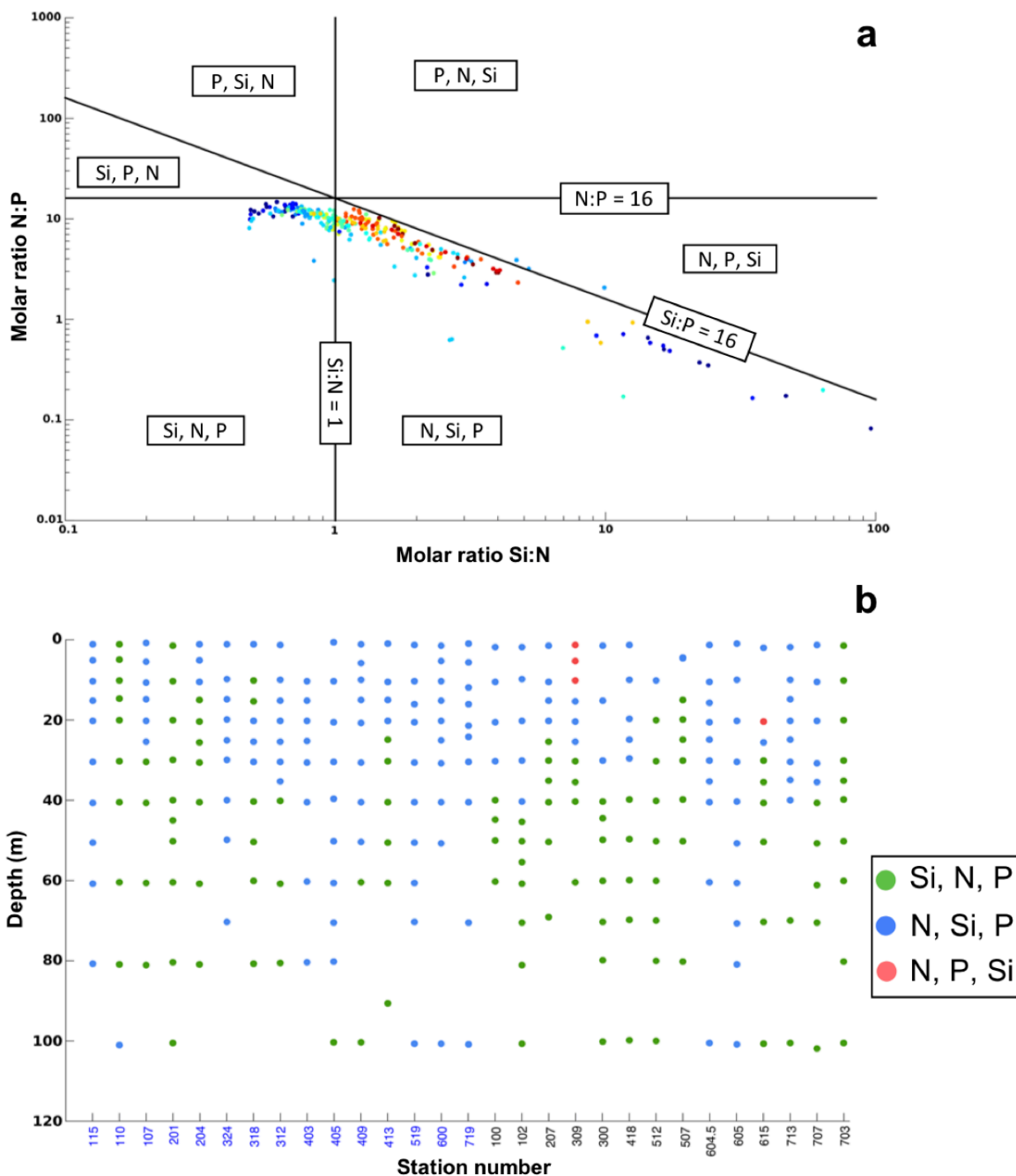


Figure S5: Potential limiting nutrients in rank order (most limiting first) based on nutrient ratios

a) Si:N:P molar ratios for all data collected between the surface and 120-m depth. In each area, as delimited by the Redfield et al. (1963) and Brzezinski (1985) ratios (Si:N:P = 16:16:1), the potential limiting nutrients are reported in rank order, with the most limiting nutrient listed first. Data points are colored according to station longitude, with blue circles corresponding to easternmost stations and red circles to westernmost stations. (b) Synthesis depiction by depth and station of the potential limiting nutrients color-coded to indicate rank order (see inset box). The station numbers for ice-covered locations are indicated in blue on the bottom axis.

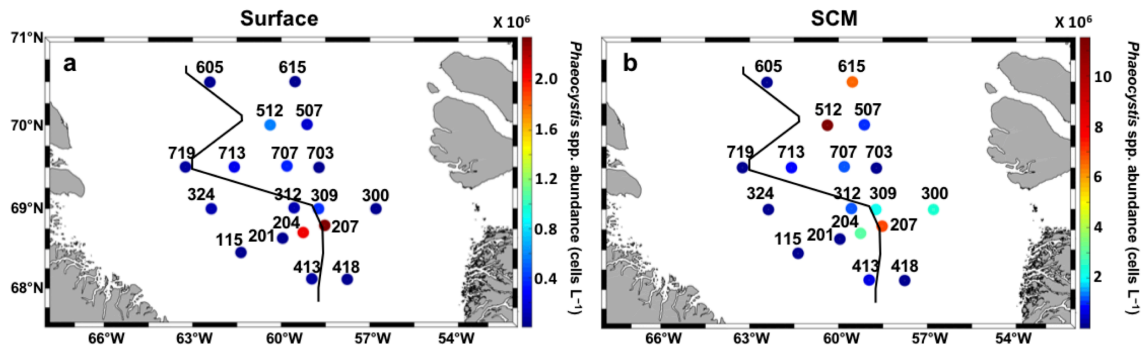


Figure S6: Abundance of *Phaeocystis* spp. in surface waters and at the subsurface chlorophyll *a* maximum

Color-coded abundance of *Phaeocystis* spp. in surface waters (a) and at the subsurface chlorophyll *a* maximum (SCM) (b). The dashed black lines indicate the ice edge (SIC = 0.5).

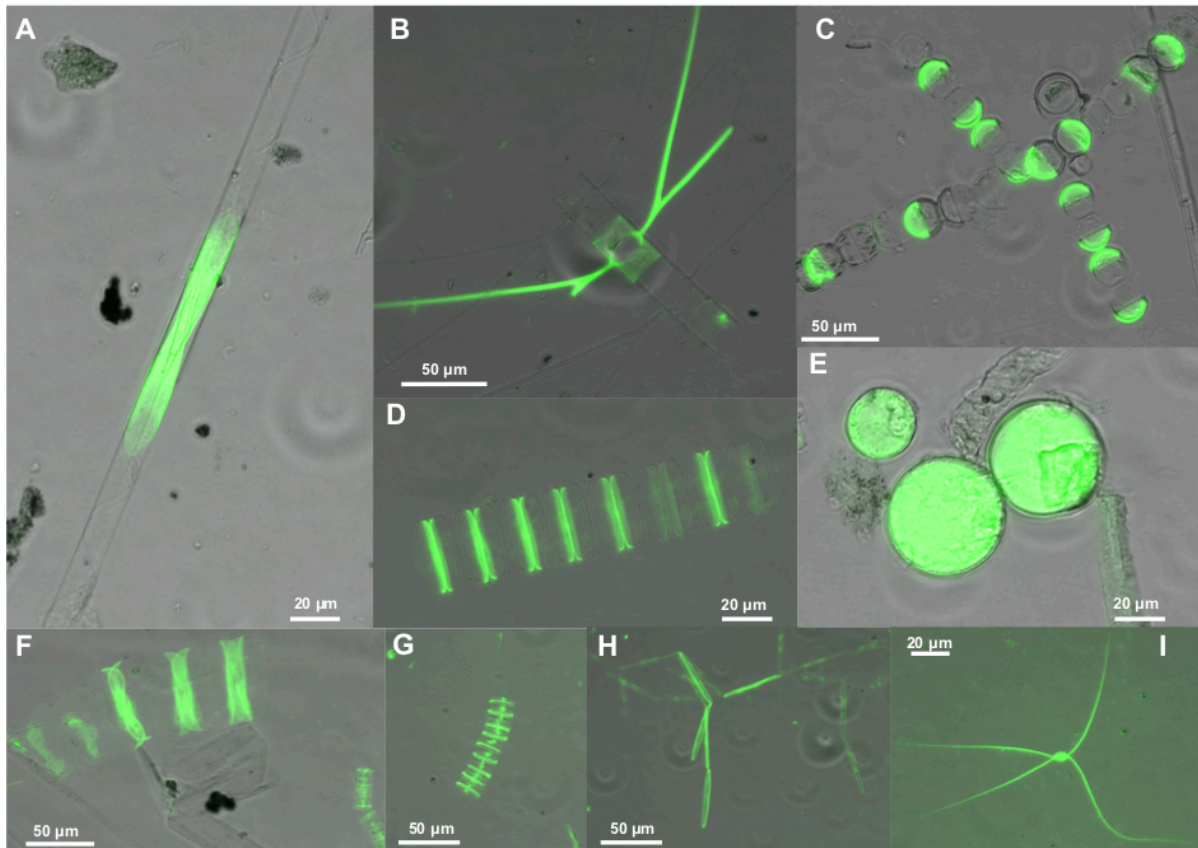


Figure S7: Examples of actively silicifying diatoms labelled with the fluorescent dye PDMPO

Micrographs are composites of epifluorescent and light microscopy images. (A) *Rhizosolenia hebetata* var. *semispina*, (B) *Chaetoceros decipiens*, (C) *Melosira arctica* spores, (D) *Navicula vanhoeffenii*, (E) *Thalassiosira antarctica* var. *borealis*, (F) *Entomoneis* sp., (G) *Fragilariopsis* sp., (H) *Nitzschia frigida*, and (I) *Chaetoceros* sp.

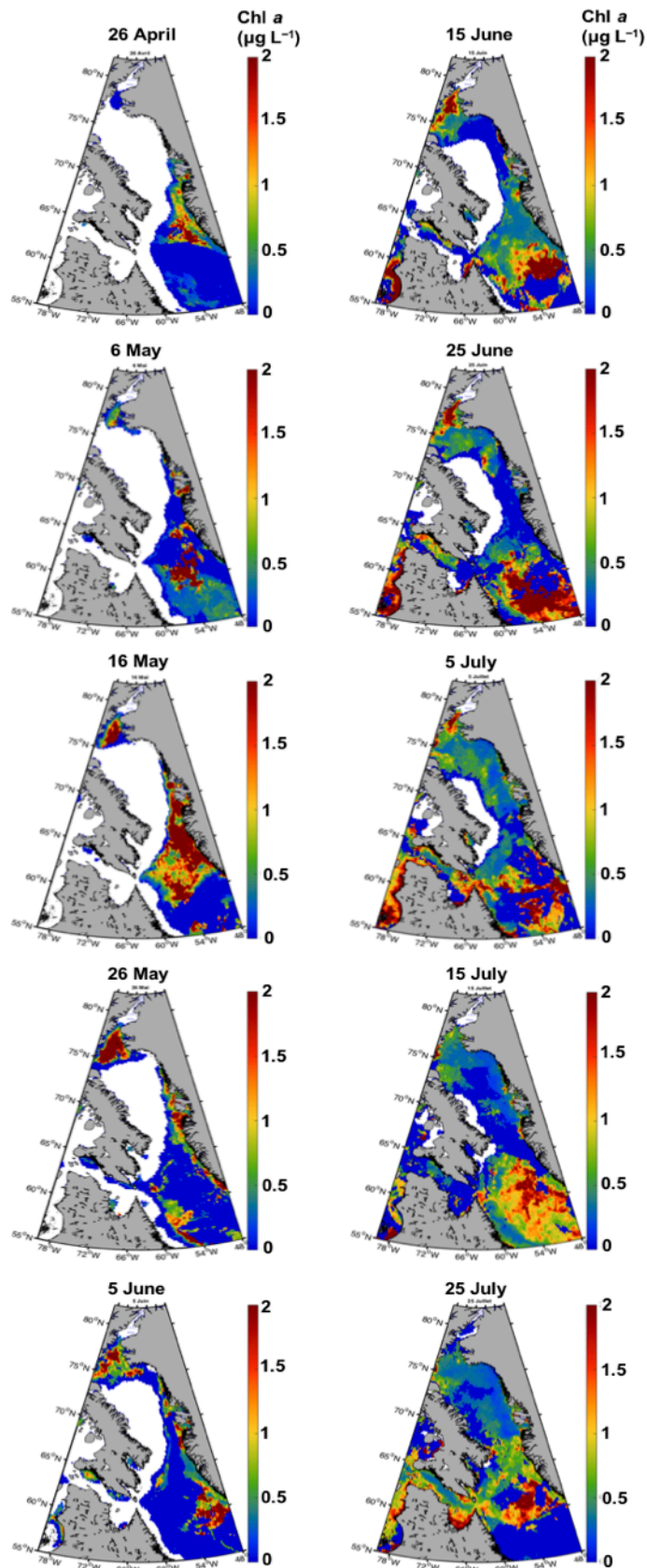


Figure S8: Five-day composite images of satellite-derived surface chlorophyll *a* in Baffin Bay during April–August 2016

The white area in these MODIS level 3 products corresponds to locations where sea ice concentration was > 0.5 .

References

- Brzezinski MA. 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J Phycol* **21**(3): 347–357. doi: 10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x
- Chevene Fran, Doleadec S, Chessel D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshw Biol* **31**(3): 295–309. doi: 10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x
- Fragoso GM, Poulton AJ, Yashayaev IM, Head EJH, Johnsen G, Purdie DA. 2018. Diatom Biogeography From the Labrador Sea Revealed Through a Trait-Based Approach. *Front Mar Sci* **5**. doi: 10.3389/fmars.2018.00297
- Krembs, C., Eicken, H., Deming, J.W., 2011. Exopolymer alteration of physical properties of sea ice and implications for ice habitability and biogeochemistry in a warmer Arctic. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 3653–3658. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100701108>
- Randelhoff A, Oziel L, Massicotte P, Bécu G, Galí M, Lacour L, Dumont D, Vladioiu A, Marec C, Bruyant F, et al. 2019. The evolution of light and vertical mixing across a phytoplankton ice-edge bloom. *Elem Sci Anth* **7**(1): 20. doi: 10.1525/elementa.357
- Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. *The Sea*: 26–77. New York.
- Spilling, K., Markager, S., 2008. Ecophysiological growth characteristics and modeling of the onset of the spring bloom in the Baltic Sea. *J. Mar. Syst.* 73, 323–337. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.10.012>
- Tang CCL, Ross CK, Yao T, Petrie B, DeTracey BM, Dunlap E. 2004. The circulation, water masses and sea-ice of Baffin Bay. *Prog Oceanogr* **63**(4): 183–228. doi: 10.1016/j.pocean.2004.09.005

3.3. Structure des communautés planctoniques

Les abondances absolues des différents groupes planctoniques sont représentées sur la Figure 3-1. Les principaux groupes observés durant la campagne Green Edge sont *Phaeocystis* spp., les diatomées, ainsi que des flagellés non identifiés.

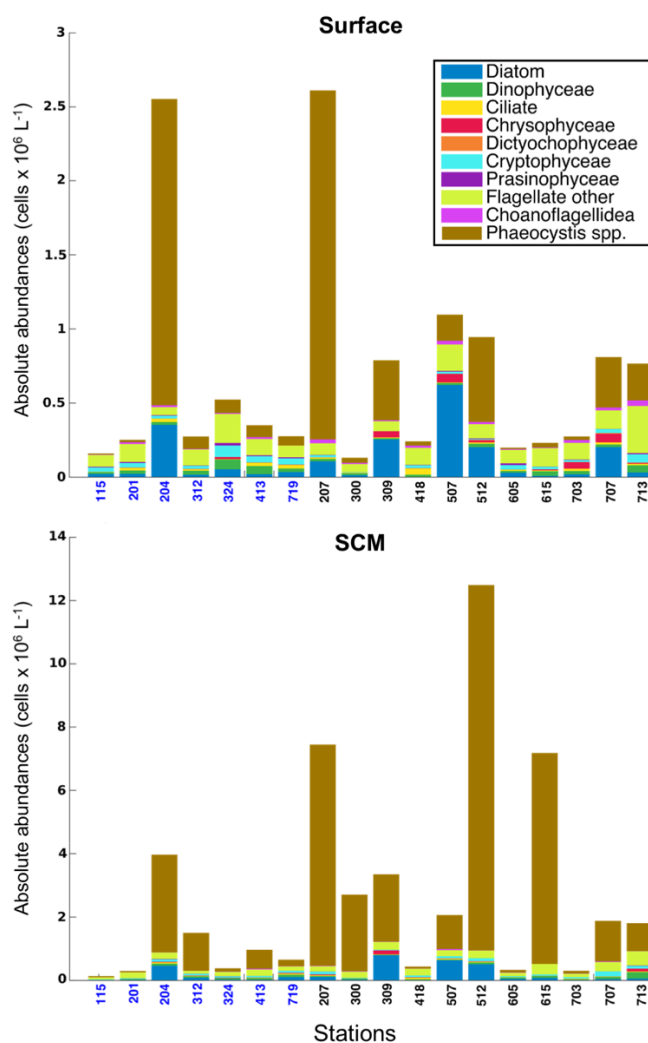


Figure 3-1: Principaux groupes planctoniques observés en surface et au niveau du *SCM* durant la campagne Green Edge.

Les stations indiquées en bleu sont celles recouvertes par la banquise ($SIC > 0,5$). Les abondances sont indiquées en nombre de cellules par litre.

À certaines stations, des abondances extrêmement élevées de *Phaeocystis* spp. ont été mesurées, jusqu'à $2,4 \times 10^6$ cellules L^{-1} en surface (station 207), et $11,5 \times 10^6$ cellules L^{-1} au niveau du *SCM* (station 512). Des abondances élevées ont aussi été rapportées aux stations 204, 309, 512, 707, et 713, en surface et au niveau du *SCM*. À ces stations, les diatomées centriques forment également un bloom, ce qui suggère une co-occurrence des deux groupes. Aux stations 300 et 615, *Phaeocystis* spp. est abondant au niveau du *SCM*

uniquement, alors que les diatomées sont quasi absentes. Ces deux stations sont situées à l'extrémité est des transects, dans des eaux épuisées en nutriments et caractérisées par un *DOW50* élevé, ce qui suggère que *Phaeocystis* spp. est capable de se développer en profondeur, bien après la fin du bloom de diatomées.

3.4. État physiologique des diatomées et rapports élémentaires

Le pourcentage de frustules vides (Figure 3-2) couvre une large gamme de valeurs, ce qui suggère que l'état physiologique des diatomées varie de manière importante entre les stations.

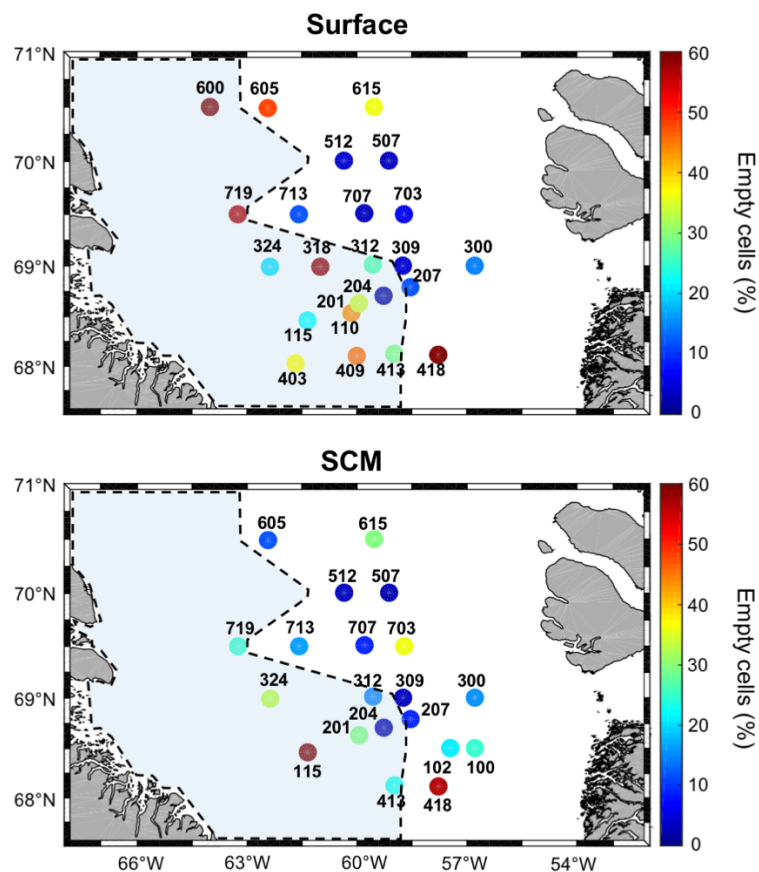


Figure 3-2: Contribution des frustules vides au nombre total de diatomées comptées en surface et au niveau du SCM.

La zone bleutée représente la banquise ($SIC > 0,5$). La ligne en pointillée représente la lisière des glaces (i.e. $SIC = 0,5$).

Les valeurs les plus faibles (7 ± 5 %) se trouvent au niveau des stations les plus productives en termes d'assimilation de l'acide orthosilicique (st. 204, 207, 309, 507, 512) ainsi qu'à certaines stations situées à l'est de la baie où le bloom de diatomées s'est

terminé récemment (st. 300, 703, 707, 713). Il est intéressant de remarquer que le rapport élémentaire $BSi:POC_{\text{diatomée}}$ (Figure 3-3) est globalement le plus faible à ces stations ($0,28 \pm 0,13$) et se rapproche de la valeur empirique rapportée par Brzezinski (1985) ($Si:C = 0,13 \pm 0,04$). Sous la banquise et à certaines stations situées à l'est de la baie où le bloom de diatomées s'est vraisemblablement terminé avant l'échantillonnage (st. 418, 615), le pourcentage de cellules vides est plus élevé ($41 \pm 17\%$), ce qui se traduit par des rapports $BSi:POC_{\text{diatomée}}$ élevés pouvant atteindre 27,87 (st. 418).

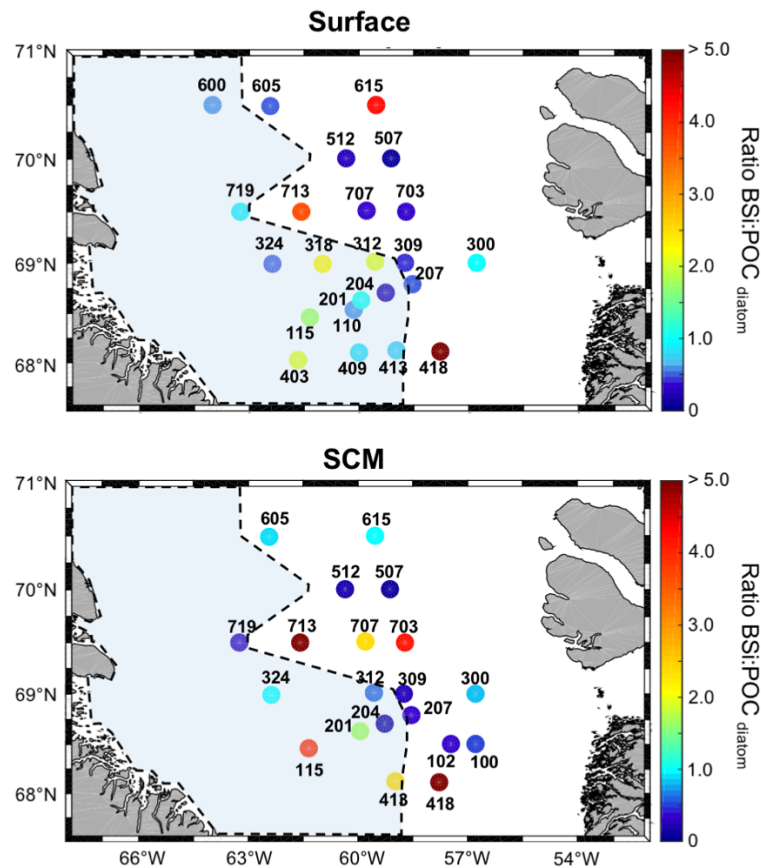


Figure 3-3: Rapport $BSi:POC_{\text{diatomée}}$ en surface et au niveau du SCM.

Le $POC_{\text{diatomée}}$ a été estimé à partir de la conversion des biovolumes des espèces en biomasse carbonée. La BSi a été mesurée par analyse chimique, ce qui ne permet pas de différencier la fraction détritique de la fraction vivante des organismes siliceux. Ce rapport permet une bonne approximation du rapport élémentaire $Si:C$ des diatomées lorsque la fraction détritique est faible. Dans le cas contraire, la fraction détritique de la BSi entraîne une surestimation du rapport élémentaire $Si:C$ des diatomées. La zone bleutée représente la banquise ($SIC > 0,5$). La ligne en pointillée représente la lisière des glaces (i.e. $SIC = 0,5$).

3.5. Limitation nutritionnelle

Des expériences d'enrichissement en macronutriments (Figure 3-4) ont été réalisées à différentes stations afin d'évaluer si le développement des communautés de diatomées

est limité par l'acide orthosilicique ou bien par les autres macronutriments (nitrate, phosphate). Pour cela, les vitesses spécifiques d'absorption du silicium ont été mesurées *in situ* et comparées aux mêmes échantillons enrichis en Si uniquement (+40 μM) ou bien simultanément en Si (+40 μM), N (+20 μM), et P (+1,5 μM).

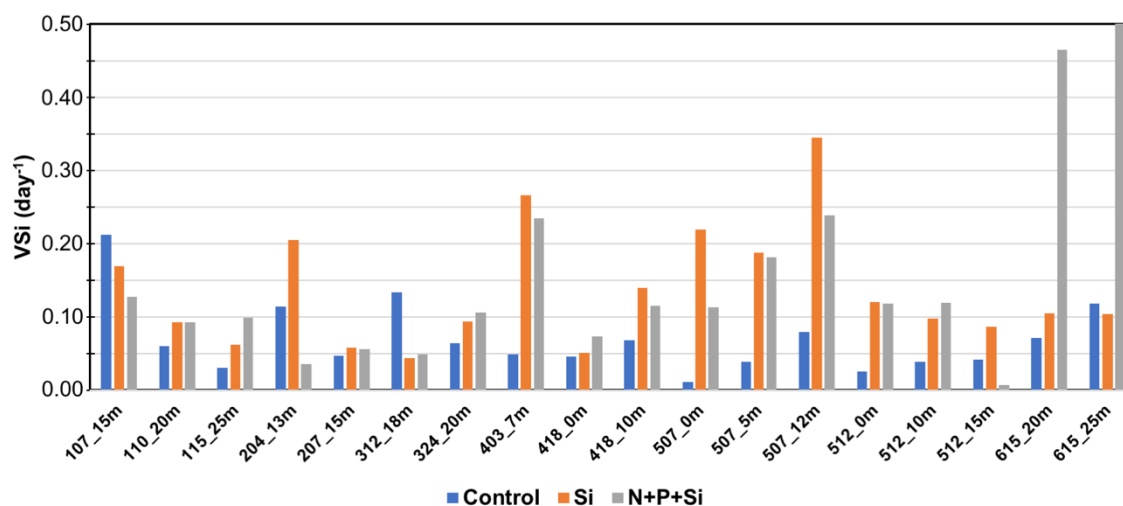


Figure 3-4: Influence d'un enrichissement en macronutriments (+Si vs. +Si+N+P) sur la vitesse spécifique d'absorption du silicium.

Aux stations 110, 207, 324 et 418, l'ajout de nutriments n'entraîne qu'une augmentation modérée de la VSi (+50 %). Curieusement, une diminution de la VSi a été observée aux stations 107 et 312 suite à l'enrichissement en Si et Si/N/P. À l'exception de la station 418, ces stations sont situées sous la banquise et dans la zone marginale des glaces où les nutriments n'ont pas encore été totalement consommés par l'activité biologique. Le développement des diatomées à ces stations est donc peu affecté par le manque de nutriments. Aux stations 403 et 507, une augmentation importante de la VSi a été mesurée après l'ajout de Si (+794 %), ce qui témoigne d'une importante limitation en acide orthosilicique. À la station 512, marquée par la fonte récente de la banquise (*DOW50* : +3 jours), une limitation en Si est également observable, bien qu'elle soit de plus faible intensité (+213 %). Enfin, à la station 615, la vitesse spécifique d'absorption n'augmente de manière significative qu'après l'ajout de Si/N/P (+564 %), le simple ajout de Si n'ayant qu'un faible impact sur la VSi (+18 %). Le développement des diatomées à cette station est vraisemblablement limité par les nitrates puisque les rapports $\text{NO}_3^- : \text{PO}_4^{3-}$ de ces eaux sont largement inférieurs à la valeur empirique de 16 (Redfield et al., 1963).

3.6. Influence des paramètres environnementaux sur la structure des communautés de diatomées

Les figures suivantes représentent les résultats de trois analyses statistiques (ACP, ACC, régressions sPLS) dont le but est d'évaluer la relation entre les paramètres environnementaux ou abiotiques et la distribution des espèces de diatomées.

L'axe 1 de l'ACP réalisée sur les données d'abondance (Figure 3-5a) permet de discriminer les deux communautés de diatomées identifiées par la classification ascendante hiérarchique ou CAH (cluster rouge 2/2' et cluster bleu 1/1' mis en évidence dans la section 3.2). Plus précisément, il discrimine les stations rouges caractérisées par des abondances élevées en diatomées centriques (i.e. condition de bloom), des stations bleues peu productives recouvertes par la banquise (i.e. condition de pré-bloom) ou situées à l'extrémité est de la baie (i.e. condition de post-bloom). L'axe 2 discrimine les stations influencées par la banquise et qui sont caractérisées par la présence d'algues de glace telles que *Synedropsis hyperborea*, *Navicula* spp., *Nitzschia frigida*, ou encore *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*.

L'axe 1 de l'ACP réalisée sur les paramètres environnementaux (Figure 3-5b) permet de mettre en évidence le gradient ouest-est observé dans la baie de Baffin. Les stations productives en rouge présentent essentiellement des valeurs négatives. Elles sont associées à des eaux pauvres en nutriments limitées principalement par les nitrates (Si:N élevé), influencées par l'Atlantique (*ANP* faible, température élevée), et situées au niveau du plateau et du talus groenlandais (bathymétrie faible) où la banquise a fondu depuis un certain nombre de jours (*SIC* faible, *DOW50* élevé). À l'inverse, les stations bleues peu productives présentent majoritairement des valeurs positives. Elles sont riches en nutriments (car non consommés par l'activité biologique), influencées par le Pacifique, et situées au niveau de la plaine abyssale où la banquise n'a pas encore fondu.

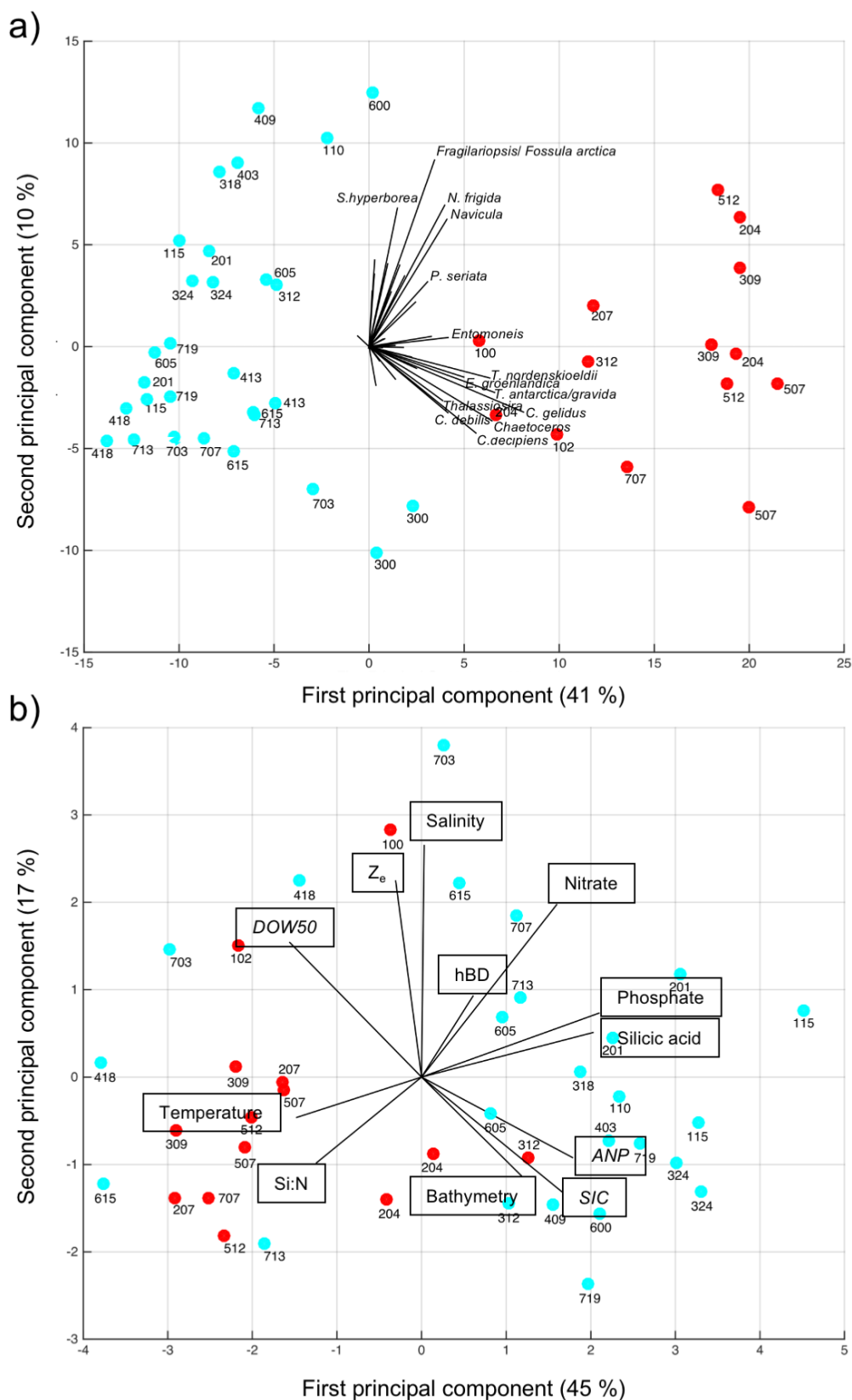


Figure 3-5: Analyse en composante principale réalisée à partir a) des données d'abondances ($\log(x + 1)$ transformées) des principaux taxa et b) des paramètres environnementaux (centrés et réduits) des stations. L'ensemble des échantillons prélevés en surface et au niveau du SCM sont représentés.

Contrairement à l'ACP, l'ACC (Figure 3-6) est basée sur le principe des régressions linaires multiples, et permet de mettre en évidence l'existence éventuelle d'une relation entre la distribution des taxa et les variables environnementales. L'ACC a été effectuée à la fois sur l'abondance absolue et l'abondance relative des espèces de diatomées, car ces deux paramètres fournissent des informations différentes. En effet, l'ACC réalisée sur les abondances absolues a tendance à discriminer les communautés sur la base de leur abondance cellulaire alors que l'ACC réalisée sur les abondances relatives discrimine les communautés en fonction de leur composition taxonomique uniquement. Dans notre étude, les deux analyses conduisent à des résultats similaires ; ainsi nous exposerons seulement les résultats de l'ACC réalisée sur l'abondance absolue des espèces. Les variables environnementales permettent d'expliquer 47,6 % de la variance totale dans la composition des communautés (ACC1 = 19,8% ; ACC2 = 8,8% ; ACC3 = 7,4% ; ACC4 = 3,7% ; ACC5 = 2,8% ; ACC6 = 1,7%, etc.). Parmi les différents paramètres abiotiques testés, les variables *DOW50*, *ANP*, nitrate et acide silicique sont des prédicteurs statistiquement significatifs. Ce résultat confirme l'importance de la fonte de la banquise mais également du gradient des masses d'eau dans la structuration des communautés de diatomées, alors que la profondeur de la couche euphotique (*Ze*) et de la couche de mélange équivalente (*hBD*) n'ont qu'une faible influence. On observe une nouvelle fois une séparation claire sur le premier axe de l'ACC entre les deux communautés de diatomées identifiées par la CAH (section 3.2). Les stations représentées en rouge (cluster 2/2') sont riches en diatomées centriques (e.g. *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp., *Eucampia groenlandica*) et sont associées à des eaux pauvres en nutriments, peu profondes et influencées par l'Atlantique. Les stations représentées en bleu (cluster 1/1') sont globalement pauvres en diatomées et se trouvent principalement dans des eaux riches en nutriments situées au niveau de la plaine abyssale et influencées par le Pacifique. L'axe 2 de l'ACC est fortement corrélé aux variables *SIC* et *DOW50*, et permet donc de discriminer les stations en fonction de leur niveau d'englacement. La faible dispersion du nuage de point des stations productives (en rouge) sur les axes 1 et 2 suggère que le développement du bloom de diatomées nécessite la mise en place de conditions particulières : *ANP* et *SIC* faible, bathymétrie peu profonde, ainsi qu'un *DOW50* présentant des valeurs faiblement positives voir négatives (i.e. le développement du bloom peut débuter avant la fonte de la banquise).

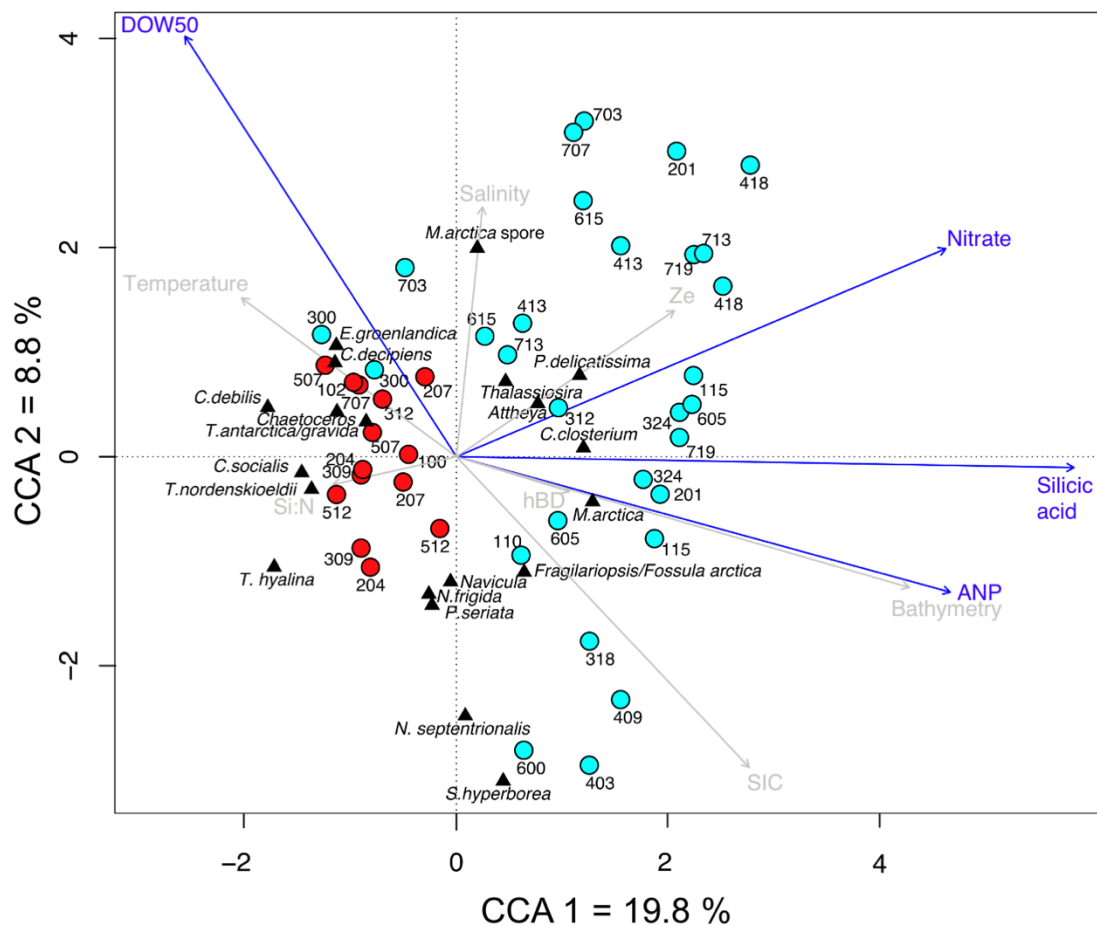


Figure 3-6: Analyse canonique des correspondances (CCA) basée sur les abondances ($\log(x + 1)$ transformées) des principaux taxa en relation avec les paramètres environnementaux (centrés et réduits).

Les variables environnementales significatives ($p < 0,05$) sont représentées par des flèches bleues alors que celles qui ne sont pas significatives sont représentées en gris clair. La position des stations est indiquée par des points dont la couleur (rouge ou bleue) correspond aux deux communautés de diatomées identifiées par la classification ascendante hiérarchique (section 3.2). Les principaux taxa de diatomées observés sont indiqués par des triangles noirs. L'ensemble des échantillons prélevés en surface et au niveau du *SCM* sont représentés.

Les résultats des régressions sPLS confirment les tendances observées précédemment (Figure 3-7). Les diatomées centriques sont majoritairement associées aux eaux Atlantique situées au dessus du plateau et du talus groenlandais, caractérisées par un faible englacement, et par de faibles concentrations en nutriments. Plus particulièrement, les espèces *Thalassiosira nordenskiöldii*, *Chaetoceros decipiens*, *Eucampia groenlandica*, *Navicula* spp. et *Chaetoceros* spp. sont corrélées positivement aux variables environnementales *DOW50*, température, Si:N, et négativement aux variables *SIC*, bathymétrie, *ANP*, ainsi qu'aux sels nutritifs (i.e. acide silicique, phosphate, nitrate). Un ensemble d'espèces est faiblement associé aux variables environnementales, ce qui

suggère qu'elles se trouvent dans des environnements de transition entre la banquise et les eaux ouvertes. C'est le cas des espèces *Melosira arctica*, *Ceratoneis closterium*, *Pseudo-nitzschia seriata*, *Navicula septentrionalis*, et *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*. Ces espèces sont en effet connues pour se développer à la fois dans la glace et la colonne d'eau, et jouent un rôle important pour l'inoculation du bloom phytoplanctonique. À l'opposé, les espèces *Pseudo-nitzschia delicatissima* et *Synedropsis hyperborea* sont corrélées positivement aux variables SIC, bathymétrie, ANP, et aux concentrations en macronutriments, ce qui signifie qu'elles se trouvent principalement dans les zones influencées par la banquise, situées dans la partie centrale et à l'ouest de la baie de Baffin.

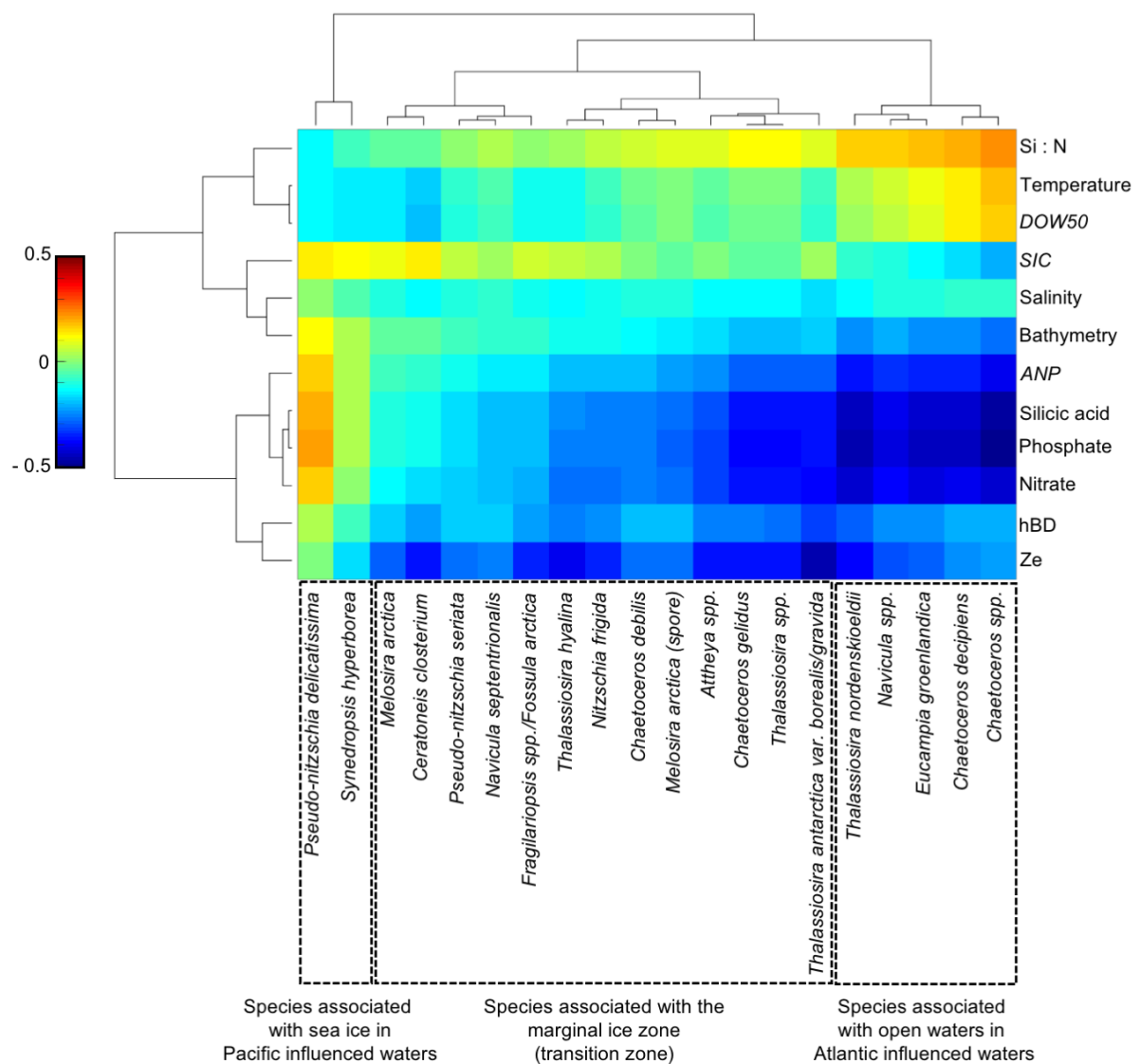


Figure 3-7: Heatmap réalisée à partir des coefficients de corrélation des régression sPLS entre les taxa de diatomées et les variables environnementales.

3.7. Synthèse du Chapitre 3

L'étude de la dynamique spatio-temporelle du bloom de diatomées dans la baie de Baffin a abouti aux résultats suivants :

- **Deux communautés distinctes de diatomées ont été identifiées.** Une communauté dominée par des diatomées pennées (e.g. *Ceratoneis closterium*, *Pseudo-nitzschia* spp., *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*) a été identifiée au niveau des stations peu productives i.e. recouvertes par la banquise (condition pré-bloom), situées en eaux libres mais influencées par le Pacifique, ou bien situées à l'extrémité est de la baie (condition post-bloom). À l'inverse, une communauté productive dominée par des diatomées centriques (e.g. *Chaetoceros* spp. *Thalassiosira* spp.) et pennées (e.g. *Fragilariopsis* spp./*Fossula arctica*) a été identifiée au niveau des stations situées en lisière des glaces (st. 204, 207, 309, 312) ou en eau libre où la glace a fondu récemment (st. 507, 512).
- **L'ensemble des étapes du bloom a été documenté.** Malgré des concentrations en silice biogène très faibles sous la banquise, certaines stations présentent des vitesses d'absorption spécifiques du silicium élevées ($0,11 < V_{Si} < 0,23 \text{ j}^{-1}$; st. 107, 204, 312, 409, 719), révélant un développement précoce des diatomées. Un bloom de diatomées centriques activement en train de silicifier ($BSi < 2,15 \mu\text{mol L}^{-1}$; $\rho_{Si} < 0,19 \mu\text{mol Si L}^{-1}$) a été mis en évidence à la lisière des glaces (st. 204, 207, 309, 312) et au niveau des eaux ouvertes où la glace a fondu récemment (st. 507, 512). Le développement du bloom peut débiter sous la glace, comme cela a été observé à la station 312, totalement recouverte par la banquise et située à 20-30 km de la lisière des glaces. Le bloom de diatomées est généralement associé à un bloom de *Phaeocystis* spp (e.g. st. 204, 207, 309, 512). Cependant, alors que les faibles concentrations en nutriments à l'est de la baie limitent progressivement le développement des diatomées, *Phaeocystis* spp. continue de se développer, formant un maximum de chlorophylle *a* en subsurface (e.g. st. 615). Les vestiges d'un bloom passé de diatomées, vraisemblablement en train de sédimenter dans

la colonne d'eau, ont été observés à certaines stations situées à l'extrémité est de la baie (102, 102, et 300), traduisant des conditions post-bloom.

- **Les diatomées centriques formant un bloom (cluster 2/2') présentent des traits fonctionnels qui leur sont propres.** Contrairement aux diatomées associées aux stations peu productives (cluster 1/1'), les espèces atteignant des abondances élevées possèdent la particularité de former des colonies, de produire des spores de repos lorsque les conditions du milieu deviennent défavorables, et présentent des extensions siliceuses (e.g. soies des *Chaetoceros* spp.) ou chitineuses (e.g. processus des *Thalassiosira* spp.).
- **Les facteurs contrôlant le développement du bloom de diatomées ont été identifiés.** Cette étude a permis de montrer que la présence de banquise n'est pas le seul facteur contrôlant le développement des diatomées dans la baie de Baffin. Les stations productives (cluster 2/2') sont en effet corrélées négativement aux paramètres environnementaux *ANP* et bathymétrie, ce qui signifie que le bloom de diatomées est associé à des eaux peu profondes situées au dessus du plateau et du talus groenlandais et influencées par l'Atlantique. L'échantillonnage des deux derniers transects à la fin de la saison de fonte (T6-7) a permis d'étudier le développement des diatomées dans les eaux profondes situées au dessus de la plaine abyssale et influencées par le Pacifique. Au moment de leur échantillonnage, ces stations (e.g. st. 604.5, 605, 713) étaient en eaux libres et la glace avait fondu récemment ($0 < DOW50 < 6$), ce qui suggère que le développement des diatomées n'était pas limité par la banquise. Le développement contrasté des diatomées entre les eaux influencées par le Pacifique et l'Atlantique peut s'expliquer par les différentes propriétés de ces masses d'eau (e.g. température, salinité, nutriments, etc.), bien que les eaux provenant du Pacifique soient enrichies en acide orthosilicique, ce qui devrait au contraire favoriser le développement des diatomées. Il est difficile d'incriminer une variable en particulier, favorisant ou non le développement des diatomées, en raison de l'effet confondant de certains paramètres environnementaux dans la direction est-ouest. La bathymétrie pourrait également jouer un rôle dans l'initiation du bloom, en favorisant la resuspension en surface de spores des diatomées au niveau des stations peu

profondes situées au dessus du plateau Groenlandais. Cette hypothèse est appuyée par le fait qu'un important évènement de sporulation a été observé chez l'espèce *Melosira arctica* en fin de bloom (st. 512), et que la plupart des espèces associées au bloom produisent des spores de repos.

4 | Influence des communautés de diatomées sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire et les flux du Si et du C dans la région des Kerguelen



Crédits photo : Augustin Lafond

Sommaire

4.1. Introduction	134
4.2. Synthèse des résultats de KEOPS 1 et 2	136
4.3. Influence des communautés de diatomées sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire dans la couche de surface (article 2)	138
4.4. Influence des paramètres environnementaux sur la structure des communautés de diatomées.....	173
4.5. Nature des particules et stocks intégrés du Si et du C en profondeur (article 3, en préparation)	176
4.6. Synthèse du Chapitre 4.....	221

4.1. Introduction

L'océan Austral est la plus grande région *HNLC* (*High nutrient Low Chlorophyll*), i.e. riche en nutriments mais pauvre en chlorophylle, de l'océan mondial. Ce paradoxe a été résolu par [Martin \(1990\)](#) qui suggéra une limitation de la production du phytoplancton par les faibles concentrations en fer dissous caractérisant les eaux de l'océan Austral. Néanmoins, les images satellitaires révélèrent plus tard que de larges blooms phytoplanctoniques sont capables de se développer dans certaines régions naturellement fertilisées situées à proximité de systèmes insulaires tels que les îles Crozet ([Pollard et al., 2009](#)), Kerguelen ([Blain et al., 2007](#); [Mongin et al., 2008](#)), ou encore la Géorgie du Sud ([Whitehouse et al., 1996](#); [Korb et Whitehouse, 2004](#); [Korb et al., 2008](#)).

En exerçant un contrôle majeur sur la production primaire globale, les diatomées affectent profondément les cycles biogéochimiques du silicium, du carbone, de l'azote et du fer dans l'océan. Il apparaît aujourd'hui évident que le concept de groupe fonctionnel, proposé à l'issue du programme international *JGOFS* (*Joint Global Ocean Flux Study*, de 1987 à 2003), ne suffise plus pour expliquer l'impact des communautés phytoplanctoniques sur les cycles biogéochimiques des éléments. Ce concept consiste à regrouper des espèces possédant des fonctions biogéochimiques similaires, tels les organismes siliceux (e.g. les diatomées), les calcifiants (e.g. les coccolithophoridés), les fixateurs de N₂ (e.g. les cyanobactéries), ou encore les producteurs de DMS (e.g. les nanoflagellés et *Phaeocystis*), afin de réduire la complexité biologique à un niveau gérable par les simulations numériques ([Le Quéré et al., 2005](#)). Cependant, de récentes études plaident pour la prise en compte de la diversité des espèces et de leurs caractéristiques fonctionnelles afin de mieux comprendre et prédire le fonctionnement de la pompe biologique de carbone ([Tréguer et al., 2018](#)).

La nécessité de prendre en compte la diversité des espèces est d'autant plus vraie chez les diatomées car celles-ci sont particulièrement diversifiées. Elles présentent une extraordinaire diversité morphologique avec certaines formes capables de s'enchevêtrer et de former des agrégats denses, entraînant un transfert rapide du carbone en profondeur ([Alldredge et Gotschalk, 1989](#); [Assmy et al., 2013](#)). La taille des cellules et leur contenu en carbone varient de manière importante entre les espèces, couvrant plusieurs ordres de grandeur ([Leblanc et al., 2012](#)). La diversité taxonomique est également

associée à une variabilité importante du degré de silicification des diatomées et du rapport élémentaire Si:C (Baines et al., 2010; Durkin et al., 2012) ; ces deux paramètres contrôlant la densité des frustules et donc leur vitesse de sédimentation dans la colonne d'eau. Au sein d'une même espèce, certains stades de vie tels que les spores de repos subissent des modifications morphologiques et physiologiques importantes par rapport aux formes végétatives. Chez l'espèce *Chaetoceros pseudocurvisetus*, les spores sont 23 fois plus silicifiées et contiennent 10 fois plus de carbone par unité de volume que les formes végétatives, ce qui leur permet de sédimenter rapidement et d'échapper aux processus de broutage et de reminéralisation (Kuwata et al., 1993). Enfin, l'état physiologique des cellules conditionne également les propriétés de la matière exportée puisque des frustules vides ou cassés dépourvus de matière organique transporteront uniquement du Si en profondeur, alors que des diatomées encore intactes transporteront à la fois du Si et de la matière organique (e.g. C, N) (Assmy et al., 2013).

La structure des communautés planctoniques et les propriétés fonctionnelles des espèces exercent donc un contrôle important sur la composition élémentaire et les rapports stœchiométriques de la matière particulaire. Dans une étude menée dans la région de Crozet et des Kerguelen, Rembauville et al. (2016b) ont montré que l'accumulation sous la couche de mélange de frustules vides appartenant à l'espèce *Fragilariopsis kerguelensis* et au genre *Pseudo-nitzschia* conduit à des rapports BSi:POC particulièrement élevés. Ces auteurs ont également montré que les faibles rapports PON:POP mesurés dans l'AAZ en comparaison des eaux de la SAZ et la PFZ sont liés à la prédominance des diatomées sur les dinoflagellés au sud du front polaire.

Trois mécanismes principaux permettent le transport des cellules phytoplanctoniques en profondeur : la sédimentation passive des cellules individuelles par gravitation, l'agrégation des cellules, et l'incorporation des cellules dans des pelotes fécales produites par les brouteurs (Durkin et al., 2016). Des études récentes rapportent la présence de petites particules sous la forme de cellules individuelles à des profondeurs dépassant les 1 000 m (Dall'Olmo and Mork, 2014; Agusti et al., 2015; Leblanc et al., 2018b). Il est peu probable que seule la sédimentation passive permette le transport de ces particules. Au contraire, les mécanismes invoqués sont généralement l'agrégation puis la désagrégation en profondeur des cellules individuelles qui sédimentent alors de manière passive ; bien

que le couplage de ces mécanismes n'ait jamais été clairement démontré. Enfin, l'export des particules sera d'autant plus efficace qu'il est découplé de l'activité du zooplancton et des bactéries (Henson et al., 2019), ce qui souligne l'importance d'étudier l'ensemble des interactions entre les compartiments biologiques.

Ce chapitre présente les données collectées lors de la campagne MOBYDICK au large des Kerguelen, à 4 sites différemment impactés par la disponibilité en fer. Le chapitre débute par une synthèse des principaux résultats issus des précédents programmes KEOPS 1 et 2, ce qui permettra une meilleure compréhension/interprétation des données acquises au cours de la campagne MOBYDICK. L'article 2 traite de l'influence des communautés de diatomées sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire dans la couche de surface (0-200 m). L'article 3 décrit la nature des particules collectées dans les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (> 500 m) par le *Bottle-Net* en lien avec les communautés de diatomées échantillonnées par le *Phytonet* en surface (0-125 m). Les stocks intégrés du Si et du C en profondeur sont également présentés. Ces données permettront de discuter des différents modes d'export et de mortalité des communautés de diatomées observés durant MOBYDICK.

4.2. Synthèse des résultats de KEOPS 1 et 2

Lors du programme KEOPS 1, mené à la fin de la saison productive (janvier-février 2005) au sud-est du plateau des Kerguelen, les principaux mécanismes de fertilisation des eaux de surface situées au-dessus du plateau ont été identifiés. La production phytoplanctonique est alimentée par des apports supplémentaires en fer dissous (DFe) qui proviennent d'un réservoir en profondeur. Ce réservoir est alimenté par la reminéralisation des particules biogènes qui sédimentent, les apports provenant des sédiments, et la dissolution des particules de fer de la lithosphère (Blain et al., 2007). Le transport des eaux profondes riches en fer vers la surface est permis par le mélange vertical en hiver, le fort gradient vertical du DFe, et par l'action d'ondes internes au dessus du plateau (Park et al., 2008b). Le bloom constitue un important puits de carbone, associé à une diminution de 58 atm de la pCO₂ estivale des eaux de surface (Blain et al., 2007; Jouandet et al., 2008). Au cours de l'été, la fertilisation est associée à une augmentation de la production primaire d'un facteur 3-5, et de la biomasse en chlorophylle *a* d'un facteur 10 par rapport aux eaux HNLC avoisinantes (Jouandet et al., 2008; Lefèvre et al., 2008;

Mosseri et al., 2008; Uitz et al., 2009). En ciblant l'est des îles Kerguelen, le programme KEOPS 2 a ensuite permis de mettre en évidence une mosaïque d'environnements biogéochimiques, différemment impactés par la disponibilité du fer (Lasbleiz et al., 2014; Bowie et al., 2015; Quérroué et al., 2015). L'influence du front polaire, l'advection latérale des masses d'eaux fertilisées, ainsi que la remontée d'eaux profondes en surface dans le bassin est des Kerguelen permet un transport efficace du DFe à l'est du plateau (Park et al., 2008a, 2014; Zhou et al., 2014; Quérroué et al., 2015). Le bloom est dominé par des diatomées alors que les eaux peu productives sont dominées par du nanoplancton autotrophe et des diatomées appartenant au genre *Fragilariopsis* (Uitz et al., 2009; Lasbleiz et al., 2016). Une évolution saisonnière de la structure des communautés de diatomées a été documentée au cours des programmes KEOPS 1 et 2 : lorsque les conditions de lumière deviennent favorables en octobre/novembre, le bloom débute par le développement rapide de petites cellules de *Chaetoceros Hyalochaete* dans la couche de mélange, remplacées fin janvier-début février par des *Eucampia antarctica* très silicifiées. Un maximum profond de silice (*DSM, Deep silica maximum*) se forme à 100 m, dominé par *E. antarctica* et des spores de *Chaetoceros* (Armand et al., 2008; Lasbleiz et al., 2016). À la fin de l'été, le bloom a largement abaissé les concentrations en H_4SiO_4 ($\approx 1,8 \mu M$), alors que les concentrations en nitrates sont encore très élevées ($\approx 23 \mu M$), ce qui suggère un découplage important dans l'utilisation de ces deux nutriments (Mosseri et al., 2008). Le recyclage rapide de la matière organique découplerait l'export du carbone et de l'azote, de celui du silicium, de sorte que la pompe à silicium serait plus efficace. Les diatomées présentent alors une forte affinité pour H_4SiO_4 et utilisent préférentiellement le NH_4^+ (Mosseri et al., 2008) issu du recyclage interne résultant de l'activité hétérotrophe (Goeyens et al., 1998; Christaki et al., 2008; Mosseri et al., 2008; Obernosterer et al., 2008). Les flux d'export de *POC* estimés à 100 m à partir de la méthode de déficit en ^{234}Th sont environ deux fois plus élevés au niveau du plateau, et sont plus importants à la fin de la période productive (Savoie et al., 2008; Planchon et al., 2015). Cependant, l'efficacité d'export est plus faible dans cet écosystème *HBLE (High Biomass Low Export)*, ce qui serait lié à une fraction reminéralisée importante dans la couche de mélange et à la fragmentation des particules par l'activité du mésozooplancton (Jacquet et al., 2008; Savoie et al., 2008; Planchon et al., 2015; Rembauville et al., 2015b). Le déploiement de pièges à sédiments a également permis d'identifier les particules exportées : elles sont constituées d'un mélange de pelotes fécales (Ebersbach et Trull, 2008; Laurenceau-

[Cornec et al., 2015](#); [Rembauville et al., 2015b](#)), de spores de *Chaetoceros* ([Rembauville et al., 2015b](#)) et de phytoagrégats ([Laurenceau-Cornec et al., 2015](#)).

4.3. Influence des communautés de diatomées sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire dans la couche de surface (article 2)

Ce deuxième article a été publié dans la revue *Journal of Marine Systems*. Il présente les données issues des échantillons des bouteilles Niskin. Les communautés de diatomées de la couche de surface (0-200 m) sont décrites en lien avec les propriétés biogéochimiques (e.g. BSi, POC, PON) des masses d'eau différemment impactées par la biodisponibilité du fer. Une attention particulière a été portée sur la description des caractéristiques fonctionnelles des espèces : stades de vies, état physiologique des cellules, biomasse carbonée, dynamique nutritionnelle, rapports Si:C et degré de silicification. Cette étude a permis de mettre en évidence une structuration des communautés de diatomées selon une échelle spatiale (zone fertilisée vs. zone non fertilisée) et verticale (couche de mélange vs. gradient de la pycnocline). À l'extérieur du plateau, les diatomées sont plus silicifiées, ce qui serait lié à la fois à la composition taxonomique de l'assemblage et à la réponse physiologique induite par une limitation en fer. Enfin, les espèces clés impliquées dans l'export du C et du Si sous la couche de mélange ont été identifiées.

Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Journal of Marine Systems

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jmarsys

The structure of diatom communities constrains biogeochemical properties in surface waters of the Southern Ocean (Kerguelen Plateau)

Augustin Lafond^{*}, Karine Leblanc, Justine Legras, Véronique Cornet, Bernard Quéguiner

Aix-Marseille University, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM 110, 13288, Campus de Luminy, 163 avenue de Luminy, Marseille 13288, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Southern Ocean
Kerguelen Plateau
Diatoms
Community structure
Biological pump

ABSTRACT

In the context of climate change, understanding the ecological processes controlling the functioning and the efficiency of the biological pump is of primary importance. Plankton community structure and species-specific properties are often invoked as likely to affect biogeochemistry and the export of organic and biogenic material to the ocean interior. Although a major player in this respect, diatoms are still viewed as a single functional type whose diversity is generally overlooked. Here we examine that question, building on the results achieved during the MOBYDICK expedition, which occurred in the vicinity of the Kerguelen Islands (Southern Ocean) in late summer, a time window corresponding to the demise of the annually recurrent phytoplankton blooms already known to be controlled by iron availability. The Si/C/N stoichiometry of the particulate matter was studied in conjunction with the different diatom community structures, their physiological states, as well as their species-specific carbon contents and silicification degrees. Our results show that diatoms outside the iron-fertilized plateau were more heavily silicified, due to the combined effects of both taxonomic composition of the resident community and a direct physiological response to iron stress, resulting in higher Si:C elemental ratios in diatoms as well as in the bulk particulate matter. Despite low silicic acid concentrations, large chains of weakly silicified *Corethron inerme* were able to grow in the upper mixed layer above the plateau, while in adjacent high nutrient low chlorophyll (HNLC) waters, communities were dominated by *Fragilariopsis* spp., *Cylindrotheca closterium* and the centric genera *Actinocyclus*/*Thalassiosira* spp. Depth was also an important factor shaping diatom communities, with the presence of a deep and inactive assemblage located within the pycnocline gradient, both on- and off-plateau, which likely resulted from the differential sinking and accumulation of species previously grown at the surface. In HNLC waters, below the mixed layer, detrital frustules of the heavily silicified species *Fragilariopsis kerguelensis* carried mostly Si, while above the plateau, *Eucampia antarctica* and *Chaetoceros* spp. (resting spores and vegetative stages) were efficient vectors of both Si and C to the deeper layers. Our study shows that the stoichiometry of the biological pump cannot be considered solely as a simple response to a single limiting factor (here iron) highlighting the importance of a species-centered approach in order to finely resolve biogeochemical fluxes and improve our understanding of the biological pump.

1. Introduction

The Southern Ocean (SO) is a major sink for anthropogenic CO₂ and plays an important role in redistributing heat and nutrients at the global scale (Sarmiento et al., 2004; Sallée et al., 2012; Takahashi et al., 2012; Frölicher et al., 2015). It is also the largest High Nutrient Low Chlorophyll (HNLC) area, and as such its surface waters are characterized by low phytoplankton biomass, despite elevated macronutrient concentrations. This paradox has been solved in the early 1990s when dissolved iron was identified as a potentially strong limiting factor for primary

production (Martin, 1990; “The Iron Hypothesis”). In contrast to HNLC waters, highly productive, naturally iron fertilized blooms are observed in discrete areas of the SO, located downstream of island systems such as the Kerguelen Plateau (Blain et al., 2007), Crozet Islands (Pollard et al., 2009) and South Georgia (Whitehouse et al., 1996; Korb and Whitehouse, 2004; Korb et al., 2008). In these so called “natural laboratories”, blooms are dominated by siliceous diatoms, and C export is 2–3 times higher than in surrounding Fe-limited areas (Morris et al., 2007; Savoye et al., 2008; Planchon et al., 2015) which are typically dominated by autotrophic nanoplankton (Kopczyńska et al., 1998; Uitz et al., 2009;

^{*} Corresponding author.

E-mail address: augustin.lafond@gmail.com (A. Lafond).

<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103458>

Received 26 May 2020; Received in revised form 11 September 2020; Accepted 21 September 2020

Available online 10 October 2020

0924-7963/© 2020 Published by Elsevier B.V.

Lasbleiz et al., 2016). Due to their large sizes, and the ballasting effect of their frustule, diatoms are classically considered as efficient vector of C export (Buesseler, 1998; Armstrong et al., 2002). Throughout the productive season, they progressively consume $\text{Si}(\text{OH})_4$ which becomes limiting in summer, leading to the termination of the bloom (Boyd, 2002; Leblanc et al., 2005; Nelson et al., 2001; Franck et al., 2000).

However, the discovery of High Biomass Low Export ecosystems dominated by diatoms (Lam and Bishop, 2007), and later on, the recurrent observation of an inverse relationship between primary production and export efficiency in the Southern Ocean challenged our understanding of the carbon biological pump (Maiti et al., 2013; Henson et al., 2019). Plankton community structure and species-specific properties can strongly influence the transfer of biogenic minerals (e.g. Si) and organic matter (e.g. C, N etc.) to the ocean interior (Salter et al., 2012; Assmy et al., 2013; Quéguiner, 2013; Rembauville et al., 2015, 2016; Tréguer et al., 2018; Arteaga et al., 2019). This is particularly true for diatoms which exhibit a wide range of size and biovolumes (Leblanc et al., 2012), as well as an incredible morphological diversity, with certain shape facilitating the formation of rapidly sinking aggregates (Alldredge and Gotschalk, 1989; Alldredge and Jackson, 1995; Jackson et al., 2005; Burd and Jackson, 2009; Assmy et al., 2013). Cellular Si:C quota, a key parameter controlling frustule density and sinking rate, varies widely among diatom species (Durkin et al., 2012), in addition of being influenced by environmental parameters such as iron availability (Hutchins and Bruland, 1998; Takeda, 1998). Indeed, numerous iron-fertilization experiments observed higher Si:C and Si:N ratios in diatoms growing under iron-stress, which seemed to indicate the development of more heavily silicified frustules, although it has also been linked to a reduction in cellular organic matter contents (Takeda, 1998; Twining et al., 2004; Hoffmann et al., 2007; Marchetti and Cassar, 2009; Baines et al., 2011). Within a given species, life stages such as auxospores and resting forms can undergo considerable morphological and physiological changes compared to vegetative stages, e.g. heavily silicified resting spores are resistant to grazing (Kuwata and Tsuda, 2005) and can contain up to 10 times more carbon (Doucette and Fryxell, 1983; Kuwata et al., 1993), which make them efficient vector to C export (Salter et al., 2012; Rembauville et al., 2015, 2016). At the end, mortality pathways (apoptosis, viral lysis, parasite infection, grazing etc.) will further influence export modes and their efficiency (Kagami et al., 2007; Sherr and Sherr, 2007; Durkin et al., 2016; Kranzler et al., 2019). Despite this apparent complexity, the link between species diversity and particles export is often overlooked. To date, two studies attempted to further refine the diatom functional group into two subgroups occupying different niches in the water column: C-sinker/Group 1 comprise small, fast-growing lightly silicified and colony-forming diatoms that dominate iron-fertilized areas, while Si-sinker/Group 2 are large, slow growing heavily silicified species that thrive in iron-limited areas (Assmy et al., 2013; Quéguiner, 2013).

The Kerguelen region is a good place to study the ecological processes at play in the biological pump, since the area is characterized by contrasted ecosystems differently impacted by iron. Due to its shallow bathymetry (< 700 m) and its great meridional extension, the Kerguelen Plateau acts as a natural barrier diverting both the trajectories of the Antarctic Circumpolar Current (ACC) and the Polar Front (PF) (Park et al., 2008b; Park et al., 2014). Interactions between water masses and the plateau leads to the upward transfer of iron via diapycnal mixing enhanced by internal wave activity (Blain et al., 2007; Park et al., 2008a), giving an annually recurrent phytoplankton bloom from October to February (Mongin et al., 2008). Past oceanographic surveys investigated the decline and the onset of the diatom bloom (KEOPS1 and KEOPS2 cruises, respectively), by describing diatom community composition (Armand et al., 2008b; Lasbleiz et al., 2016), biogeochemical environments (Lasbleiz et al., 2014), silica production (Mosseri et al., 2008; Closset et al., 2014) and associated carbon export (Savoie et al., 2008; Planchon et al., 2015; Rembauville et al., 2015).

In this context, the MOBYDICK cruise (Marine Ecosystem

Biodiversity and Dynamics of Carbon around Kerguelen: an integrated view) took place in February and March 2018, i.e. at the very end of summer to witness the demise of the diatom bloom, an event that is much less described than the spring bloom, but that nonetheless plays a crucial role in the carbon biological pump. Main objectives of MOBYDICK were 1) to track carbon from its initial fixation at the surface to its channeling through the food web or export into the deep ocean; and 2) provide a detailed description of the diversity at each trophic level, from microbes to micronekton. In this study, we aim at describing diatom diversity and the composition of the bulk particulate matter, on and off the plateau. In particular, we focused our effort on providing a comprehensive description of diatom community structures, in terms of abundances, carbon biomass, physiological states, and silicification activity at multiple scales, i.e. from the community level to single-cell level. The following questions are addressed: How does iron influence diatom community structure during the demise of the Kerguelen bloom? How do diatoms influence the elemental composition and stoichiometry of the particulate matter? What are the ecological vectors driving Si and C export?

2. Methods

2.1. Sampling strategy

The MOBYDICK cruise was conducted south of the Kerguelen Islands in the Indian sector of the Southern Ocean (SO), aboard the French R/V *Marion Dufresne II* in late austral summer (18 February-27 March 2018). In this study, coinciding with the demise of the diatom bloom, a total of four stations were investigated with repeated visits at some of them (Fig. 1, Table 1). Two reference stations, M2 (sampled thrice) and M4 (sampled twice), were respectively defined for the Fe-enriched plateau and the HNLC off-plateau area. Two intermediate stations, M1 and M3 were additionally sampled, once and twice respectively. Bottom depths spanned from 520 m at M2 to 4730 m at M4 (Table 1). According to Pauthenet et al. (2018), station M3 was located within the Polar Frontal Zone (PFZ), whereas the other stations were located in the Antarctic zone (AAZ), with M1 and M4 both situated very close to the PF (Fig. 1).

2.2. Hydrology

Seawater collection and vertical profiles of water column properties were made from an array of 24 bottles (12L) mounted on a rosette equipped with a Seabird SBE-911 plus CTD unit, which also included a fluorometer for detection of chlorophyll *a* (Chl *a*), and a PAR (photosynthetically available radiation) sensor (LI-COR instrument). The mixed layer depth (MLD) was defined as the depth where the potential density equaled the potential density at 10 m + 0.03 kg m⁻³ (de Boyer et al., 2004). The depth of the euphotic zone (Z_e) was defined as the depth where 1% of the surface irradiance remained. Discrete water samples were collected at 11 depths down to 500 m at the plateau station M2 and down to 1000 m at the other stations.

2.3. Inorganic nutrients

Samples were collected in 125 mL HDPE bottles directly from the Niskin bottles. The samples were then filtered on 0.45 µm cellulose acetate filter and preserved with 100 µL HgCl₂ (4 g L⁻¹) in 20 mL vials, which were then stored in the dark at room temperature until analysis in the laboratory. For NO₃⁻, PO₄³⁻, and H₄SiO₄, the preserved samples were analyzed in the laboratory with a segmented flow analyzer (Skalar) equipped with colorimetric detection using the classical methods described in Aminot and Kérouel (2007). The accuracy of the methods was assessed using reference material (Certipur, Merck). The precisions were in the range of 1–4%, and the limit of detection was 0.02 µM for NO₃⁻, 0.03 µM for PO₄³⁻ and 0.05 µM for H₄SiO₄ (Blain et al., 2015).

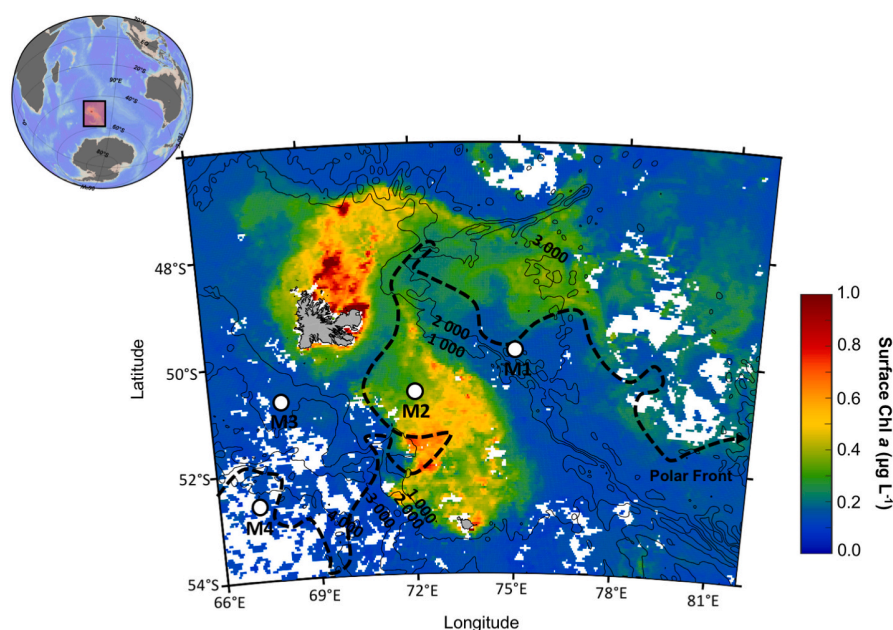


Fig. 1. Location of the Kerguelen Plateau in the Indian sector of the Southern Ocean and detailed map of the satellite-derived surface chlorophyll *a* concentration (MODIS level 3 product) averaged over March 2018. The four stations sampled during MOBYDICK are indicated. Contour lines represent the bathymetry (m). The dotted line represents the position of the Polar Front (PF) according to Pauthenet et al. (2018).

Table 1

Metadata and hydrographical conditions at stations sampled during the MOBYDICK expedition.

Station	Latitude/Longitude	Date	Bottom depth (m)	MLD (m)	Ze 1% (m)
M4-1	52.60°S, 67.20°E	01/03/2018	4731	69	95
M4-2		12/03/2018		96	101
M3-1	50.68°S, 68.06°E	04/03/2018	1730	74	93
M3-3		19/03/2018		96	105
M2-1	50.62°S, 72.00°E	26/02/2018	520	79	64
M2-2		06/03/2018		73	61
M2-3		16/03/2018		80	58
M1	49.85°S, 74.90°E	09/03/2018	2723	63	89

2.4. Pigments

For pigment measurements, 2.32 L water samples were filtered onto Whatman GF/F filters and stored in liquid nitrogen until analysis. Back at the laboratory, filters were extracted in 100% methanol, disrupted by sonication, and clarified by filtration (GF/F Whatman) after 2 h. Samples were analyzed within 24 h using High Performance Liquid Chromatography on an Agilent Technologies HPLC 1200 system equipped with a diode array detector following Ras et al. (2008).

2.5. Particulate organic carbon (POC) and nitrogen (PON)

From the rosette sampling, 4 L of seawater were filtered onto precalcinated (450 °C, 24 h) 25 mm Whatman GF/F filters. Filters were then dried in an oven (40 °C, 24 h) and stored in a glass vial until analysis. After fumigation with pure HCl (10h) to dissolve remaining inorganic carbon, analysis of C and N was made with a CHN elemental analyzer calibrated with acetanilide (Rembauville et al., 2016).

2.6. Biogenic silica stock (BSi)

Between 1.5 and 2 L Niskin samples were filtered through 0.4 µm Nucleopore polycarbonate filters. Filters were then rinsed with 0.2 µm filtered seawater, folded in quarters, placed in Petri dishes and dried

overnight at 60 °C. Filters were kept at room temperature until analyses at the laboratory. The extraction of silicon from biogenic particle phase was performed following the Ragueneau et al. (2005) triple NaOH/HF extraction procedure.

2.7. Plankton counting

Prior to counting, plankton diversity was investigated in few representative samples using a Phenom Pro scanning electron microscope (SEM) in order to resolve the taxonomic list of species at the best possible level for the study area. For SEM analysis, water samples were filtered (50 mL) onto polycarbonate filters (0.8 µm pore size, Whatman), and stored in Millipore Petri Slides at room temperature with no further treatments. Pictures were taken at magnification up to x 25,000.

For plankton counting, seawater samples collected from the same casts and bottles as particulate Si samples were preserved in 250 mL amber glass bottles with 1.6 mL acidified Lugol solution before being stored in the dark at 4 °C until analysis. For each station and visit, 8 samples from the surface down to 250 m were counted, giving a total number of 64 samples analyzed. Counting was performed at the laboratory following Utermöhl (1931) using a Nikon TE-200 inverted microscope at magnification X 200. Counted volume varied between 50 and 100 mL depending on cell concentration. Every planktonic cell examined was counted and identified at the lowest possible taxonomic level. For diatoms, we counted separately cells that were intact (e.g. complete frustule with chloroplasts), empty (e.g. complete frustule devoid of internal content), broken (e.g. frustule with a clean break at the girdle band junction or partly dissolved), or crunched (e.g. frustule with a jagged break outside of the girdle junction; see supplementary Fig. S1 for illustrating pictures), as recommended by Assmy et al. (2013). Many mortality pathways can explain the presence of empty and broken frustules (Tréguer et al., 2018), whereas crunched frustules are likely due to handling by copepod mandibles (Assmy et al., 2007). Due to the low magnification, taxonomic identification to the species level was occasionally difficult and necessitated categorizing diatom species to the genus or taxa groupings in the following manner: *Chaetoceros* spp. *Hyalochaete* resting spores (CRS) were not differentiated into species or morphotypes but were counted separately from the vegetative cells;

Fragilariopsis separanda and *Fragilariopsis rhombica* were grouped as *Fragilariopsis separanda/rhombica*; most of the small (< 10 µm) and intermediate (10–50 µm) unidentified centric diatoms were grouped as *Actinocyclus* spp./*Thalassiosira* spp., after we identified these two genera as the dominant ones, based on SEM images. For some taxa exhibiting a wide range of sizes, size classes were defined to better estimate their carbon biomass. Finally, for a few species, we also distinguished different morphological forms and life stages (Fig. S2). In *Odontella weissflogii*, we counted separately vegetative cells (rectangular, lightly silicified, with 4 processes located on each valve), resting cells (more rounded and silicified, with two processes on each valve), and resting spores (oval shape, heavily silicified, with very short processes) (Hoban et al., 1980). In *Eucampia antarctica*, many different morphological forms were observed: a typical form (i.e. heavily silicified, asymmetric cells that form coiling chains), a H-shape form, a flat form without horns, and some intermediate forms. Finally, three forms of *Chaetoceros atlanticus* were distinguished: a colonial form with cells having long and straight setae, a single cell form with sigmoidal thickened setae, and a 'bulbosum' form characterized by a single cell enriched with lipids and with short and inflated setae. Although non-exhaustive, a detailed list of taxa is presented in supplementary Table S1, along with linear measurements used to estimate biovolumes and carbon biomasses.

2.8. Estimation of the diatom C biomass

Specific C biomass was assessed only for diatoms, following the methodology described in Cornet-Barthaux et al. (2007). When possible, cell dimensions were determined from at least 20 representative cells for each species/taxon and for each sample. When the third dimension was not measurable due to the cell's position on the slide (e.g. the transapical axis of *Fragilariopsis* species, or the perivalvar axis of numerous centric), the hidden dimension (*hd*) was estimated by using mean dimension ratios from other comparable samples where *hd* was measured. For a few taxa (e.g. centrics such as *Asteromphalus* spp.), *hd* was not measured in any sample. In these cases, we used the visible to hidden dimension ratio documented for the same genera in European standards (Afnor, 2015). For each measured cell, a biovolume was estimated using linear dimensions in the appropriate geometric formula reflecting the cell shape (Afnor, 2015). A mean biovolume was then estimated for each taxon and converted to carbon content per cell according to the corrected equation of Eppley (Smayda, 1978) as follows:

$$\text{Log}_{10} \text{ C biomass (pg)} = 0.76 \text{ Log}_{10} (\text{cell volume } (\mu\text{m}^3)) - 0.352$$

CRS carbon content was estimated using the volume-to-carbon relationship of 0.039 pmol C µm⁻³ established from the resting spore of *Chaetoceros pseudocurvisetus* (Kuwata et al., 1993). C content per cell (pg cell⁻¹) was multiplied by cell abundance (cells L⁻¹) to derive total carbon biomass per taxon, expressed in units of µg C L⁻¹. Total diatom carbon biomass was then compared to chemically determined POC concentrations to yield a percentage contribution of diatoms to the total POC fraction.

2.9. Diatom-specific contribution to silica deposition

Taxon-specific silica production was quantified using the fluorescent dye PDMPO. Leblanc and Hutchins (2005) have shown that the dye is incorporated in a nearly constant ratio with biogenic silica during the synthesis of the frustule, allowing semi-quantification of newly deposited Si at the specific level using epifluorescence microscopy. However, McNair et al. (2015) observed a linear decrease in the BSi: PDMPO incorporation ratio when ambient silicic acid concentration fall below 3 µmol L⁻¹. Hence, it is important to keep in mind that for a given PDMPO fluorescence, the amount of BSi synthesized might be higher at stations where Si(OH)₄ reached 3 µmol L⁻¹. For each station/visit, seawater samples were collected at 5 different depths corresponding to different

levels of PAR (50%, 25%, 4%, 1% and 0% of surface irradiance). For each sample, 150 mL of seawater were spiked onboard with 0.125 µM PDMPO (final concentration). Samples were then placed in deck incubators cooled by running sea surface water and fitted with blue plastic optical filters to simulate the light attenuation of the corresponding depth. After 24 h, samples were filtered onto 0.6 µm black Nucleopore polycarbonate filters. Filters were directly mounted onto permanent glass slides and stored in the dark at -20 °C until analysis. Back at the laboratory, microscope slides were observed under a Zeiss Axio Observer Z1 inverted fluorescence microscope equipped with an Xcite 120LED source and a CDD black and white AxioCam-506 Mono (6 megapixel) camera fitted with a filter cube (Ex: 350/50; BS 400 LP; Em: 535/50). For each taxon, fluorescent cells were identified and counted, and we differentiated between valves and girdle bands, since those two parts of the frustule do not silicify at the same stage during the cell cycle, and also do not have the same area nor degree of silicification (i.e. the amount of BSi deposited per unit surface), and should thus not be compared directly. In each sample, a representative number of images was taken for each taxon (at least 20 images for the most common taxa). PDMPO fluorescence intensity was then quantified using a custom-made IMAGE J routine on original TIFF images. This routine needs to be changed depending on the format of images and associated information and can be made available upon request to the corresponding author. The taxon-specific contributions to silica production were estimated by multiplying the number of fluorescent cells by the mean fluorescence per cell. The total fluorescence per taxon was expressed in AU (arbitrary unit) L⁻¹. Based on the images we also estimated the degree of silicification for the most active taxa by dividing individual cell fluorescence by its corresponding frustule surface.

2.10. Statistical analysis

Multivariate analyses were performed on total diatom abundances (i.e. including both intact and detrital cell counts) using MATLAB, version 8.4 (MathWorks). The abundances were Log(x + 1) transformed to decrease the importance of numerically dominant taxa. Bray-Curtis dissimilarities were then calculated between each pair of samples, and a cluster analysis was run using the complete linkage algorithm (Legendre and Legendre, 2012). An arbitrary threshold was applied to separate samples into compact clusters. A non-metric multidimensional scaling (NMDS) was also performed on total diatom abundances. The NMDS displays the relative similarity between samples as the distance between points in a two-dimensional space. Hence, tightly grouped samples are more similar than widespread data points, thereby providing a visual representation of community differences. A comprehensive list of the taxa included in these two analyses is presented in supplementary Table S2.

3. Results

3.1. Hydrographic context

The mixed layer depth (MLD) at the first visit did not exhibit large variations between stations, ranging between 63 and 79 m (Table 1). M1 was weakly stratified and exhibited the shallowest MLD. Following a large storm event (10 March), the MLD deepened slightly at M2–3 (80 m), and more importantly at M3–3 and M4–2 (both at 96 m). The depth of the euphotic zone (Ze) was shallower above the plateau reference station (58–64 m) compared to the other stations (89–105 m).

Average vertical profiles of Chl *a* concentrations calculated from several visits at a same station are presented in Fig. 2a. Phytoplankton biomass was low at the 4 stations and mostly distributed in the upper 125 m, with the highest concentrations (up to 0.4 ± 0.2 µg L⁻¹) reached at the plateau reference station M2. Station M3 and M4, located on the western side of the Kerguelen Plateau, presented the lowest Chl *a* concentrations (< 0.2 µg L⁻¹) whereas M1 presented intermediate

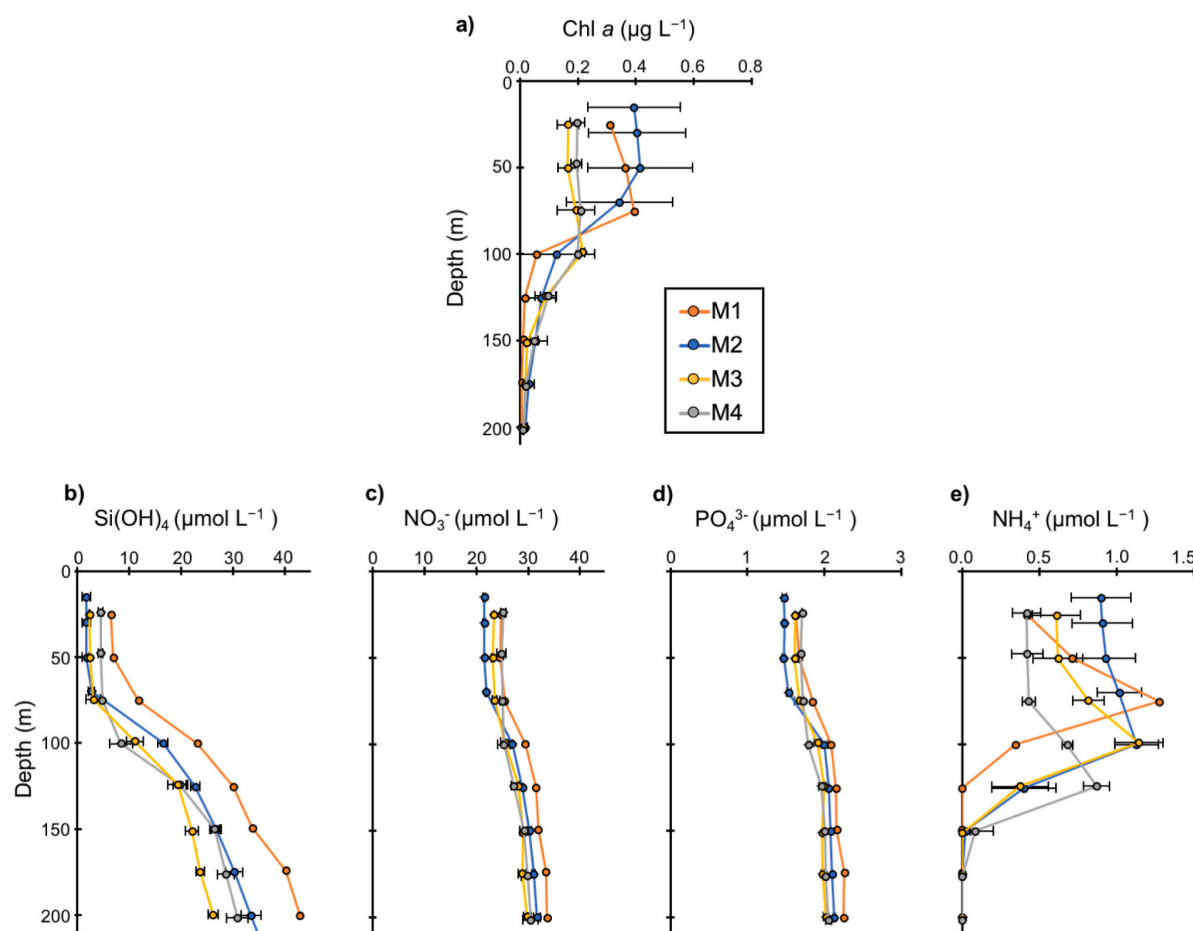


Fig. 2. Average profiles of Chl *a* (a) and nutrients (b–e) from several visits at the four stations.

concentrations ($0.3\text{--}0.4\ \mu\text{g L}^{-1}$) in the upper 75 m. The third visit at M2 was marked by an increase in Chl *a* (up to $0.6\ \mu\text{g L}^{-1}$ at 50 m, data not shown) following the storm event, explaining the larger standard deviation at this site.

Average profiles of silicic acid, nitrate, phosphate, and ammonium concentrations are presented in Fig. 2b–e. Silicic acid concentrations were depleted in the upper 75 m, especially at station M2 and M3, ranging between 1.7 and $3.1\ \mu\text{mol L}^{-1}$. In comparison, moderate to elevated silicic acid concentrations were observed at M4 (up to $4.8\ \mu\text{mol L}^{-1}$ within the upper 75 m) and M1 (up to $6.9\ \mu\text{mol L}^{-1}$ within the upper 50 m). Nitrate and phosphate concentrations were replete in the upper 75 m and ranged between 21.5 and $25.1\ \mu\text{mol L}^{-1}$ and $1.5\text{--}1.9\ \mu\text{mol L}^{-1}$, respectively. Small differences were observed between stations and visits, as evidenced by the low standard deviations. Maximum NH_4^+ concentrations ranged between 0.9 and $1.3\ \mu\text{mol L}^{-1}$ for the 4 stations, and were usually located in sub-surface.

3.2. Elemental composition (Si, N, C) and stoichiometry of particulate matter

3.2.1. Vertical distribution of particulate matter

BSi, POC, and PON vertical distributions are presented in Fig. 3. Stations M2, M3, and M4 were characterized by a marked deep silica maximum (DSM) at the first visit that progressively diminished throughout the survey, whereas no DSM was observed at M1. At M2, the DSM was located at 100 m where BSi reached $1.7\ \mu\text{mol L}^{-1}$ at the first visit, decreasing to $0.7\ \mu\text{mol L}^{-1}$ at the last visit (18 days later), while an increasing trend was observed in the upper 75 m. At M3, BSi concentrations reached $2.0\ \mu\text{mol L}^{-1}$ at the DSM located at 125 m, which

deepened down to 150–175 m at the next visit (15 days later). The highest siliceous biomass was measured at station M4, located upstream of the Fe-fertilized plateau, where BSi reached $3.2\ \mu\text{mol L}^{-1}$ at the DSM (75 m) during the first visit. At M1, Si biomass decreased regularly with depth, and never exceeded $1.0\ \mu\text{mol L}^{-1}$. Throughout the study area, BSi concentrations were still elevated down to 350–500 m, varying between 0.3 and $0.8\ \mu\text{mol L}^{-1}$, with the highest values measured at M2.

POC and PON vertical distribution differed from BSi, with a decreasing trend with depth. Highest concentrations were measured at M2–3, where POC and PON concentrations reached 6.2 and $1.0\ \mu\text{mol L}^{-1}$ at 28 m, respectively. This station was also characterized by a large increase in POC and PON concentrations at 450 m, likely reflecting an organic material resuspension event after the storm. Apart from M2–3, no large differences were observed at the surface, with POC and PON varying respectively between 3.3 and $5.5\ \mu\text{mol L}^{-1}$ and $0.6\text{--}0.9\ \mu\text{mol L}^{-1}$, while at the last sampled depths they varied between 0.5 and 1.9 and $0.1\text{--}0.2$.

3.2.2. Depth-integrated standing stocks

BSi, POC, PON, and Chl *a* concentrations were integrated between 0 and 200 m (Fig. 4; see supplementary Fig. S3 for integrated concentrations between 200 and 500 m), independently of the mixed-layer depth because significant biogenic and organic particulate material was measured between 100 and 200 m (Fig. 3). Integrated BSi ranged between 134 and $219\ \text{mmol m}^{-2}$ at M1/M2/M3, and a decreasing trend was observed during the survey. In line with vertical profiles, BSi standing stocks were larger at M4 (up to more than twice) where it reached $493\ \text{mmol m}^{-2}$ at the first visit, decreasing to $339\ \text{mmol m}^{-2}$ at the second visit. POC and PON standing stocks ranged between 448 and

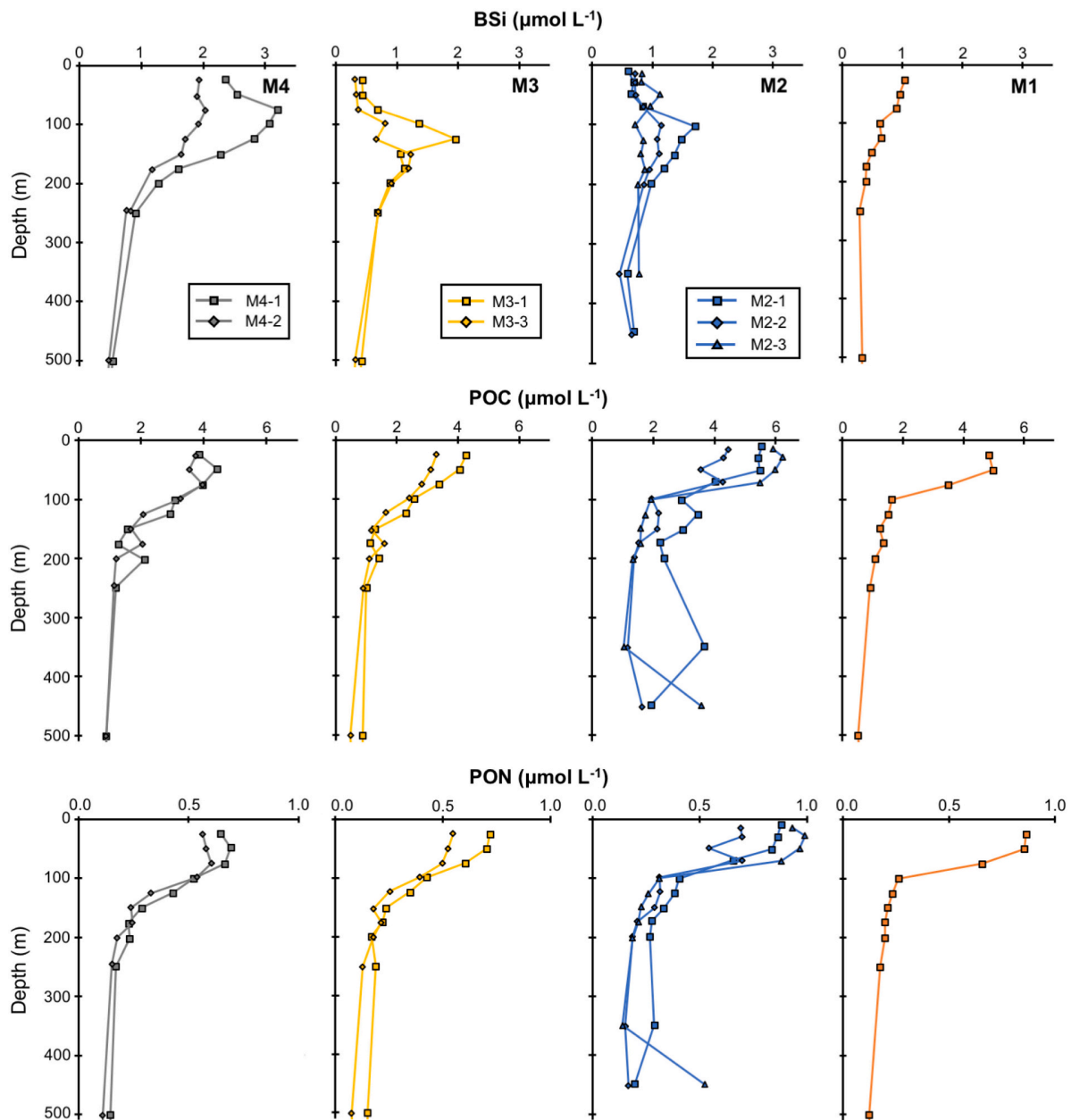


Fig. 3. Vertical distribution of biogenic silica (BSi), particulate organic carbon (POC), and particulate organic nitrogen (PON) at the four stations. Data are expressed in $\mu\text{mol L}^{-1}$. Symbols correspond to repeated visits to a same station.

756 mmol m^{-2} and 73–108 mmol m^{-2} respectively, with maximum values measured at M2–1 and lowest values measured at M3–3. Contrary to BSi, no large variations were observed between stations. A decreasing trend was observed between the first and the second visit at M2/M3/M4, but integrated stocks increased after the storm event at the plateau reference station M2 (3rd visit). Chl *a* standing stocks did not vary a lot spatially, especially between M1/M3/M4 where it ranged between 20 and 33 mg m^{-2} . Above the plateau, it varied between 30 and 53 mg m^{-2} , with the largest increase observed during the last visit, after the storm event.

3.2.3. Stoichiometry of particulate matter

The elemental ratios within the upper mixed layer (0-MLD) and the subsurface layer (MLD-200 m) are presented for the 8 visits at the 4 stations (Fig. 5) to highlight some spatial and/or temporal patterns over the study area. Within the ML, the most striking feature was the elevated

Si:C and Si:N ratios at M4 (both visits), with average values ranging between 0.54 and 0.67 and 3.42–4.05, respectively. At the other stations, Si:C (0.14–0.20) and Si:N (0.78–1.16) ratios were much closer to the empirical 0.13 and 1.12 values reported by Brzezinski (1985) for diatoms grown in nutrient-replete medium. Below the MLD, Si:C and Si:N ratios increased rapidly at every station with average values ranging respectively between 0.35 and 1.06 and 2.13–6.58, with M4–1 still displaying the highest ratios. The average C:N ratios were close to the 6.62 Redfield empirical value. In contrast to Si:C and Si:N, no large variations were observed between the 0-MLD (average: 5.71–6.32) and MLD-200 m layers (6.02–8.38).

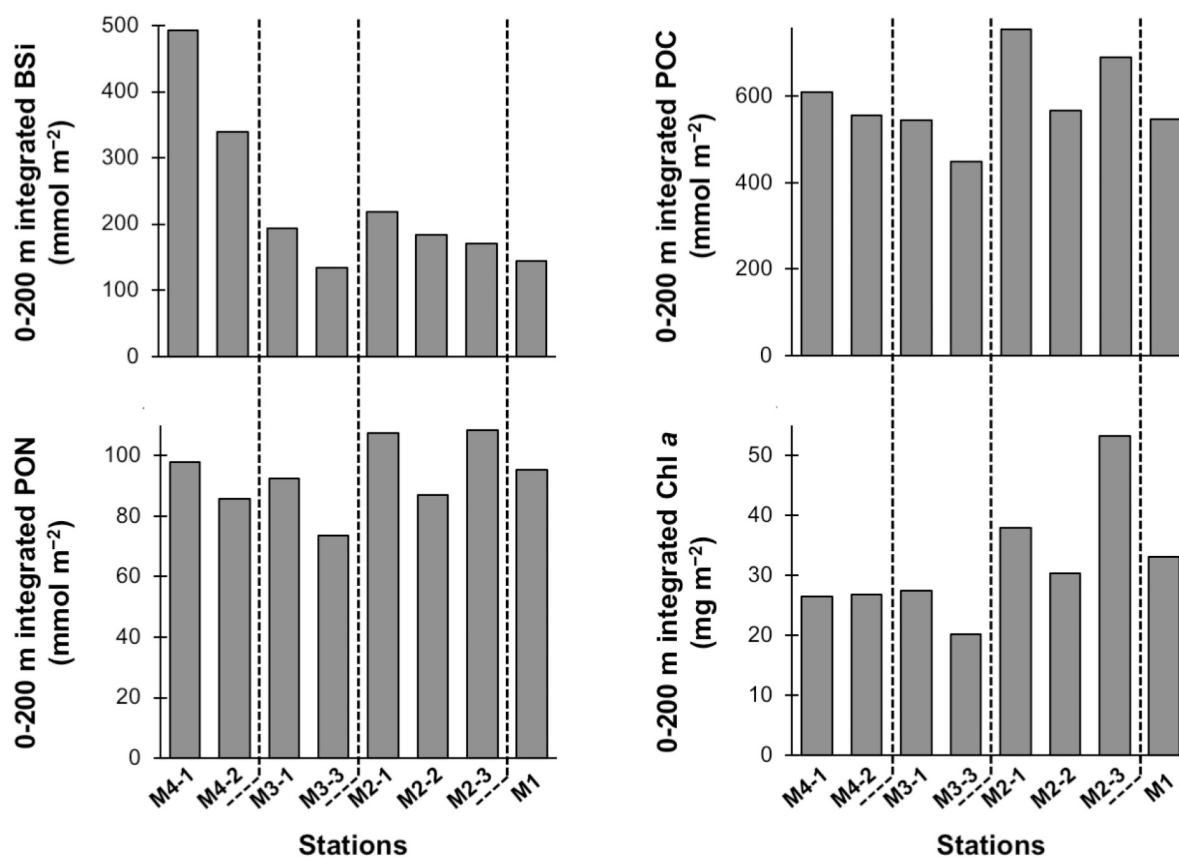


Fig. 4. Integrated BSi, POC, PON, and Chl *a* concentrations between 0 and 200 m at the four stations.

3.3. Diatom community structures: Abundances, carbon biomasses, and silica deposition activity

3.3.1. Diatom contribution to particulate organic carbon (POC)

Absolute diatom carbon biomass and its relative contribution to POC are presented in Fig. 6. Above the plateau (M2), diatom carbon biomass increased progressively between the first and last visits, on average from $10.2 \pm 3.1 \mu\text{g C L}^{-1}$ ($17 \pm 6\%$ of POC; $n = 4$) to $30.7 \pm 2.4 \mu\text{g C L}^{-1}$ ($43 \pm 6\%$ of POC) within the upper 75 m. The highest diatom C biomass measured throughout the survey was reached during the last visit at M2 ($34.1 \mu\text{g C L}^{-1}$; 69 m), representing 52% of POC biomass. At the first visit, diatom C biomass was homogeneous down to 100 m due to the accumulation of large *Eucampia antarctica* cells at this depth, while during the two following visits, it decreased rapidly below the MLD, where on average only $3.5 \mu\text{g C L}^{-1}$ (16% POC) and $2.0 \mu\text{g C L}^{-1}$ (10% POC) remained, respectively. It is interesting to notice the low but quasi constant diatom carbon biomass within the 100–200 m layer at the last two visits, which contrasts with the other stations. At the off-plateau station M4, diatom C biomass was stable within the upper 100 m at the two visits, averaging $10.5 \pm 1.8 \mu\text{g C L}^{-1}$ ($24 \pm 6\%$ of POC; $n = 8$). Lowest C biomass were measured at M3, where it averaged $2.1 \pm 0.6 \mu\text{g C L}^{-1}$ ($6 \pm 2\%$ POC; $n = 8$) at the two visits. These low biomasses can be explained by both lower abundances and the presence of diatoms having small biovolumes. In particular, the genus *Fragilariopsis* spp. was mostly composed of small *F. pseudonana* $< 10 \mu\text{m}$ at M3, whereas we counted numerous large *F. kerguelensis* at M1 and M4. Finally, diatom C biomass at M1 was homogeneous in the upper mixed layer ($9.6 \pm 0.3 \mu\text{g C L}^{-1}$; $16 \pm 1\%$ of POC), then decreased progressively with depth towards quasi non detectable values below 100 m.

3.3.2. Absolute diatom abundances

The vertical profiles of diatom abundances with the contribution of full, empty, broken, and crunched frustules are presented in Fig. 7. Overall, total diatom abundances peaked at 50 m and then decreased progressively with depth, except at station M2 where higher abundances were observed below the MLD, and at M3–3 where abundances were homogeneous in the 50–200 m layer. In the upper 75–100 m, abundances were higher at stations M1 and M4, ranging between 9.9 and $16.8 \times 10^4 \text{ cells L}^{-1}$, with the highest number of cells reached at M4–2 (50 m). In contrast, lower abundances were measured at M2 in the upper 75 m, although we observed a progressive increase between the first and last visit, from $3.2 \pm 0.9 \times 10^4 \text{ cells L}^{-1}$ ($n = 4$) to $5.8 \pm 0.3 \times 10^4 \text{ cells L}^{-1}$. The contribution of intact cells to total diatom abundances decreased rapidly below 75 m at M1/M2, whereas it declined significantly only below 100 m at M3/M4 (see also Fig. S4). Over the study area, it was homogeneous in the surface layer, with an average contribution of $66 \pm 8\%$ ($n = 31$). Above the plateau, numerous intact cells were still observed in the deepest samples located between 175 and 200 m (up to 48% at M2–2), while only 3–12% of diatoms were still intact at the other stations. The average percentage of empty and broken cells increased with depth from respectively $24 \pm 5\%$ and $3 \pm 2\%$ at the surface ($n = 8$) to $55 \pm 9\%$ and $19 \pm 9\%$ in the deepest samples. The percentage of crunched diatoms, which we consider as indicative of mesozooplankton grazing, did not exhibit either any obvious vertical or spatial trends ($5 \pm 3\%$; $n = 64$).

3.3.3. Taxon-specific contribution to total diatom abundances

Both a cluster analysis and a non-metric multidimensional scaling analysis (Fig. 8a and b) performed on total abundances at all sites and depths revealed a strong vertical and spatial structure of diatom communities. The first clustering factor is based on depth, clearly separating

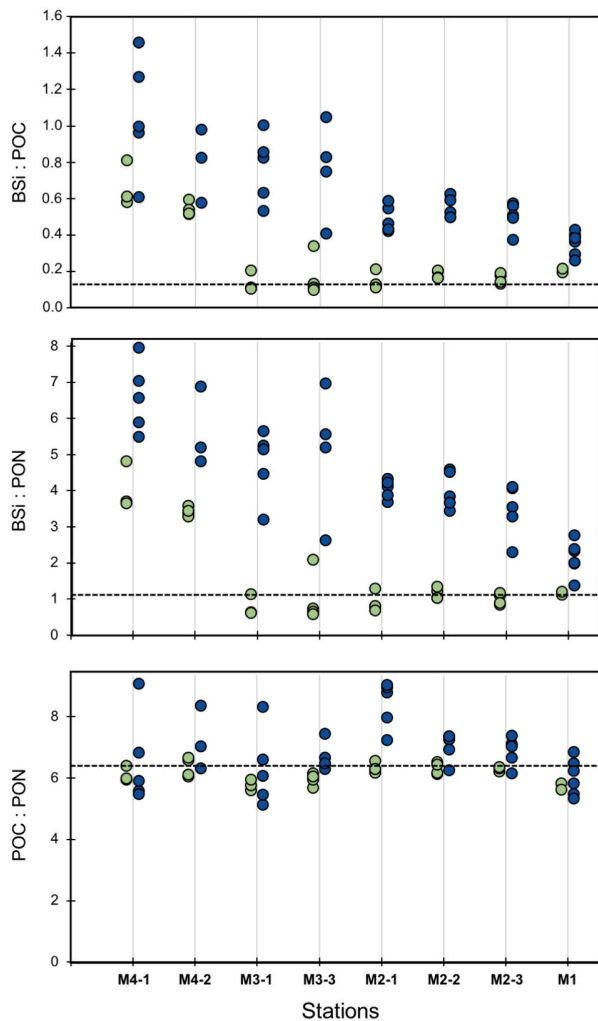


Fig. 5. BSi:POC, BSi:PON, and POC:PON molar ratios based on the bulk of particulate matter between 0–MLD (green dots) and MLD–200 m (blue dots) at the four stations. The black dashed lines represent the empirical values of Si:C (0.13), and Si:N (1.12) for nutrient-replete diatoms reported by Brzezinski, 1985, as well as the typical value of C:N (6.6) reported by Redfield et al., 1963. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

samples collected between 0 and 75/100 m (depending on the station) from samples collected below, between 100/125 and 250 m. Secondly, within surface samples, M2 is isolated from the other three stations which cluster together, while at depth two different clusters (M1/M2 vs M3/M4) are identified. The stress value of the NMDS (0.11) indicates a fair model-data fit. The NMDS plot confirms that the four clusters are different from each other in terms of their taxonomic composition, with the first axis separating diatom communities according to their depth, while the second axis highlights the spatial heterogeneity.

Taxon-specific contribution to total diatom abundances is presented in Fig. 8c. In the upper 75 m, diatom community structure above the plateau reference station M2 was clearly distinct from that observed at the other sites. At the first visit, diatoms were dominated by *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. ($29 \pm 3\%$; $n = 4$), *Thalassionema nitzschioides* ($17 \pm 3\%$), *Guinardia cylindrus* ($13 \pm 1\%$), *Corethron* spp. (only *C. inermis*; $12 \pm 1\%$), and *Cylindrotheca closterium* ($7 \pm 4\%$). A temporal evolution was observed at this station, with the third visit marked by the increasing contribution of *C. inermis* ($27 \pm 3\%$), *T. nitzschioides* ($28 \pm 5\%$) and *Cylindrotheca closterium* ($15 \pm 3\%$), while *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. and *G. cylindrus* decreased. As shown by the cluster

analysis, diatom communities in the upper 75–100 m layer were similar between M1/M3/M4 and were dominated by a mix of *Cylindrotheca closterium* ($23 \pm 14\%$), *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. ($20 \pm 5\%$), and *Fragilariopsis kerguelensis* ($16 \pm 10\%$). Below the MLD, the diatom community at M2–1 was characterized by the presence of large and heavily silicified cells of *Eucampia antarctica* ($13 \pm 6\%$; $n = 4$) which almost disappeared at the following visits. Excluding this species, deep diatom communities at M2/M1 were similar and dominated by a mix of CRS ($27 \pm 10\%$; $n = 17$), *Pseudo-nitzschia* spp. ($15 \pm 9\%$), *Fragilariopsis kerguelensis* ($13 \pm 5\%$), *Chaetoceros* spp. ($13 \pm 7\%$; mostly as small *Chaetoceros* sp. *Hyalochaete*), and *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. ($10 \pm 5\%$). Deep communities at stations M3/M4 formed a distinct cluster and were dominated by a mix of *Fragilariopsis kerguelensis* ($37 \pm 9\%$; $n = 16$), *Chaetoceros atlanticus* ($23 \pm 13\%$), *Pseudo-nitzschia* spp. ($13 \pm 5\%$), and *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. ($11 \pm 3\%$), while the contribution of CRS was minor at these sites.

When looking at the taxon-specific contribution to intact and detrital cells (see supplementary Fig. S5–8), some trends emerged. The only species that was almost exclusively observed intact at all sites within the mixed layer was *Cylindrotheca closterium* reflecting its possible recent growth and good physiological state at the time of sampling. Below the MLD, *Chaetoceros atlanticus* and the other *Chaetoceros* species (including both vegetative and resting stages) were the main contributors to intact cells, at M3/M4 and M2/M1 respectively, while *Fragilariopsis kerguelensis* cells were mostly detrital (i.e. empty, broken or crunched). Crunched frustules were mainly associated with the pennate *Fragilariopsis kerguelensis* ($42 \pm 21\%$; $n = 64$) and the centric genera *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. ($24 \pm 15\%$), suggesting a selective grazing.

3.3.4. Taxon-specific contribution to diatom carbon biomass

Taxon-specific contribution to diatom carbon biomass is presented in Fig. 9. At the reference plateau station M2, diatom carbon biomass was dominated within the upper 75 m (i.e. corresponding to the MLD) by the large centric species *Corethron inermis*, whose average contribution to biomass increased from $59 \pm 3\%$ (1st visit, $n = 4$) to $83 \pm 5\%$ (3rd visit). Important contributors were also *Guinardia cylindrus* at the first visit ($19 \pm 5\%$; $n = 4$), followed by species belonging to *Proboscia/Rhizosolenia* genera (mostly *P. alata* and *R. chunii*) whose contribution was $10 \pm 4\%$ ($n = 12$) at the three visits. The taxa *Actinocyclus/Thalassiosira* spp., *Thalassionema nitzschioides*, *Pseudo-nitzschia* spp., and *Cylindrotheca closterium* which were key contributors to diatom abundances did not contribute significantly to C biomass, due to their low biovolumes. Below the MLD, C biomass was largely dominated by *Eucampia antarctica* at the first visit ($58 \pm 11\%$; $n = 4$). Its contribution rapidly decreased at the following visits ($11 \pm 9\%$; 3rd visit), being replaced by CRS ($27 \pm 18\%$) and *Chaetoceros* spp. ($23 \pm 17\%$; mostly the small *Chaetoceros* sp. *Hyalochaete*). Apart from M2, the community structures at the other stations appeared more diverse. The large centric species *Proboscia/Rhizosolenia* spp. contributed significantly to carbon biomass throughout the water column, except below 100 m at M1 (mostly *P. inermis* and *R. chunii*; $18 \pm 11\%$, $n = 35$). Species belonging to *Actinocyclus/Thalassiosira* genera were also important contributors all over the water column ($21 \pm 10\%$; $n = 40$). Although a vertical structure was less obvious compared with diatom abundances (Fig. 8), *Chaetoceros atlanticus* contributed significantly to C biomass below the MLD at M3/M4 ($26 \pm 15\%$; $n = 18$), while *Chaetoceros* spp. (mostly the small *Chaetoceros* sp. *Hyalochaete*; $22 \pm 12\%$; $n = 5$) and CRS ($22 \pm 13\%$) were the main contributors at M1 below 100 m. Interestingly, one can notice the much lower contribution of *Fragilariopsis kerguelensis* to C biomass in comparison with diatom abundances, which can be linked to its high percentage of detrital frustules, especially below the mixed layer, as well as to their small C content per cell ($149 \text{ pg C cell}^{-1}$; see supplementary Table S1). Although it had one of the smallest biomasses ($8\text{--}25 \text{ pg C cell}^{-1}$), *Cylindrotheca closterium* contributed on average to $17 \pm 11\%$ of diatom C ($n = 8$) in the upper 100 m at M3, due to elevated abundances. *Corethron* spp. contributed significantly to C biomass at some depths at

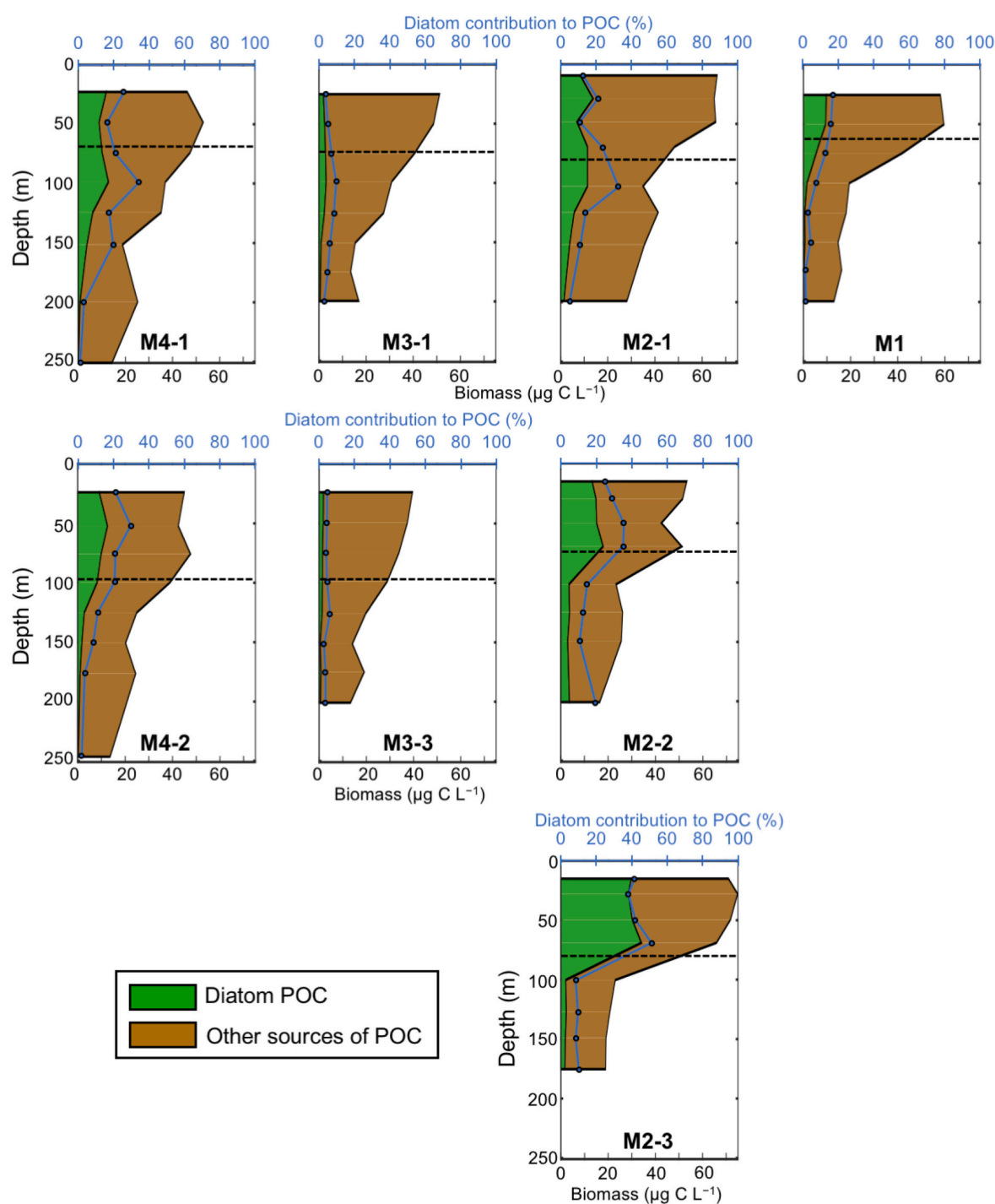


Fig. 6. Absolute diatom C biomass and its contribution to POC. The sum of the green and brown filled areas gives the total POC. The blue curve indicates the diatom contribution to total POC (in percent). The dashed line indicates the location of the mixed layer depth (MLD).

station M1/M3/M4, but unlike M2, it belonged mainly to the species *C. pennatum*.

3.3.5. Taxon-specific contribution to biogenic silica deposition

The contribution of each taxon to biogenic silica deposition is presented in Fig. 10. The diversity appears smaller than in the previous figures for several reasons: first, species identification is harder in epi-fluorescence than in bright-field microscopy and leads to down-grading of the upper taxonomic level; second, because less species were actively

silicifying in a given sample relative to the total number of taxa, meaning that some species were not active at the time of the incubation even though present as intact cells.

Above the plateau station M2, total PDMPO fluorescence increased progressively between the first and the last visit from a maximum of $4.1 \times 10^6 \text{ AU L}^{-1}$ (M2-1; 19 m) to $12.1 \times 10^6 \text{ AU L}^{-1}$ (M2-3; 9 m). This increasing silicification activity was associated with the development of *Corethron inerme* whose average contribution to total silicification was low at M2-1 ($13 \pm 10\%$; $n = 3$), but increased to $52 \pm 9\%$ ($n = 4$) and 47

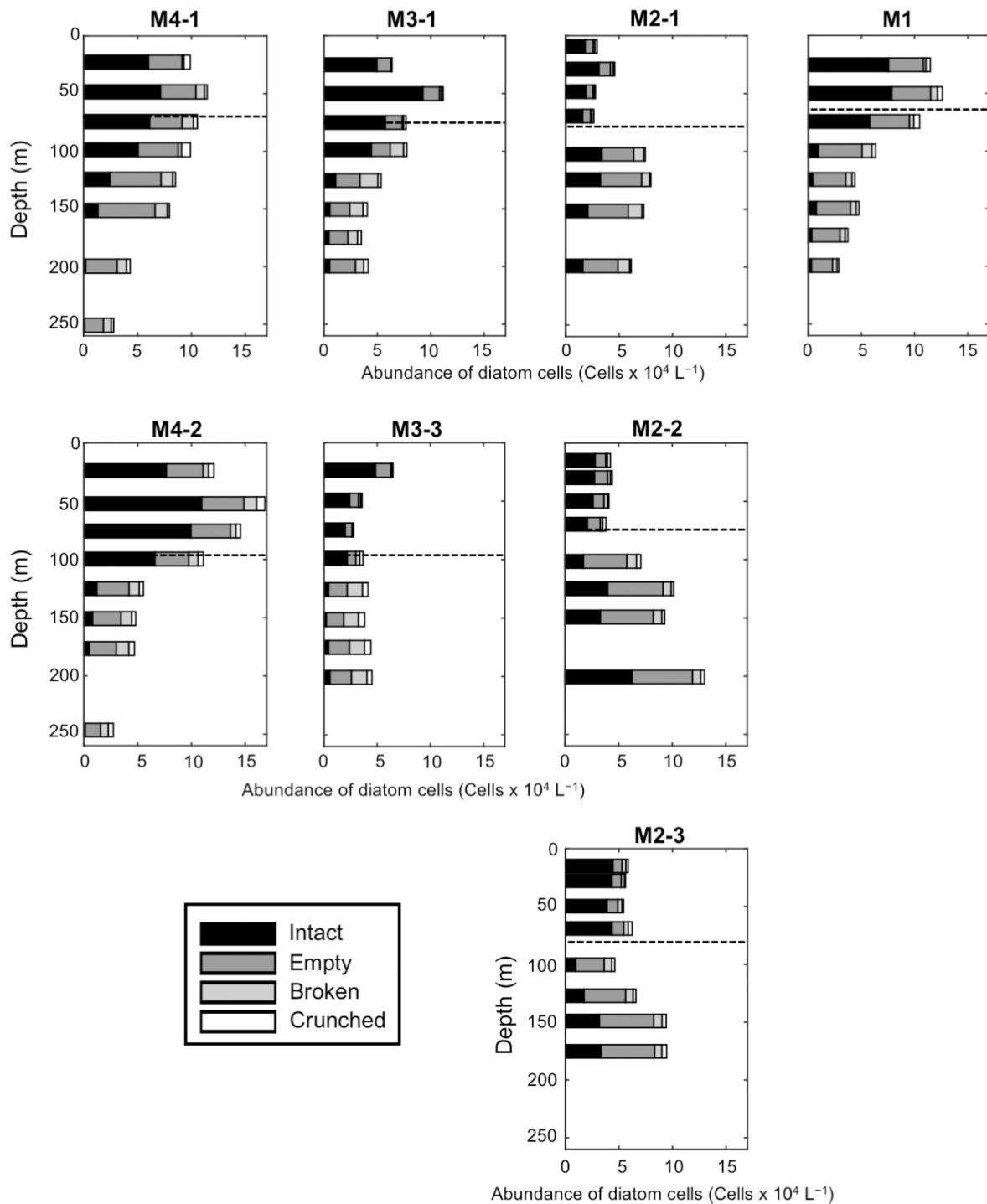


Fig. 7. Vertical distribution of intact and detrital (i.e. empty, broken, and crunched) frustule abundances. The dashed line indicates the location of the MLD.

$\pm 6\%$ ($n = 4$) at M2-2 and M2-3, respectively. *Proboscia/Rhizosolenia* spp. (mostly *P. alata*) were also actively silicifying, with an average contribution of $39 \pm 16\%$ ($n = 11$) to PDMPO fluorescence throughout the survey. *Fragilariopsis* spp. cells (likely including *F. kerguelensis*, although identification to the species level was difficult) were actively silicifying at this station, albeit as a smaller contributor ($14 \pm 10\%$; $n = 11$). At M2, we also incubated samples that were collected at 100 and 125 m (data not shown), but silicification activity was almost null, and we did not observe any labelled *Eucampia antarctica* or CRS, although

they were important contributors to both abundances and C biomass at those depths. The lowest total PDMPO fluorescence was measured at M3-1 ($< 1.0 \times 10^6$ AU L⁻¹) where silicification activity was almost constant throughout the upper 100 m. Very few taxa contributed to biogenic silica deposition, which was dominated by the activity of *Fragilariopsis* spp. ($48 \pm 17\%$; $n = 4$) and *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. centric cells ($44 \pm 15\%$; $n = 4$). By contrast, the highest total PDMPO fluorescence was measured at M1, reaching 25.0×10^6 AU L⁻¹ at the surface before decreasing progressively with depth. At this station,

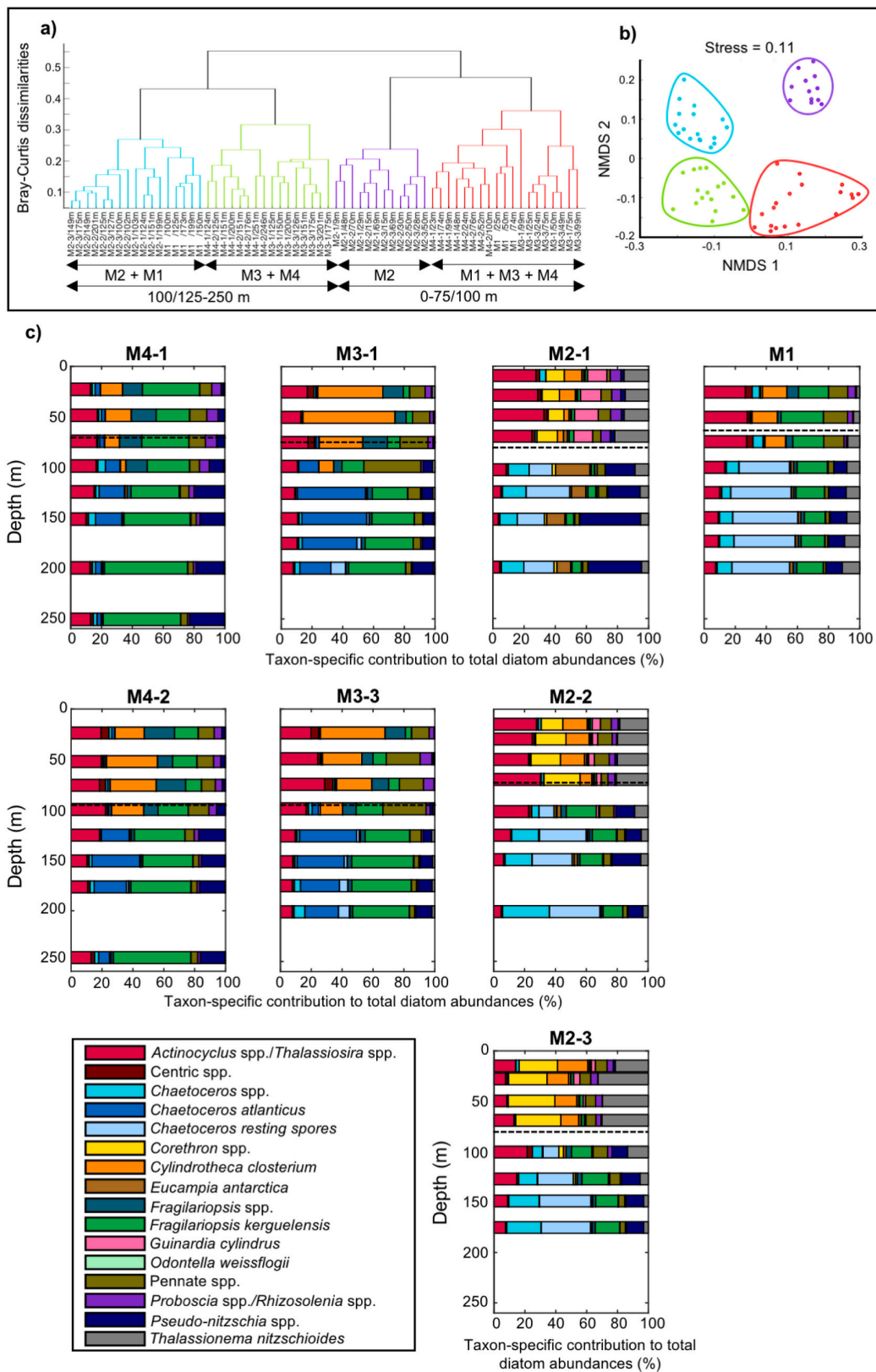


Fig. 8. Community structure and taxon-specific contribution to total diatom abundances. (a) Cluster analysis performed on $\log(x + 1)$ abundances. The dendrogram displays the similarity relationship among samples in terms of their taxonomic composition. (b) Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination plot. Stations are coloured according to the cluster they belong to. (c) Taxon-specific contribution to total diatom abundances. Total abundances include both intact and detrital cells. Taxa are mutually exclusive, e.g. *Chaetoceros* spp. include all *Chaetoceros* species, excluding *C. atlanticus* and CRS. The dashed line indicates the location of the MLD.

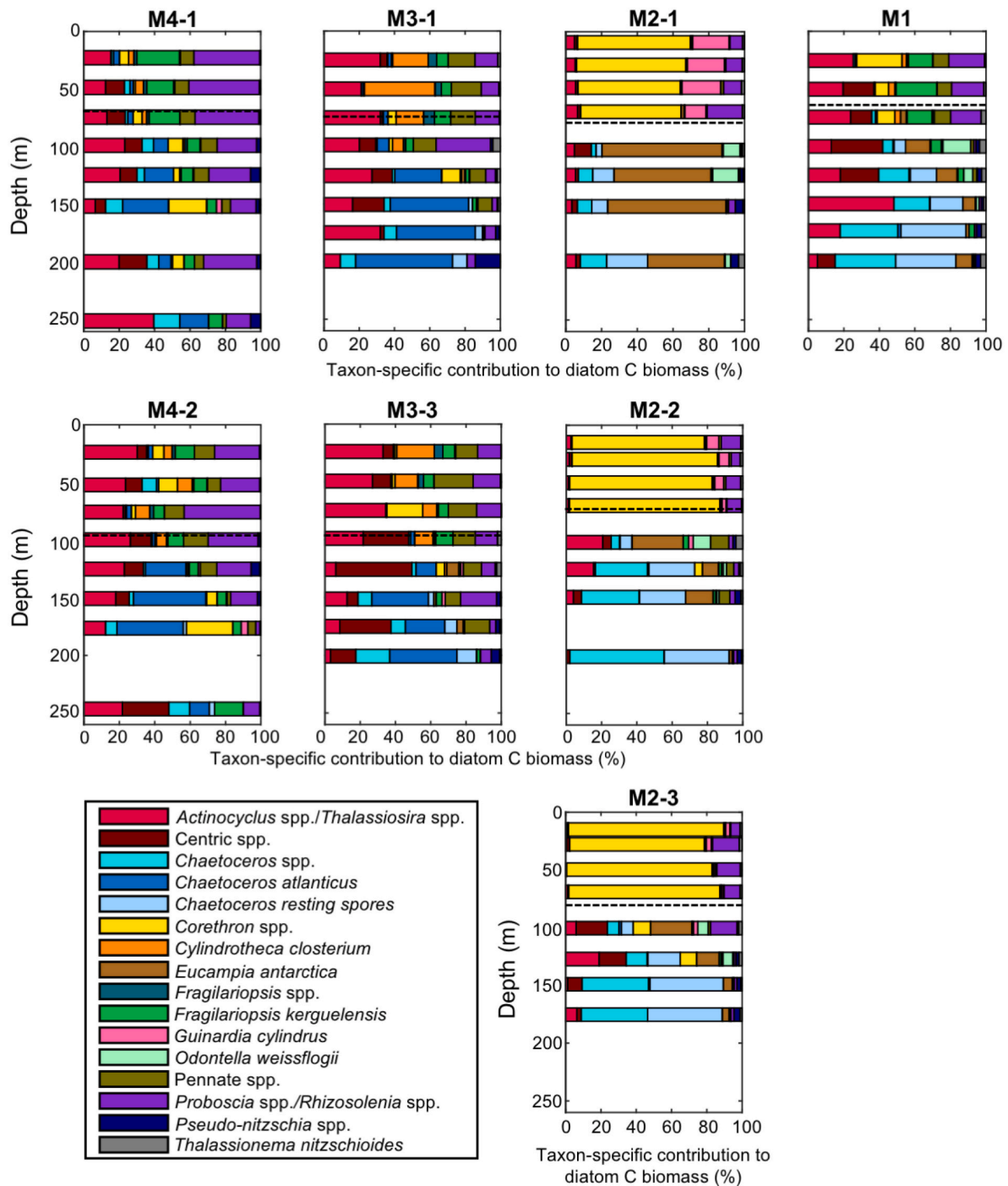


Fig. 9. Taxon-specific contribution to diatom carbon biomass. The dashed line indicates the location of the MLD.

Fragilariopsis spp. and *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. were the most important contributors down to 90 m (respectively $31 \pm 18\%$, and $30 \pm 19\%$; $n = 4$). Actively silicifying *Corethron pennatum* were also observed at the surface (47% at 13 m), whereas *Rhizosolenia* spp. and *Chaetoceros* spp. were observed deeper, contributing respectively to 21% at 60 m and 10% at 90 m. At the reference HNLC station M4, total PDMPO fluorescence was close to M1, reaching $21.0 \times 10^6 \text{ AU L}^{-1}$ at M4-1 (29 m). This station was also the most diverse in terms of silicifying community. Indeed, throughout the two visits ($n = 8$), many different taxa were producing new frustules, including *Fragilariopsis* spp. ($30 \pm 12\%$),

Actinocyclus/Thalassiosira spp. ($21 \pm 10\%$), *Proboscia/Rhizosolenia* spp. ($16 \pm 13\%$), *Corethron pennatum* ($9 \pm 11\%$), *Chaetoceros dictyota* ($5 \pm 5\%$), *C. atlanticus* ($4 \pm 4\%$), and *Membraneis* spp. ($4 \pm 6\%$). Based on McNair et al. (2015) experimental results, which showed that the BSi:PDMPO incorporation ratio was higher at $[\text{Si}(\text{OH})_4] > 3 \mu\text{mol L}^{-1}$, it is plausible that relative differences between M1/M4 ($[\text{Si}(\text{OH})_4] > 3 \mu\text{mol L}^{-1}$ within the mixed layer) and M2/M3 ($[\text{Si}(\text{OH})_4] < 3 \mu\text{mol L}^{-1}$) in terms of total PDMPO fluorescence would be even higher if converted to new BSi.

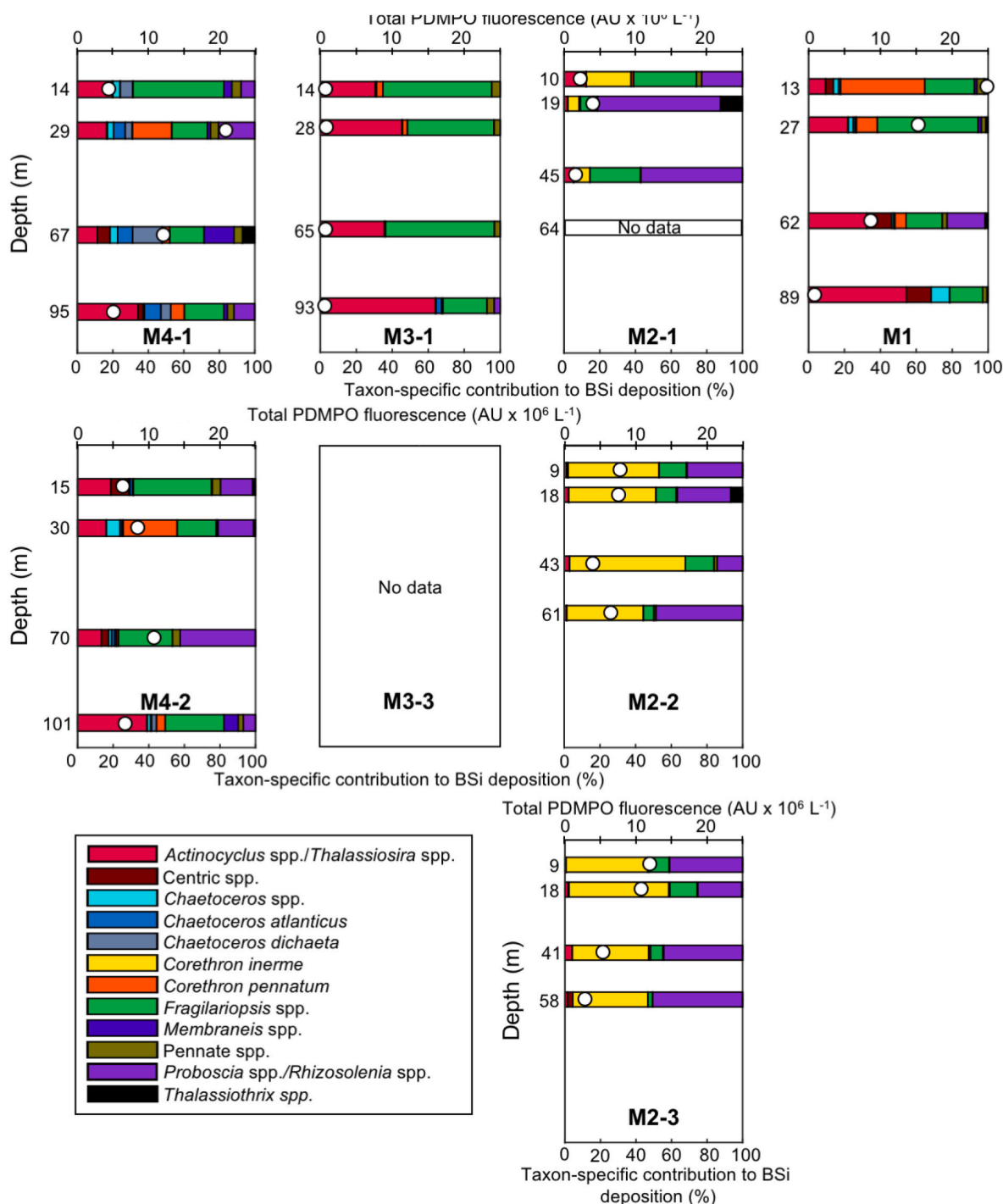


Fig. 10. Community silicification activity and taxon-specific contribution to biogenic silica deposition, based on PDMPO staining. White dots correspond to the total PDMPO fluorescence (AU x 10⁶ L⁻¹), i.e. the sum of each taxon absolute fluorescence. Collection depths were adjusted to correspond to simulated irradiance depths, which were equal to 50%, 25%, 4%, and 1% of the surface PAR. Samples collected deeper and incubated in the dark did not fluoresce and therefore are not presented. Colour code and taxa presented are intentionally different from Figs. 8 and 9 to show taxa that were important contributor to BSi deposition, while they were not dominant to abundances and/or C biomass. No data are reported for station M3-3 due to technical problems during incubations.

3.4. Species-specific properties driving diatom elemental stoichiometry

3.4.1. Diatom Si:C ratio

Si:C ratios based on calculated diatom carbon biomass (defined hereafter as Si:C_{diatom}) instead of total POC are presented in Fig. 11. Within the ML, Si:C_{diatom} ratios were well above the 0.13 value reported

by Brzezinski (1985) with the highest values measured at M3/M4 (range: 2.4–3.6), intermediate values at M1 (1.2–1.3), and the lowest ones at M2 (range: 0.4–0.9). Above the plateau, a decreasing trend was observed throughout the survey period. Overall, such elevated Si:C_{diatom} ratios in the upper layer can be explained by several factors including the presence of detrital frustules, a high silicification degree, or a low

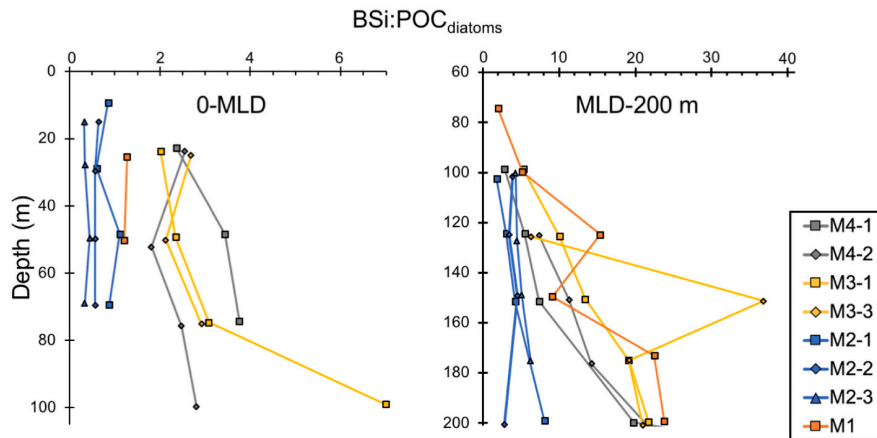


Fig. 11. Vertical profiles of $\text{Si:C}_{\text{diatom}}$ ratios between 0-MLD (left panel) and MLD-200 m (right panel). This ratio is based on calculated diatom carbon biomass rather than the bulk POC measurements.

carbon content per cell. Below the ML, $\text{Si:C}_{\text{diatom}}$ ratios increased drastically with average values between 3.7 and 20.8, evidencing the preferential recycling of soft organic matter over BSi dissolution. At 200 m, where a significant fraction of diatom organic matter is likely to have been remineralized, $\text{Si:C}_{\text{diatom}}$ were still much lower at M2 in comparison with stations located outside the plateau.

3.4.2. Diatom silicification degree

The degree of silicification (i.e. the quantity of BSi deposited per surface unit) was semi-quantitatively estimated by normalizing the PDMPO fluorescence of each labelled cell with its labelled surface area (expressed in Arbitrary fluorescence Unit per μm^{-2}). Fig. 12 shows the degree of silicification for the most important contributors to BSi deposition. Small ($< 10 \mu\text{m}$) *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. were less silicified at the iron-fertilized station M2 during the first two visits (Mann-Whitney U test, $p < 0.05$), whereas no significant differences were observed between the other stations. This was even more evident for the 10–30 μm size fraction characterized by a mean silicification degree equal to $0.51 \pm 0.30 \text{ AU } \mu\text{m}^{-2}$ at M2-1/M2-2, which was 3–4 times lower than at other stations ($1.46\text{--}2.38 \text{ AU } \mu\text{m}^{-2}$) but tended to increase during the successive visits. Diatoms belonging to the genus *Fragilariopsis* (small and large) were the most heavily silicified of all actively silicifying species. However, statistical analysis showed their degree of silicification was significantly lower at M2 (range: 2.44–2.70 $\text{AU } \mu\text{m}^{-2}$ and 1.40–2.12 $\text{AU } \mu\text{m}^{-2}$ for the size-classes < 10 and 10–30 μm , respectively) in comparison with M1/M4 (range: 3.34–5.39 $\text{AU } \mu\text{m}^{-2}$ and 3.91–7.40 $\text{AU } \mu\text{m}^{-2}$). Actively silicifying *Corethron inerme* were mostly observed at station M2 (Fig. 10). Girdle bands of *C. inerme* were weakly silicified (mean: $0.70 \pm 0.31 \text{ AU } \mu\text{m}^{-2}$; $n = 133$). Half-valves of *C. inerme* were more silicified with an average silicification degree equal to $2.70 \pm 1.19 \text{ AU } \mu\text{m}^{-2}$ ($n = 54$). Labelled girdle bands of *Proboscia alata* were also numerous at M2/M4. Again, the degree of silicification was significantly lower at the plateau station M2 for the three visits ($1.58 \pm 0.46 \text{ AU } \mu\text{m}^{-2}$, $n = 111$) compared with the reference HNLC station M4-1 ($2.87 \pm 0.85 \text{ AU } \mu\text{m}^{-2}$, $n = 7$). Although not a dominant contributor to BSi deposition, we found that *Chaetoceros atlanticus*, an important contributor to both abundances and carbon biomass at M3/M4, was weakly silicified ($1.04 \pm 0.78 \text{ AU } \mu\text{m}^{-2}$, $n = 71$).

3.4.3. Diatom species-specific physiological state below the mixed layer

A detrital:intact cell ratio (defined hereafter as D:I ratio) averaged over the deep MLD-250 m layer was calculated to determine the physiological state of the cells exported out of the mixed layer (Table 2). Following Rembauville et al., 2015, we used the threshold values of 2 (representing species mainly observed as detrital cells) and 0.5

(representing species mainly observed as intact cells). Among the main contributors to total diatom abundances below the ML (Fig. 8), diatom taxa displaying D:I ratios > 2 were in decreasing order of importance: *Fragilariopsis kerguelensis*, *Pseudo-nitzschia* spp., *Actinocyclus/Thalassiosira* spp., and *Chaetoceros atlanticus*, indicating those taxa were mostly empty, broken or crunched below the MLD. Instead, *Chaetoceros* spp. (mostly a small *Chaetoceros* sp. *Hyalochaete*) and CRS displayed D:I ratios < 0.5 at M2, meaning they were preferentially found intact below the ML. *Eucampia antarctica* displayed ratios in between the thresholds < 2 and > 0.5 at M2-1 where it was an important contributor to diatom abundances, meaning this species was equally represented by full and empty cells. Finally, some taxa that were numerically important at the surface were few in number below the MLD (e.g. *Fragilariopsis* spp. such as *F. pseudonana*, *Corethron inerme*, *Cylindrotheca closterium*), suggesting they were not efficient vectors for both Si and C export.

4. Discussion

The MOBYDICK results presented above make it possible to draw the major characteristics of the final stage of the seasonal bloom around the Kerguelen Plateau by illustrating the relationships between the structure of its diatom communities and its regional biogeochemistry. While past oceanographic surveys (KEOPS1: January/February 2005; KEOPS2: October/November 2011) identified the physical mechanisms leading to the vertical input of iron-rich deep waters which are responsible for the recurrent plateau bloom development (Blain et al., 2007; Park et al., 2008a), the MOBYDICK project focused on the study of the relationships that exist between the oceanic biodiversity and the operation of the biological carbon pump. In this paper we specifically address the question of the elemental composition and stoichiometry of particulate matter and how these parameters may be driven by diatom community composition and species-specific properties (e.g. physiological state, life stages, carbon content, silicification degree etc.), above the Fe-fertilized plateau and in offshore waters.

4.1. Biogeochemical environments at the final stage of the Kerguelen bloom

At the beginning of our survey (February 26th), the siliceous biomass at station M2 located above the Kerguelen Plateau had mainly accumulated within a deep silica maximum (DSM) located at 100 m ($1.7 \mu\text{mol L}^{-1}$), before progressively receding at the following visits. An opposite trend was observed in the upper 75 m corresponding to the mixed layer (ML), where BSi slightly increased from 0.6 to $0.8 \mu\text{mol L}^{-1}$, while a three-fold diatom C biomass increase ($10.2\text{--}30.7 \mu\text{g C L}^{-1}$)

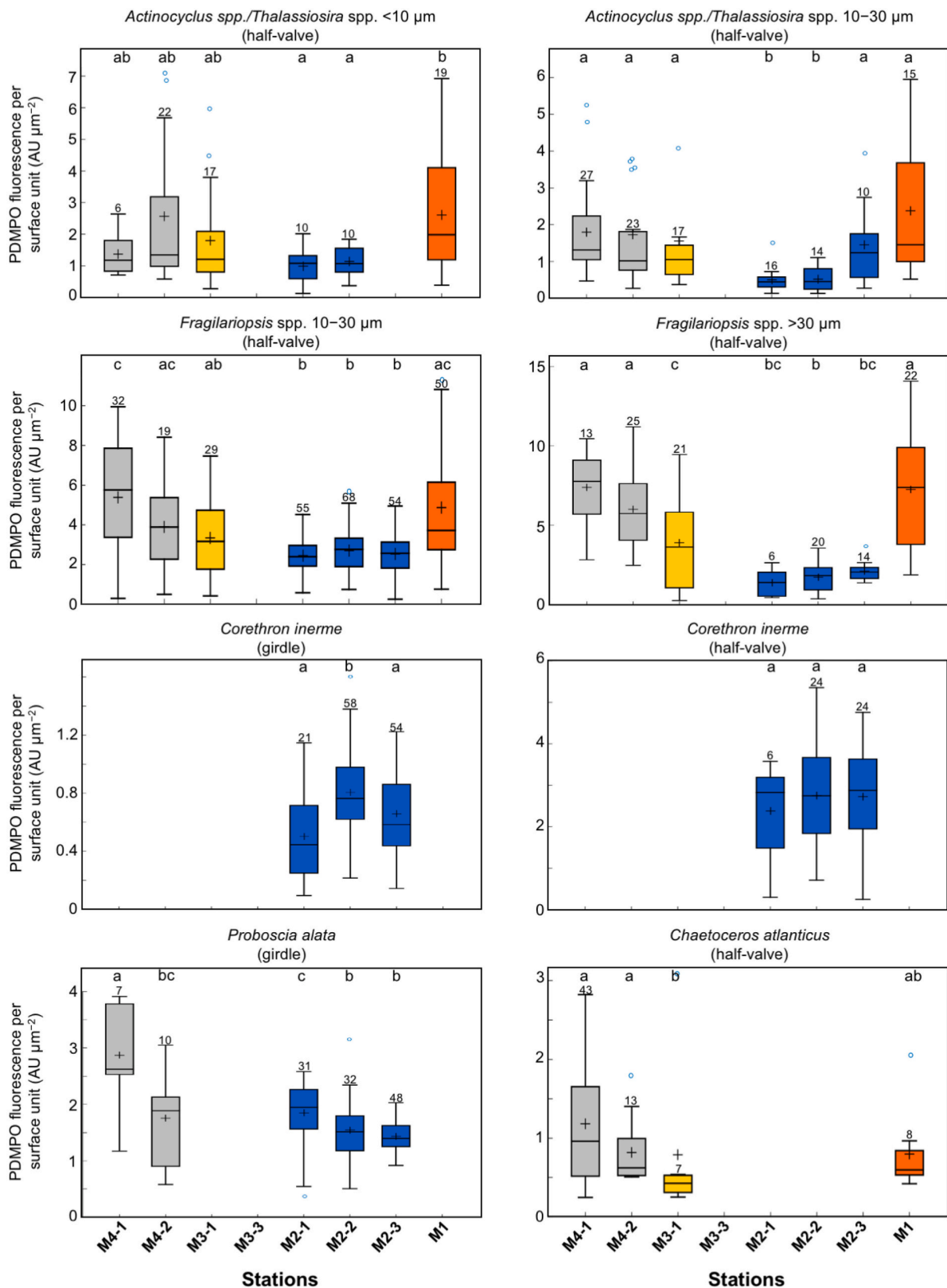


Fig. 12. Silicification degree estimated through PDMPO staining. Taxa presented are the most actively silicifying ones. The bottom and top edges of the box indicate the 25th and 75th percentiles, respectively. The line inside the box and the asterisk represent the median and the mean, respectively, and were calculated based on the data from all incubation depths. The vertical lines extend to the minimum and maximum values, while blue dots correspond to outliers. The number of observations for each box is indicated above the vertical line. Boxplot of which medians are not statistically different are indicated by the same letter (Mann-Whitney U test, $p > 0.05$)

Table 2

Average detrital:intact frustules ratios (D:I) below the MLD. Number in brackets correspond to the standard deviations. "Ab" corresponds to the relative abundance averaged below the MLD. Bold numbers represent numerically dominant taxa below the mixed layer depth, i.e. with a relative contribution to total diatom abundances higher than 10%.

Species and genera grouping	M4-1		M4-2		M3-1		M3-3		M2-1		M2-2		M2-3		M1	
	D:I	Ab	D:I	Ab	D:I	Ab	D:I	Ab	D:I	Ab	D:I	Ab	D:I	Ab	D:I	Ab
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i>	58.6 (71.3)	41	51.1 (35.3)	39	64.5 (55.7)	27	221.8 (57.5)	36	63.6 (79.5)	4	78.6 (84.7)	16	113.4 (81.7)	15	134.2 (126.8)	17
<i>Chaetoceros</i> resting spore	0.3 (0.3)	0	0.3 (0.3)	1	1.1 (1.5)	3	1.4 (0.3)	4	0.5 (0.1)	20	0.4 (0)	25	0.7 (0.1)	25	7.5 (1.4)	32
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	34.2 (44.2)	17	74.6 (97.8)	16	6.2 (4.5)	8	9.4 (3.2)	8	13.3 (3.9)	28	11.1 (3.7)	13	12.7 (2.7)	11	20.4 (13.3)	9
<i>Actinocyclus/Thalassiosira</i> spp.	24.4 (28.3)	13	26.8 (18.2)	13	20.4 (14.6)	10	28 (8.5)	8	10.2 (8.1)	5	50.1 (72.4)	11	29.4 (19.9)	13	24.2 (17.7)	13
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	2.2 (2.6)	10	3.4 (3.6)	19	3.3 (0.3)	31	8.7 (2.7)	29	- (-)	0	1.2 (0.7)	0	2 (1.7)	0	1 (0.5)	0
<i>Chaetoceros</i> spp.	1.9 (2.2)	3	0.5 (0.3)	2	0.8 (0.6)	2	0.7 (0.2)	3	0.6 (0.1)	14	0.4 (0.1)	17	0.5 (0.1)	15	1.1 (0.7)	8
<i>Pennate</i> spp.	18.7 (25)	5	67 (97.3)	4	23.9 (30.6)	12	17.3 (16.5)	4	24.9 (24.9)	4	30.8 (23)	5	31 (28.3)	6	5.7 (5.3)	4
<i>Thalassionema nitzschoides</i>	1.2 (0.7)	0	2.3 (1.5)	0	2.6 (1.8)	1	6.4 (3.5)	2	2 (0.9)	6	4.2 (1.2)	5	6.6 (1.2)	6	11 (8.2)	9
<i>Eucampia antarctica</i>	- (-)	0	- (-)	0	0.1 (0.1)	0	0.4 (0.2)	0	1.5 (1.6)	13	2.2 (2.3)	2	1.2 (0.9)	1	17.1 (24.1)	2
<i>Fragilariopsis</i> spp.	12.9 (20)	4	18.4 (8)	1	11 (13.4)	3	62 (-)	2	28.1 (24.4)	1	51.6 (25.9)	2	59.8 (56.9)	3	8.7 (6.8)	2
<i>Corethron inerme</i>	2.6 (3.7)	0	1.3 (0.3)	0	1.3 (1.1)	0	1 (-)	0	- (-)	2	16.8 (-)	1	28.2 (22.3)	1	3.7 (-)	0
<i>Cylindrotheca closterium</i>	0.9 (1.4)	1	1 (1.4)	0	0.4 (0.5)	2	0.1 (0.1)	0	- (-)	0	0.1 (0.2)	0	0 (0)	0	0 (0)	2
<i>Proboscia/Rhizosolenia</i> spp.	2.6 (2.4)	3	4.1 (2.1)	2	2.8 (2.3)	1	3.9 (0.9)	1	5.4 (2.7)	0	5.6 (0.9)	1	5.4 (2.8)	1	9.6 (7.2)	0
<i>Centric</i> spp.	11.8 (14.5)	1	12.3 (14.5)	1	11.6 (17.1)	1	12 (10.9)	1	15.8 (2.1)	1	19.7 (9.5)	1	13.6 (16.4)	2	13.6 (10.5)	1
<i>Guinardia cylindrus</i>	6 (7.8)	0	1.7 (1.2)	0	3 (2.8)	0	3 (2.8)	0	8.3 (7.4)	1	6.9 (4.7)	1	6.6 (5.1)	0	1 (1.4)	0
<i>Odontella weissflogii</i>	- (-)	0	- (-)	0	- (-)	0	- (-)	0	3.2 (3.7)	1	1.6 (1.3)	0	0.7 (0.2)	0	0.8 (0.9)	0

occurred following the development of a population of large *Corethron inerme*. However, these concentrations were fairly low by comparison to diatom biomasses measured earlier in the season both for Si (up to 21.3 $\mu\text{mol L}^{-1}$; Mosseri et al., 2008) and C (up to 100 $\mu\text{g C L}^{-1}$; Armand et al., 2008b). Contrary to BSi, Chl *a*/POC/PON standing stocks did not show large variations between on- and off-plateau stations, which can be attributed to the decaying stage of the yearly bloom. Silicic acid concentrations were depleted (1.2 $\mu\text{mol L}^{-1}$ at the surface) whereas nitrate and phosphate levels were still elevated, which confirms the high H_4SiO_4 uptake affinity of diatoms previously mentioned by Mosseri et al. (2008) over the Kerguelen Plateau. Inputs of H_4SiO_4 through vertical mixing enhanced by internal waves (Park et al., 2008a), as well as BSi dissolution evidenced by Closset et al. (2014) could have sustained this persisting diatom community. In addition, a large storm event on March 10th with wind speeds up to 50 knots for two days led to a deepening of the MLD during the last visits at M2/M3/M4 (Table 1), enabling a pulse input of H_4SiO_4 in the surface layer. This input must have been limited and, although diatom growth was stimulated, we observed a rapid emergence of Si limitation signs on the plateau where H_4SiO_4 concentrations and Si:N ratios were at the lowest: (1) SEM images as well as PDMPO single-cell analysis revealed that *Corethron inerme* frustules were very weakly silicified, with collapsed frustules in most images, (2) germination experiments performed on *Odontella weissflogii* resting spores (Leblanc et al., in prep.) incubated under two different treatments (light + Si + P vs. light only) indicated that Si addition was the main factor triggering spore germination.

On the western side of the Kerguelen Plateau, it is unlikely that station M3 and M4 were influenced by iron fertilization from the plateau, due to the eastward flow associated with the PF (Park et al., 2008b, 2014; Zhou et al., 2014). These two stations were marked by an important deepening of the MLD following the storm (from 69 to 96 m)

but Ze was always deeper (from 95 to 101 m) suggesting that diatoms were not prone to light limitation in this area. However, stations M3 and M4 exhibited contrasted biogeochemical environments. At M3, silicic acid concentrations were low at the surface (2.4 $\mu\text{mol L}^{-1}$), suggesting a strong H_4SiO_4 limitation since Southern Ocean diatoms have long been shown to exhibit very high K_S values for H_4SiO_4 under HNLC conditions (Jacques, 1983; Nelson and Tréguer, 1992; Franck et al., 2000; Nelson et al., 2001; Quéguiner, 2001; Mosseri et al., 2008). As a matter of evidence, diatom abundances decreased sharply throughout the survey period while silicification activity as well as diatom contribution to C (average in the ML: 5% POC) were the lowest recorded during the cruise. This station has been extensively studied during past oceanographic surveys (e.g. KEOPS1 & 2) and corresponds to the time series station KERFIX (Jeandel et al., 1998). These studies reported very low diatom productivity year-round in these waters with C biomass rarely exceeding 3 $\mu\text{g C L}^{-1}$ (Kopczyńska et al., 1998; Lasbleiz et al., 2016), and phytoplankton abundances largely dominated by naked pico- and nano-flagellates (Kopczyńska et al., 1998). According to Pauthenet et al. (2018), the zonal position of the PF is highly variable throughout the productive season on the westernside of the plateau and is located further south by up to 4° latitude in March compared to September. Hence, it isolates M3 from the southern Antarctic surface water (AASW), giving one potential explanation to the lower diatom contribution in this area, since flagellates are known to outnumber diatoms north of the PF (Kopczyńska et al., 1986). In a study investigating the whole microplankton community structure across the Subantarctic and Polar Front, Rembauville et al. (2016) also showed that dinoflagellates and ciliates dominated microplankton POC in the PFZ, while diatoms dominated in the AAZ. Unexpectedly, we measured the highest siliceous biomass at the reference HNLC station M4, where BSi concentrations reached 3.2 $\mu\text{mol L}^{-1}$ at the DSM (1st visit), then started to decrease shortly after.

Intermediate silicic acid concentrations were measured ($\approx 4.5 \mu\text{mol L}^{-1}$) that appeared however sufficient for diatoms to grow since they were actively silicifying within the upper 100 m (Fig. 10). Elevated BSi concentrations in HNLC waters were also reported in a similar HNLC environment earlier in the season, reaching $6.5 \mu\text{mol L}^{-1}$ at the end of January (Mosseri et al., 2008). Heavily silicified species (e.g. *Fragilariopsis kerguelensis*) were particularly abundant at M4–1, which likely drove BSi towards elevated values. Hence, our results show that diatoms can maintain a significant Si biomass in HNLC waters, even exceeding those measured above the plateau at the end of the productive period.

On the eastern side of the Kerguelen Plateau, M1 was likely not limited by nutrients since we did not observe a DSM characterizing nutrient depleted waters and H_4SiO_4 concentrations were the highest (range: $6.6\text{--}6.9 \mu\text{mol L}^{-1}$) we have recorded. By contrast with M3 and M4, iron could have been supplied to this station by the transport of Fe-rich waters that circulate from the Kerguelen-Heard shelf basin into the deep basin east of the Kerguelen Islands (van Beek et al., 2008; Park et al., 2014). The ML was weakly stratified, which could have promoted nutrient diffusive input from the deep reservoir. Diatoms in this region were the most actively silicifying, yet they did not reach a significant Si biomass ($\text{BSi} < 1 \mu\text{mol L}^{-1}$). Grazing could have prevented biomass accumulation, which is substantiated by elevated concentrations of pheopigments at this station (Irion et al., submitted).

All our observations agree as to the presence of a final phase of the seasonal phytoplankton development on all of the stations studied. However, differences are apparent in the factors controlling the emerging biogeochemical properties. The geographic location in relation to the plateau but also in relation to the PF (via the influence of the AASW) leads us to consider a modulation of these properties by the degree of limitation by iron and/or H_4SiO_4 and the intensity of grazing, both having direct effects on the structure of phytoplankton communities and their physiological state as will be discussed in the following sections.

4.2. The influence of diatom communities on C:N:Si elemental ratios

Redfield (1958) stated that “the environment not only determines the conditions under which life exists, but the organisms influence the conditions prevailing in their environment”. Later on, Redfield et al. (1963) provided the bases for reflecting upon the influence of the physiology of organisms on the composition of seawater, giving rise to the so-called ‘Redfield-Ketchum-Richards (RKR) ratio’ $\text{C/N/P} = 106/16/1$. Towards the end of the 90’s the emphasis was shifted to the role of the environment on the stoichiometry of particulate organic matter and the influence of iron availability on diatom stoichiometry has been widely recognized and elevated at the paradigm level (Hutchins and Bruland, 1998; Takeda, 1998; Hoffmann et al., 2007; Baines et al., 2010). Following this paradigm, diatoms growing in Fe-depleted HNLC waters should have higher (2–3 times) Si:C and Si:N ratios when compared to some empirical values (Si:C = 0.13, Si:N = 1.12) determined by Brzezinski (1985), which is supposed to indicate the development of more heavily silicified diatoms. Nevertheless, lower Si content relative to C and N under high iron conditions can be linked to either an increase in cellular organic matter or a decrease in cellular BSi concentration, highlighting the species-specific response to iron enrichment (Takeda, 1998; Twining et al., 2004; Hoffmann et al., 2007; Baines et al., 2011). Finally, a few studies pointed out that elemental ratios are primarily driven by taxonomic composition of resident diatom communities rather than a short term physiological response to iron addition (Hoffmann et al., 2006; Baines et al., 2010; Closset et al., 2014; Lasbleiz et al., 2014), again highlighting the primary role played by phytoplankton community structures in driving the biogeochemical cycles.

In our study, mixed layer Si:C and Si:N ratios in the bulk particulate matter (Fig. 5) were close to the empirical values of Brzezinski (1985) at M1/M2/M3 (0.11–0.20 and 0.65–1.16, respectively) while they were

significantly higher at the HNLC reference station M4 (0.52–0.59 and 3.36–3.66, respectively), which at first sight could indicate the presence of more heavily silicified diatoms. However, care should be taken when drawing conclusions about the diatom silicification degree based solely on particulate matter ratios. Indeed, these ratios result from the net effect of species-specific Si:C and Si:N composition (Sackett et al., 2014), subsequent species-specific mortality pathways, diatom contribution to particulate organic matter and the presence of detrital particulate Si.

Further insight can be gained by looking at a $\text{Si:C}_{\text{diatom}}$ ratio (Fig. 11) based on calculated diatom carbon biomass rather than the bulk POC measurements, which include both autotrophic and heterotrophic biomass as well as phytodetritus and faecal pellets. Since other organisms bearing siliceous skeleton like rhizarians or silicoflagellates were negligible compared with diatoms in our study, this ratio is more representative of diatom elemental Si:C ratios although it is still subject to overestimation because it includes detrital diatom fragments within BSi (average: $33 \pm 7\%$ of broken/empty/crunched frustules without considering smaller unidentifiable fragments). In the ML, $\text{Si:C}_{\text{diatom}}$ ratios (> 0.4) were well above the empirical value of 0.13 (Brzezinski, 1985) at all stations. Such elevated ratios in the study area may be driven by the presence of detrital fragments of heavily silicified species (see supplementary Fig. S6), such as those coming from *Fragilariopsis* cells at M1/M3/M4 and *Thalassionema nitzschioides* at M2. It is also plausible that Southern Ocean diatoms have Si:C ratios higher than Brzezinski’s empirical value, which was obtained from temperate and tropical species cultivated under nutrient-replete conditions. Indeed, recent studies indicate that polar diatoms Si:C ratios could reach values up to 0.87 (Lomas et al., 2019) and Southern Ocean species could be 11-fold more silicified than diatoms cultured in nutrient replete conditions (Baines et al., 2010). This is to be compared with the results of Quéguiner and Brzezinski (2002) who reported Si:C production ratios ranging between 0.54 and 1.19 at the onset of a diatom bloom in the polar frontal zone of the Atlantic sector. During KEOPS, Mosseri et al. (2008) also measured higher Si:C and Si: NO_3 elemental uptake ratios in HNLC waters in comparison with Fe-fertilized waters, which they suggested was attributable to the development of more heavily silicified diatoms.

The $\text{Si:C}_{\text{diatom}}$ ratios outside the plateau (average: 1.2–3.6) were much higher than over the plateau (average: 0.4–0.9). Based on PDMPO single-cell analysis (Fig. 12), our data suggest that these differences are related to Southern Ocean diatom specificities. Within a given taxon (e.g. *Fragilariopsis* spp., *Actinocyclus/Thalassiosira* spp.), active diatoms were more heavily silicified outside the plateau at M1/M4, which supports the classical view that iron limitation leads to higher silicification degree and Si:C ratios (Hutchins and Bruland, 1998; Takeda, 1998; Hoffmann et al., 2007; Baines et al., 2010). However, the elevated Si:C_{diatom} ratios at M3 were also most likely driven by community differences, with the presence of smaller diatoms (e.g. *Fragilariopsis pseudonana*) known to be heavily silicified and with low C content due to their small biovolume, a characteristic which would therefore be added to the physiological response to iron stress (Marchetti and Cassar, 2009). Hence, regardless of the effects of iron on diatom physiology, the community composition itself strongly drives community silicification and elemental ratios. Heavily silicified *Fragilariopsis* frustules were numerous outside the plateau, while they were absent within the ML at M2 where we observed many weakly silicified *Corethron inerme* frustules. Discrepancies between elemental ratios in the bulk particulate matter and in diatoms can be attributed to the contribution of non-diatom components to total POC. As an illustration of this, the very low diatom contribution to total POC at M3 tended to attenuate the diatom signal, which resulted in low Si:C and low Si:N ratios in the bulk particulate matter, similar to those measured above the plateau, although diatom elemental ratios were much more elevated at M3.

The combination of our measurements integrating biogeochemical analyses, fine microscopic observations of the state of diatoms, and their silicification activity measured by the PDMPO method then suggest that

the higher diatom elemental ratios outside the plateau were likely related to the combined effects of both taxonomic composition and a direct physiological response to iron stress, with key taxa e.g. *Fragilariopsis* spp. driving ratios towards elevated values. The response to iron stress is therefore a complex process integrating both the selection of dominant species which are particularly silicified and an ecophysiological response via the slowing down of their cell cycles.

4.3. Ecological dynamics and the seasonal phytoplankton succession in the Kerguelen area

Our statistical analysis revealed that depth was the main factor shaping diatom community structure, with one community roughly located within the upper mixed layer while a different one was systematically found within the pycnocline discontinuity (Fig. 8). Spatial heterogeneity acted as a second factor separating on- versus off-plateau stations, hence, highlighting the role played by particular biogeochemical environments in structuring diatom communities (Lasbleiz et al., 2014; Lasbleiz et al., 2016).

Above the plateau, the mixed layer community was characterized by the presence of the large centric species *Corethron inerme* and *Guinardia cylindrus* (1st visit only), in association with *Thalassionema nitzschioides*, *Cylindrotheca closterium*, and the centric genera *Actinocyclus*/*Thalassiosira* spp. Despite depleted H_4SiO_4 concentrations, *C. inerme* was actively growing as evidenced by an increase of its numerical abundance, its silicification activity, and its contribution to diatom C biomass. Interestingly, this species has a small surface to volume ratio (Cornet-Barthaux et al., 2007), which would make it at first sight poorly adapted to low H_4SiO_4 environment. Based on microcosm experiment, Brzezinski et al. (2011) showed that Fe and Si were associated with two different biogeochemical pathways with high dissolved Fe increasing growth rates and organic matter production, especially of large diatoms, while H_4SiO_4 availability would regulate diatom Si content. Our observations support the hypothesis that the strong decoupling between organic matter production and silicification in diatoms (Paasche, 1973; Brzezinski et al., 1990; McNair et al., 2018) may allow the development of large diatoms above the iron fertilized plateau, despite low H_4SiO_4 concentrations. By contrast, large and heavily silicified *Eucampia antarctica* cells were observed within the pycnocline gradient in addition to small *Chaetoceros* spp. *Hyalochaete* vegetative stages and CRS; with the former species overwhelming diatom C biomass and likely driving the formation of the DSM. During KEOPS, at the end of the chlorophyll seasonal peak, a diatom community shift was observed, from one dominated by *Chaetoceros* spp. *Hyalochaete* to a new one dominated by *E. antarctica* in the upper 100 m (Armand et al., 2008b). Hence, put together, these data suggest a late seasonal stage marked by the replacement of *E. antarctica* by *Corethron inerme* in the upper mixed layer, *E. antarctica* persisting below the MLD until late February before progressively disappearing. By early March, at the very end of the growing season, small *Chaetoceros* spp. *Hyalochaete* and their CRS became the main contributors to both abundances and carbon biomass in the deep layer. CRS were previously observed below the pycnocline in spring (Lasbleiz et al., 2016) and mid-summer (Armand et al., 2008b), which supports the hypothesis of their year-round presence, enabling the species to bloom first with the onset of favorable conditions in spring (Lasbleiz et al., 2016). Resting spore formation is a strategy known to overcome unfavorable conditions such as low light levels (McQuoid and Hobson, 1996), macronutrients (Kuwata and Takahashi, 1990, 1999; Oku and Kamatani, 1995), or iron limitation (Sugie and Kuma, 2008). A recent study also showed that spores can be produced in nutrient-replete environments when a population reaches a threshold density and starts a process of self-removal from the water column (Pelusi et al., 2020). In our study, H_4SiO_4 depletion characterizing end-summer conditions is the most likely factor involved in triggering resting spore formation.

Outside the fertilized plateau, the remote diatom communities of the ML were very close with a dominance by *Fragilariopsis* species,

Cylindrotheca closterium, and centric species belonging to the genera *Actinocyclus* and *Thalassiosira*. A common trait between off-plateau stations was the presence of *Fragilariopsis kerguelensis* below the ML, but its relative contribution was higher at M3 and M4, which supports that it is considered as an indicator of HNLC systems (Armand et al., 2008b; Lasbleiz et al., 2016). By contrast, within the pycnocline gradient, the two western diatom communities clustered separately from the eastern off-plateau community. The main differences were related to the dominance of *Chaetoceros atlanticus* on the western side, while it was virtually absent on the eastern side and replaced by CRS. The presence of the latter, known to characterize iron-fertilized systems (Abelmann et al., 2006; Armand et al., 2008b; Lasbleiz et al., 2016; Rembauville et al., 2016), tends to confirm that station M1 was at least partly influenced by the nearby plateau.

Three hypotheses can explain the presence of distinct diatom communities located either within the upper mixed layer or the pycnocline gradient: (1) the development of an active community supported by a deep nutricline, with diatoms adapted to low light levels (Crombet et al., 2011; Kemp and Villareal, 2013; Quéguiner, 2013), (2) the differential sinking and accumulation of diatoms from the overlying mixed layer (Quéguiner et al., 1997; Uitz et al., 2009), or (3) the selective grazing/parasitism. In a study similar to ours, investigating the link between microplankton community and particulate matter stoichiometry in the Kerguelen-Crozet region, Rembauville et al., 2016 suggested that high Si (OH)₄ diffusive fluxes were likely to sustain silicification in the transition layer (i.e. defined as the interface between the stratified ocean interior and the highly turbulent surface mixed layer). Our incubation experiments with the fluorescent dye PDMPD showed on the contrary that silicification activity within the pycnocline gradient (≥ 100 m) was almost null, suggesting that deeper cells were not produced in situ, but rather originated from the overlying mixed layer. In particular, *Eucampia antarctica* cells and CRS observed above the plateau were not silicifying and likely corresponded to a remnant population that accumulated at the base of the mixed layer prior to the cruise. The relatively low percentage of crunched frustules ($5 \pm 3\%$) suggests that selective grazing had little impact on shaping communities, while parasites could have controlled population dynamics prior to the cruise since elevated relative abundances of free Syndiniales spores was suggested by environmental sequencing (Sassenhagen et al., 2020). Hence, we argue that the density gradient acted as a strong physical barrier to sinking with variable impacts on species. Light species (e.g. *Cylindrotheca closterium*, *Corethron inerme*, small *Fragilariopsis* spp.) were efficiently recycled in the ML and could not bypass the density gradient, whereas denser ones (e.g. *Fragilariopsis kerguelensis*, *Eucampia antarctica*, *Chaetoceros atlanticus*, CRS etc.) rapidly settled out of the mixed layer and accumulated in the pycnocline, leading to a vertical structure of diatom communities.

4.4. Differential impact of diatom species on Si/C export

Past studies in naturally and artificially Fe-fertilized systems have shown the central role played by phytoplankton community structure in carbon vs. silica export, advocating the need for a species-centered approach to understand the fine dynamics of biogeochemical fluxes (Smetacek et al., 2004; Salter et al., 2012; Assmy et al., 2013; Quéguiner, 2013; Rembauville et al., 2015, 2016). While Assmy et al. (2013) coined the terms “Si sinkers” and “C sinkers” to characterize the roles of individual species in the coupling/uncoupling of Si and C biogeochemical cycles, Quéguiner (2013) distinguished two types of more or less silicified diatom communities on the basis of their different ecological niches marked by a different seasonality.

In the present study, heavily silicified *Fragilariopsis kerguelensis* were mostly observed as empty frustules below the mixed layer (D:I ratio $> > 2$), which explains their low contribution to C biomass despite their high numerical abundances all over the study area. This species was identified as a strong Si sinker during EIFEX artificial fertilization experiment by Assmy et al. (2013) who reported a steady and downward flux of

empty *F. kerguelensis* frustules, inside and outside the Fe-fertilized patch, associated with low-level, quasi-constant mortality. Indeed, *F. kerguelensis* frustules are thick and heavily silicified (Si:N ratios >4:1) (Hamm et al., 2003; Hoffmann et al., 2007; Wilken et al., 2011), which has led to the hypothesis of a coevolution with copepods to withstand grazing pressure (the “arms race” – Smetacek et al., 2004). Unexpectedly and contrary to the conceptual approaches of Assmy et al. (2013) and Quéguiner (2013), we observed many crunched *Fragilariopsis kerguelensis* frustules (average per station: 9–20%) as well as copepod faecal pellets containing fragmented frustules (see supplementary Fig. S9) which indicates that *Fragilariopsis* cells had been processed by copepod mandibles. In addition, we also frequently observed whole *F. kerguelensis* cells inside phaeodarians belonging to the genus *Protocystis* spp. (e.g. *P. swirei*, *P. harstoni*, *P. tridens*; see supplementary Fig. S9), which is consistent with the results of González (1992) who found *Fragilariopsis* as the most frequent diatom genus present in phaeodarian minipellets in spring in the Weddell–Scotia confluence. Selective grazing on *F. kerguelensis* likely increased the number of detrital cells, enhancing the sinking of Si relative to C. The preferential exportation of Si over other nutrients by thick-shelled empty frustules then strongly fuels the Si pump (Dugdale et al., 1995), explaining the extremely high Si:C and Si:N ratios we report below the MLD. Our hypothesis is supported by a significant correlation between BSi:POC and D:I ratios (Spearman rank correlation: $n = 64$, $\rho = 0.67$, $p < 0.05$), and the much higher residual NO_3^- (> 21 $\mu\text{mol L}^{-1}$) relative to H_4SiO_4 (range: 1.7–6.9 $\mu\text{mol L}^{-1}$) concentrations in the surface layer. Outside the plateau, the Si pump was obviously more efficient due to (1) the higher proportion of *F. kerguelensis* below the ML, and (2) the physiological response to iron stress further increasing their silicification degree. Our results are similar to those from Rembauville et al. (2016) who showed that Southern Ocean transition layers (i.e. the pycnocline gradient) are key areas of C and Si decoupling where empty diatom frustules mainly from *F. kerguelensis* and *Pseudo-nitzschia* accumulate. During austral summer, at the peak of the plateau bloom development, Mosseri et al. (2008) also demonstrated that both the Fe-fertilized plateau and surrounding Fe-depleted waters behaved as Si pumps but based upon different mechanisms with contrasted intensities. In the HNLC area, the Si pump was mainly driven by the development of more heavily silicified diatoms, whereas above the Kerguelen Plateau, the Si pump was mainly driven by the preferential degradation of soft organic matter over BSi dissolution. Apart from *F. kerguelensis*, several taxa such as *Actinocyclus*/*Thalassiosira* spp., *Pseudo-nitzschia* spp., and *Chaetoceros atlanticus* displayed D:I ratios >2, although their influence on the Si pump was probably weaker. By contrast, *Chaetoceros* spp. vegetative stages and CRS displayed D:I ratios <0.5, indicating that many cells were still intact below the mixed layer. Heavily silicified CRS can contain up to 10 times more carbon than the vegetative forms (Kuwata et al., 1993), have no vacuole and are rich in lipids and carbohydrates (Doucette and Fryxell, 1983; Kuwata et al., 1993), which make them efficient vectors for C and Si export. Above the plateau, CRS were abundant below the ML (Fig. 8) and were associated with a quasi constant C biomass between 100 and 200 m (Fig. 6), suggesting they efficiently bypassed the pycnocline discontinuity and carried C to deeper layers. These results are in line with sediment trap and surface-sediment core studies, which have reported CRS as one of the main vector of carbon export in naturally iron-fertilized systems, in particular over the Kerguelen Plateau and downstream of South Georgia where they can contribute to 42–52% of the annual POC fluxes (Armand et al., 2008a; Rembauville et al., 2015, 2016, 2018). In our study, *Eucampia antarctica* D:I ratio fell between the thresholds >0.5 and < 2 at M2–1, meaning the species was almost equally represented by intact and detrital cells below the ML. Nevertheless, it was likely an important vector of carbon export, since most of the diatoms sampled by the Bottle-Net device belonged to this species (47% within the 100–450 m layer; Leblanc et al., in prep). During the naturally iron-fertilized Crozet bloom (CROZEX project), a significant positive relationship was reported between POC fluxes and *E. antarctica* by sediment traps deployed at 2000

m, highlighting the importance of this species for carbon export (Salter et al., 2012). Hence, our data show that some species were able to efficiently bypass the pycnocline and to carry C/Si to the ocean twilight zone. Through their physiological state, life stages, and selective grazing by micro/mesozooplankton, they can influence the efficiency of the export, as well as the properties of the sinking particles.

5. Conclusion

Our ability to predict the future role of the ocean in modulating the global C cycle and ultimately controlling the evolution of global climate depends on our understanding of the functioning of the biological carbon pump. The latter still presents major gaps, especially in the knowledge of the relationships that exist between the oceanic biodiversity and the efficiency of carbon transfer to deep layers, which is partly reflected by the relative utilization of associated elements, in particular N and Si in the Southern Ocean. During the MOBYDICK expedition, south of the Kerguelen Islands, we studied the processes linking diatom diversity with biogeochemistry, at several contrasted sites differently impacted by iron availability. Outside the iron-fertilized plateau, iron stress led to the selection of more heavily silicified taxa while a direct response to iron stress further increased the silicification degree of these selected diatoms. This affected the properties of the bulk particulate matter, which was characterized by higher elemental Si:C and Si:N ratios when compared to the plateau. Upper mixed layer diatom communities were clearly different between on- and off-plateau stations. Above the plateau, large and weakly silicified *Corethron inerme* were able to grow despite low silicic acid concentrations (< 2.7 $\mu\text{mol L}^{-1}$) characteristic of the end stage of phytoplankton development, accompanied with *Actinocyclus*/*Thalassiosira* spp. and the pennate species *Thalassionema nitzschioides* and *Cylindrotheca closterium*. In HNLC waters, the diatom community was different and mainly composed of *Fragilariopsis* species, *Cylindrotheca closterium*, and the centric genera *Actinocyclus*/*Thalassiosira* spp. Beside horizontal spatial heterogeneity, depth turned out as an important parameter shaping diatom communities, since a deep and inactive community associated with the pycnocline gradient was systematically observed, carrying organic matter (C, N) and biogenic minerals (Si) below the mixed layer. In particular, outside the plateau, the heavily silicified species *Fragilariopsis kerguelensis* carried mostly Si since it was largely found as detrital frustules, this being partly caused by a strong grazing pressure by micro- and mesozooplankton. Conversely, above the plateau, many *Eucampia antarctica* and *Chaetoceros* spp. cells (resting spores and vegetative stages) were still intact below the mixed layer, hence carrying both Si and C to the deeper layers.

Our study highlights the importance of species-specific properties (e.g. morphology, silicification degree, carbon content, etc.), along with their physiological state (here related to iron availability), their life stages, and entire ecosystem trophodynamics including selective grazing in determining the efficiency of the export and the biogeochemical properties of exported particles, as emphasized by Tréguer et al. (2018). In the context of a changing Southern Ocean (e.g. greening, acidification, etc.), we advocate for the need to develop more studies following a species centered approach, as well as assessing trophic interactions through trophodynamics (e.g. predation, parasitism, saprophytism, etc.) in order to finely resolved biogeochemical fluxes and their control mechanisms. This should help to extract synthetic descriptors to better constrain more complex biogeochemical models aimed at simulating more closely the biological pump of carbon under the perspective of global climate change.

Declaration of Competing Interest

We declare that all authors of this manuscript do not have any conflict of interest.

Declaration of Competing Interest

None declared.

Acknowledgements

We thank B. Quéguiner, the PI of the MOBYDICK project, for providing us the opportunity to participate to this cruise, the chief scientist I. Obernosterer and the captain and crew of the R/V Marion Dufresne for their enthusiasm and support aboard during the MOBYDICK–THEMISTO cruise (doi:10.17600/18000403). This work was supported by the French oceanographic fleet (“Flotte océanographique française”), the French ANR (“Agence Nationale de la Recherche”, AAPG 2017 program, MOBYDICK Project number: ANR-17-CE01-0013), and the French Research program of INSU-CNRS LEFE/CYBER (“Les enveloppes fluides et l’environnement” – “Cycles biogéochimiques, environnement et ressources”).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103458>.

References

- Afnor, 2015. EN 16695. Water Quality - Guidance on the estimation of phytoplankton biovolume. Afnor, pp. 1–109.
- Abelmann, A., Gersonde, R., Cortese, G., Kuhn, G., Smetacek, V., 2006. Extensive phytoplankton blooms in the Atlantic sector of the glacial Southern Ocean. *Paleoceanography* 21 (1), PA1013. <https://doi.org/10.1029/2005PA001199>.
- Allredge, A.L., Gotschalk, C.C., 1989. Direct observations of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 36 (2), 159–171. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90131-3](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90131-3).
- Allredge, A.L., Jackson, G.A., 1995. Preface: aggregation in marine system. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 42 (1), 1–7. [https://doi.org/10.1016/0967-0645\(95\)90003-9](https://doi.org/10.1016/0967-0645(95)90003-9).
- Aminot, A., Kérouel, R., 2007. Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines: méthodes en flux continu. Editions Quae, Ifremer, Brest, France, p. 189.
- Armand, L., Crosta, X., Quéguiner, B., Mosseri, J., Garcia, N., 2008a. Diatoms preserved in surface sediments of the northeastern Kerguelen Plateau. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55 (5–7), 677–692. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.032>.
- Armand, L., Veronique, C.-B., Mosseri, J., Quéguiner, B., 2008b. Late summer diatom biomass and community structure on and around the naturally iron-fertilised Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res. II Top. Stud. Oceanogr.* 55 (5–7), 653–676. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.031>.
- Armstrong, R.A., Lee, C., Hedges, J.L., Honjo, S., Wakeham, S.G., 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 Part II Top Stud Oceanogr* 49 (1–3), 219–236. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00101-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00101-1).
- Arteaga, L.A., Pahlow, M., Bushinsky, S.M., Sarmiento, J.L., 2019. Nutrient controls on export production in the Southern Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* 33 (8), 942–956. <https://doi.org/10.1029/2019GB006236>.
- Assmy, P., Henjes, J., Klaas, C., Smetacek, V., 2007. Mechanisms determining species dominance in a phytoplankton bloom induced by the iron fertilization experiment EisenEx in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 54 (3), 340–362. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.12.005>.
- Assmy, P., Smetacek, V., Montresor, M., Klaas, C., Henjes, J., Strass, V.H., Arrieta, J.M., Bathmann, U., Berg, G.M., Breitbarth, E., et al., 2013. Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110 (51), 20633–20638. <https://doi.org/10.1073/pnas.1309345110>.
- Baines, S.B., Twining, B.S., Brzezinski, M.A., Nelson, D.M., Fisher, N.S., 2010. Causes and biogeochemical implications of regional differences in silicification of marine diatoms. *Glob. Biogeochem. Cycles* 24 (4). <https://doi.org/10.1029/2010GB003856>.
- Baines, S.B., Twining, B.S., Vogt, S., Balch, W.M., Fisher, N.S., Nelson, D.M., 2011. Elemental composition of equatorial Pacific diatoms exposed to additions of silicic acid and iron. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 58 (3–4), 512–523. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.08.003>.
- van Beek, P., Bourquin, M., Reyss, J.-L., Souhaut, M., Charette, M.A., Jeandel, C., 2008. Radium isotopes to investigate the water mass pathways on the Kerguelen Plateau (Southern Ocean). *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55 (5–7), 622–637. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.025>.
- Blain, S., Quéguiner, B., Armand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C., Brussaard, C., Carlotti, F., et al., 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446 (7139), 1070–1074. <https://doi.org/10.1038/nature05700>.
- Blain, S., Capparos, J., Guéneuguès, A., Obernosterer, I., Oriol, L., 2015. Distributions and stoichiometry of dissolved nitrogen and phosphorus in the iron-fertilized region near Kerguelen (Southern Ocean). *Biogeosciences* 12 (2), 623–635. <https://doi.org/10.5194/bg-12-623-2015>.
- Boyd, P.W., 2002. Environmental factors controlling phytoplankton processes in the Southern Ocean. *J. Phycol.* 38 (5), 844–861. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x>.
- de Boyer, Montégut C., Madec, G., Fischer, A., Lazar, A., Iudicone, D., 2004. Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. *J. Geophys. Res. Oceans* 109 (C12). <https://doi.org/10.1029/2004JC002378>.
- Brzezinski, M.A., 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J. Phycol.* 21 (3), 347–357. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x>.
- Brzezinski, M.A., Olson, R., Chisholm, S., 1990. Silicon availability and cell-cycle progression in marine diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67, 83–96. <https://doi.org/10.3354/meps067083>.
- Brzezinski, M.A., Baines, S.B., Balch, W.M., Beucher, C.P., Chai, F., Dugdale, R.C., Krause, J.W., Landry, M.R., Marchi, A., Measures, C.L., et al., 2011. Co-limitation of diatoms by iron and silicic acid in the equatorial Pacific. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 58 (3–4), 493–511. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.08.005>.
- Buesseler, K.O., 1998. The decoupling of production and particulate export in the surface ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* 12 (2), 297–310. <https://doi.org/10.1029/97GB03366>.
- Burd, A.B., Jackson, G.A., 2009. Particle Aggregation. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1 (1), 65–90. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163904>.
- Closset, I., Lasbleiz, M., Leblanc, K., Quéguiner, B., Cavagna, A.-J., Elskens, M., Navez, J., Cardinal, D., 2014. Seasonal evolution of net and regenerated silica production around a natural Fe-fertilized area in the Southern Ocean estimated with Si isotopic approaches, 11, pp. 5827–5846. <https://doi.org/10.5194/bg-11-5827-2014>, 20.
- Cornet-Barthaux, V., Armand, L., Quéguiner, B., 2007. Biovolume and biomass estimates of key diatoms in the Southern Ocean. *Aquat. Microb. Ecol.* 48, 295–308. <https://doi.org/10.3354/ame048295>.
- Crombet, Y., Leblanc, K., Quéguiner, B., Moutin, T., Rimmelin, P., Ras, J., Claustre, H., Leblond, N., Oriol, L., Pujo-Pay, M., 2011. Deep silicon maxima in the stratified oligotrophic Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8 (2), 459–475. <https://doi.org/10.5194/bg-8-459-2011>.
- Doucette, G.J., Fryxell, G.A., 1983. *Thalassiosira antarctica*: vegetative and resting stage chemical composition of an ice-related marine diatom. *Mar. Biol.* 78 (1), 1–6. <https://doi.org/10.1007/BF00392964>.
- Dugdale, R.C., Wilkerson, F.P., Minas, H.J., 1995. The role of a silicate pump in driving new production. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 42 (5), 697–719. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00015-X](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00015-X).
- Durkin, C.A., Marchetti, A., Bender, S., Truong, T., Morales, R., Mock, T., Armbrust, E., 2012. Frustule-related gene transcription and the influence of diatom community composition on silica precipitation in an iron-limited environment. *Limnol. Oceanogr.* 57 (6), 1619–1633. <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.6.1619>.
- Durkin, C.A., Van Mooy, B.A.S., Dyhrman, S.T., Buesseler, K.O., 2016. Sinking phytoplankton associated with carbon flux in the Atlantic Ocean: sinking phytoplankton and carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* 61, 1172–1187. <https://doi.org/10.1002/lno.10253>.
- Franck, V.M., Brzezinski, M.A., Coale, K.H., Nelson, D.M., 2000. Iron and silicic acid concentrations regulate Si uptake north and south of the Polar Frontal Zone in the Pacific Sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 47, 3315–3338.
- Frölicher, T.L., Sarmiento, J.L., Paynter, D.J., Dunne, J.P., Krasting, J.P., Winton, M., 2015. Dominance of the Southern Ocean in anthropogenic carbon and heat uptake in CMIP5 models. *J. Clim.* 28 (2), 862–886. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-14-00117.1>.
- González, H., 1992. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 90, 223–236. <https://doi.org/10.3354/meps090223>.
- Hamm, C.E., Merkel, R., Springer, O., Jurkojc, P., Maier, C., Prechtel, K., Smetacek, V., 2003. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature* 421 (6925), 841–843. <https://doi.org/10.1038/nature01416>.
- Henson, S., Le Moigne, F., Giering, S., 2019. Drivers of carbon export efficiency in the Global Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* 33, 891–903. <https://doi.org/10.1029/2018GB006158>.
- Hoban, M.A., Fryxell, G.A., Buck, K.R., 1980. Biddulphioid diatoms: resting spores in antarctic Eucampia and Odontella. *J. Phycol.* 16 (4), 591–602. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1980.tb03078.x>.
- Hoffmann, L.J., Peeken, I., Lochte, K., Assmy, P., Veldhuis, M., 2006. Different reactions of Southern Ocean phytoplankton size classes to iron fertilization. *Limnol. Oceanogr.* 51 (3), 1217–1229. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.3.1217>.
- Hoffmann, L.J., Peeken, I., Lochte, K., 2007. Effects of iron on the elemental stoichiometry during EIFEX and in the diatoms *Fragilariopsis kerguelensis* and *Chaetoceros dictyota*. *Biogeosciences* 4 (4), 569–579.
- Hutchins, D.A., Bruland, K.W., 1998. Iron-limited diatom growth and Si:N uptake ratios in a coastal upwelling regime. *Nature* 393 (6685), 561–564. <https://doi.org/10.1038/31203>.
- Jackson, G.A., Waite, A.M., Boyd, P.W., 2005. Role of algal aggregation in vertical carbon export during SOIREE and in other low biomass environments. *Geophys. Res. Lett.* 32 (13) <https://doi.org/10.1029/2005GL023180>.
- Jacques, G., 1983. Some ecophysiological aspects of the Antarctic phytoplankton. *Polar Biol.* 2 (1), 27–33. <https://doi.org/10.1007/BF00258282>.

- Jeandel, C., Ruiz-Pino, D., Gjata, E., Poisson, A., Brunet, C., Charriard, E., Dehairs, F., Delille, D., Fiala, M., Fravallo, C., et al., 1998. KERFIX, a time-series station in the Southern Ocean: a presentation. *J. Mar. Syst.* 17 (1–4), 555–569. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(98\)00064-5](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(98)00064-5).
- Kagami, M., de Bruin, A., Ibelings, B.W., Van Donk, E., 2007. Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton communities and food-web dynamics. *Hydrobiologia* 578 (1), 113–129. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0438-z>.
- Kemp, A., Villareal, T., 2013. High diatom production and export in stratified waters – a potential negative feedback to global warming. *Prog Ocean* 119, 4–23. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.06.004>.
- Kopczynska, E.E., Weber, L.H., El-Sayed, S.Z., 1986. Phytoplankton species composition and abundance in the Indian sector of the Antarctic Ocean. *Polar Biol.* 6 (3), 161–169. <https://doi.org/10.1007/BF00274879>.
- Kopczynska, E.E., Fiala, M., Jeandel, C., 1998. Annual and interannual variability in phytoplankton at a permanent station off Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Polar Biol.* 20 (5), 342–351. <https://doi.org/10.1007/s003000050312>.
- Korb, R., Whitehouse, M., 2004. Contrasting primary production regimes around South Georgia, Southern Ocean: large blooms versus high nutrient, low chlorophyll waters. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 51 (5), 721–738. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.02.006>.
- Korb, R., Whitehouse, M., Atkinson, A., Thorpe, S., 2008. Magnitude and maintenance of the phytoplankton bloom at South Georgia: a naturally iron-replete environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 368, 75–91. <https://doi.org/10.3354/meps07525>.
- Kranzler, C.F., Krause, J.W., Brzezinski, M.A., Edwards, B.R., Biggs, W.P., Maniscalco, M., McCrow, J.P., Van Mooy, B.A.S., Bidle, K.D., Allen, A.E., et al., 2019. Silicon limitation facilitates virus infection and mortality of marine diatoms. *Nat Microbiol.* <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0502-x> in press.
- Kuwata, A., Takahashi, M., 1990. Life-form population responses of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, to oligotrophication in regionally upwelled water. *Mar. Biol.* 107 (3), 503–512. <https://doi.org/10.1007/BF01313435>.
- Kuwata, A., Takahashi, M., 1999. Survival and recovery of resting spores and resting cells of the marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under fluctuating nitrate conditions. *Mar. Biol.* 134 (3), 471–478. <https://doi.org/10.1007/s002270050563>.
- Kuwata, A., Tsuda, A., 2005. Selection and viability after ingestion of vegetative cells, resting spores and resting cells of the marine diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, by two copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 322 (2), 143–151. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.02.013>.
- Kuwata, A., Hama, T., Takahashi, M., 1993. Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, formed under nutrient depletion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 102 (3), 245–255.
- Lam, P., Bishop, J., 2007. High biomass, low export regimes in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 54 (5–7), 601–638. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.01.013>.
- Lasbleiz, M., Leblanc, K., Blain, S., Ras, J., C-B, V., Nunige, S., Quéguiner, B., 2014. Pigments, elemental composition (C, N, P, and Si), and stoichiometry of particulate matter in the naturally iron fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Biogeosciences* 11 (20), 5931–5955. <https://doi.org/10.5194/bg-11-5931-2014>.
- Lasbleiz, M., Leblanc, K., Armand, L., Christaki, U., Georges, C., Obernosterer, I., Quéguiner, B., 2016. Composition of diatom communities and their contribution to plankton biomass in the naturally iron-fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Fems Microbiol Ecol* 92 (1). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw171>.
- Leblanc, K., Hutchins, D.A., 2005. New applications of a biogenic silica deposition fluorophore in the study of oceanic diatoms. *Limnol. Oceanogr.* Methods 3 (10), 462–476. <https://doi.org/10.4319/lom.2005.3.462>.
- Leblanc, K., Hare, C.E., Boyd, P.W., Bruland, K.W., Sohst, B., Pickmere, S., Lohan, M.C., Buck, K., Ellwood, M., Hutchins, D.A., 2005. Fe and Zn effects on the Si cycle and diatom community structure in two contrasting high and low-silicate HNLC areas. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 52 (10), 1842–1864. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.06.005>.
- Leblanc, K., Aristegui, J., Armand, L., Assmy, P., Beker, B., Bode, A., Breton, E., Cornet, V., Gibson, J., Gosselin, M.-P., et al., 2012. A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world ocean. *Earth Syst Sci Data* 4 (1), 149–165. <https://doi.org/10.5194/essd-4-149-2012>.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical Ecology*, 3. Engl. Ed. Elsevier. (Developments in environmental modelling; Vol. 24), Amsterdam.
- Lomas, M.W., Baer, S.E., Acton, S., Krause, J.W., 2019. Pumped Up by the Cold: Elemental Quotas and Stoichiometry of Cold-Water Diatoms. *Front Mar Sci* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00286>.
- Maiti, K., Charette, M.A., Buesseler, K.O., Kahru, M., 2013. An inverse relationship between production and export efficiency in the Southern Ocean. *Geophys. Res. Lett.* 40 (8), 1557–1561. <https://doi.org/10.1002/grl.50219>.
- Marchetti, A., Cassar, N., 2009. Diatom elemental and morphological changes in response to iron limitation: a brief review with potential paleoceanographic applications. *Geobiology* 7 (4), 419–431. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2009.00207.x>.
- Martin, J., 1990. Glacial-interglacial CO₂ change: the Iron hypothesis. *Paleoceanography* 5 (1), 1–13. <https://doi.org/10.1029/PA005i001p00001>.
- McNair, H.M., Brzezinski, M.A., Krause, J.W., 2015. Quantifying diatom silicification with the fluorescent dye, PDMPo. *Limnol. Oceanogr. Methods* 13 (10), 587–599. <https://doi.org/10.1002/lom3.10049>.
- McNair, H.M., Brzezinski, M.A., Krause, J.W., 2018. Diatom populations in an upwelling environment decrease silica content to avoid growth limitation. *Environ. Microbiol.* 20 (11), 4184–4193. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14431>.
- McQuoid, M.R., Hobson, L.A., 1996. Diatom resting stages. *J. Phycol.* 32 (6), 889–902. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00889.x>.
- Mongin, M., Molina, E., Trull, T.W., 2008. Seasonality and scale of the Kerguelen plateau phytoplankton bloom: a remote sensing and modeling analysis of the influence of natural iron fertilization in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55 (5–7), 880–892. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.039>.
- Morris, P.J., Sanders, R., Turnewitsch, R., Thomalla, S., 2007. 234Th-derived particulate organic carbon export from an island-induced phytoplankton bloom in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54 (18–20), 2208–2232. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.06.002>.
- Mosseri, J., Quéguiner, B., Armand, L., Cornet-Barthaux, V., 2008. Impact of iron on silicon utilization by diatoms in the Southern Ocean: a case study of Si/N cycle decoupling in a naturally iron-enriched area. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55 (5–7), 801–819. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.003>.
- Nelson, D.M., Tréguer, P., 1992. Role of silicon as a limiting nutrient to Antarctic diatoms: evidence from kinetic studies in the Ross Sea ice-edge zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 80 (2/3), 255–264.
- Nelson, D.M., Brzezinski, M.A., Sigmon, D.E., Franck, V.M., 2001. A seasonal progression of Si limitation in the Pacific sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 48 (19–20), 3973–3995. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00076-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00076-5).
- Oku, O., Kamatani, A., 1995. Resting spore formation and phosphorus composition of the marine diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under various nutrient conditions. *Mar. Biol.* 123 (2), 393–399. <https://doi.org/10.1007/BF00353630>.
- Paasche, E., 1973. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (Cyclotella nana) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. *Mar. Biol.* 19 (2), 117–126. <https://doi.org/10.1007/BF00353582>.
- Park, Y.-H., Fuda, J.-L., Durand, I., Naveira Garabato, A.C., 2008a. Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55 (5–7), 582–593. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.027>.
- Park, Y.-H., Roquet, F., Durand, I., Fuda, J.-L., 2008b. Large-scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55 (5–7), 566–581. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.030>.
- Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d'Ovidio, F., Cotté, C., Lee, J., 2014. Polar front around the Kerguelen Islands: an up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *J. Geophys. Res. Oceans* 119 (10), 6575–6592. <https://doi.org/10.1002/2014JC010061>.
- Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G., Guinet, C., Hindell, M., McMahon, C.R., Harcourt, R., Nerini, D., 2018. Seasonal meandering of the polar front upstream of the Kerguelen plateau. *Geophys. Res. Lett.* 45 (18), 9774–9781. <https://doi.org/10.1029/2018GL079614>.
- Pelusi, A., Mariogatta, F., Passarelli, A., Ferrante, M.I., Ribera d'Alcalá, M., Montresor, M., 2020. Density-dependent mechanisms regulate spore formation in the diatom *Chaetoceros socialis*. *Limnol. Oceanogr. Lett.* <https://doi.org/10.1002/lol2.10159>. May 27. in press.
- Planchon, F., Ballas, D., Cavagna, A.-J., Bowie, A.R., Davies, D., Trull, T., Laurenceau-Cornec, E.C., Van Der Merwe, P., Dehairs, F., 2015. Carbon export in the naturally iron-fertilized Kerguelen area of the Southern Ocean based on the ²³⁴Th approach. *Biogeosciences* 12 (12), 3831–3848. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3831-2015>.
- Pollard, R., Salter, I., Sanders, R., Lucas, M., Moore, C., Mills, R., Statham, P., Allen, J., Baker, A., Bakker, D., et al., 2009. Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. *Nature* 457 (7229), 577–580. <https://doi.org/10.1038/nature07716>.
- Quéguiner, B., 2001. Biogenic silica production in the Australian sector of the Subantarctic Zone of the Southern Ocean in late summer 1998. *J. Geophys. Res. Oceans* 106 (C12), 31627–31636. <https://doi.org/10.1029/2000JC000249>.
- Quéguiner, B., 2013. Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 90, 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.024>.
- Quéguiner, B., Brzezinski, M.A., 2002. Biogenic silica production rates and particulate organic matter distribution in the Atlantic sector of the Southern Ocean during austral spring 1992. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 49 (9–10), 1765–1786. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00011-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00011-5).
- Quéguiner, B., Tréguer, P., Peeken, I., Scharek, R., 1997. Biogeochemical dynamics and the silicon cycle in the Atlantic sector of the Southern Ocean during austral spring 1992. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 44 (1–2), 69–89.
- Ragueneau, O., Savoye, N., Amo, Y., Cotten, J., Tardiveau, B., Leynaert, A., 2005. A new method for the measurement of biogenic silica in suspended matter of coastal waters: using Si:Al ratios to correct for the mineral interference. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 52 (10), 697–710. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.09.017>, 5–6.
- Ras, J., Claustre, H., Uitz, J., 2008. Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the Subtropical South Pacific Ocean: comparison between in situ and predicted data. *Biogeosciences* 5 (2), 353–369. <https://doi.org/10.5194/bg-5-353-2008>.
- Redfield, A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46 (3), 205–221.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H., Richards, F.A., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In: *The Sea*, pp. 26–77. New York.
- Rembauville, M., Manno, C., Tarling, G.A., Blain, S., Salter, I., 2016. Strong contribution of diatom resting spores to deep-sea carbon transfer in naturally iron-fertilized waters downstream of South Georgia. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 115, 22–35. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.05.002>.
- Rembauville, M., Blain, S., Armand, L., Quéguiner, B., Salter, I., 2015. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 2: importance of diatom resting spores and faecal pellets for export. *Biogeosciences* 12 (11), 3171–3195. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3171-2015>.

- Rembauville, M., Blain, S., Caparros, J., Salter, I., 2016. Particulate matter stoichiometry driven by microplankton community structure in summer in the Indian sector of the Southern Ocean. *Limnol Ocean* 61 (4), 1301–1321. <https://doi.org/10.1002/lno.10291>.
- Rembauville, M., Blain, S., Manno, C., Tarling, G., Thompson, A., Wolff, G., Salter, I., 2018. The role of diatom resting spores in pelagic–benthic coupling in the Southern Ocean. *Biogeosciences* 15 (10), 3071–3084. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3071-2018>.
- Rembauville, M., Salter, I., Leblond, N., Gueneugues, A., Blain, S., 2015. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 1: Seasonal dynamics of particulate organic carbon export from a moored sediment trap. *Biogeosciences* 12 (11), 3153–3170. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3153-2015>.
- Sackett, O., Armand, L., Beardall, J., Hill, R., Doblin, M., Connelly, C., Howes, J., Stuart, B., Ralph, P., Heraud, P., 2014. Taxon-specific responses of Southern Ocean diatoms to Fe enrichment revealed by synchrotron radiation FTIR microspectroscopy. *Biogeosciences* 11 (20), 5795–5808. <https://doi.org/10.5194/bg-11-5795-2014>.
- Sallée, J.-B., Matear, R.J., Rintoul, S.R., Lenton, A., 2012. Localized subduction of anthropogenic carbon dioxide in the Southern Hemisphere oceans. *Nat. Geosci.* 5 (8), 579–584. <https://doi.org/10.1038/ngeo1523>.
- Salter, I., Kemp, A.E., Moore, M.C., Lampitt, R.S., Wolff, G.A., Holtvoeth, J., 2012. Diatom resting spore ecology drives enhanced carbon export from a naturally iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* 26, GB1014. <https://doi.org/10.1029/2010GB003977>.
- Sarmiento, J.L., Gruber, N., Brzezinski, M., Dunne, J., 2004. High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature* 427, 56–60. <https://doi.org/10.1038/nature02127>.
- Sassenhagen, I., Irion, S., Jardillier, L., Moreira, D., Christaki, U., 2020. Protist interactions and community structure during early autumn in the Kerguelen region (Southern Ocean). *Protist* 171, 125709. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2019.125709>.
- Savoye, N., Trull, T.W., Jacquet, S.H.M., Navez, J., Dehairs, F., 2008. 234Th-based export fluxes during a natural iron fertilization experiment in the Southern Ocean (KEOPS). *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 55 (5–7), 841–855. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.036>.
- Sherr, E., Sherr, B., 2007. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 352, 187–197. <https://doi.org/10.3354/meps07161>.
- Smayda, T.J., 1978. From phytoplankton to biomass. In: Sournia, A. (Ed.), *Monographs on Oceanographic Methodology* 6. Phytoplankton manual. UNESCO, Paris, pp. 273–279.
- Smetacek, V., Assmy, P., Henjes, J., 2004. The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. *Antarct. Sci.* 16 (4), 541–558. <https://doi.org/10.1017/S0954102004002317>.
- Sugie, K., Kuma, K., 2008. Resting spore formation in the marine diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* under iron- and nitrogen-limited conditions. *J. Plankton Res.* 30 (11), 1245–1255. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn080>.
- Takahashi, T., Sweeney, C., Hales, B., Chipman, D., Newberger, T., Goddard, J., Iannuzzi, R., Sutherland, S., 2012. The changing carbon cycle in the Southern Ocean. *Oceanography* 25 (3), 26–37. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2012.71>.
- Takeda, S., 1998. Influence of iron availability on nutrient consumption ratio of diatoms in oceanic waters. *Nature* 393 (6687), 774–777. <https://doi.org/10.1038/31674>.
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, B., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Aumont, O., Bittner, L., Dugdale, R., Finkel, Z., Iudicone, D., et al., 2018. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* 11 (1), 27–37. <https://doi.org/10.1038/s41561-017-0028-x>.
- Twining, B.S., Baines, S.B., Fisher, N.S., 2004. Element stoichiometries of individual plankton cells collected during the Southern Ocean Iron Experiment (SOFEX). *Limnol. Oceanogr.* 49 (6), 2115–2128. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.2115>.
- Uitz, J., Claustre, H., Griffiths, F., Ras, J., Garcia, N., Sandroni, V., 2009. A phytoplankton class-specific primary production model applied to the Kerguelen Islands region (Southern Ocean). *Deep Sea Res Part Ocean Res Pap* 56 (4), 541–560. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.11.006>.
- Utermöhl, H., 1931. Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Plankton. (Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons.): Mit 4 Abbildungen im Text. *SIL Proc* 1922–2010 5 (2), 567–596. <https://doi.org/10.1080/03680770.1931.11898492>.
- Whitehouse, M.J., Priddle, J., Symon, C., 1996. Seasonal and annual change in seawater temperature, salinity, nutrient and chlorophyll a distributions around South Georgia, South Atlantic. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 43 (4), 425–443. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(96\)00020-9](https://doi.org/10.1016/0967-0637(96)00020-9).
- Wilken, S., Hoffmann, B., Hersch, N., Kirchgessner, N., Dieluweit, S., Rubner, W., Hoffmann, L.J., Merkel, R., Peeken, I., 2011. Diatom frustules show increased mechanical strength and altered valve morphology under iron limitation. *Limnol. Oceanogr.* 56 (4), 1399–1410. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1399>.
- Zhou, M., Zhu, Y., d'Ovidio, F., Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Sanial, V., Van-Beek, P., Quéguiner, B., Carloti, F., et al., 2014. Surface currents and upwelling in Kerguelen Plateau regions. *Biogeosci. Discuss.* 11 (5), 6845–6876. <https://doi.org/10.5194/bgd-11-6845-2014>.

**The structure of diatom communities constrains
biogeochemical properties in surface waters of the Southern
Ocean (Kerguelen Plateau)**

Augustin Lafond¹, Karine Leblanc¹, Justine Legras¹, Véronique Cornet¹, Bernard
Quéguiner¹

¹Aix-Marseille University, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM 110, 13288,
Campus de Luminy, 163 avenue de Luminy, 13288 Marseille, France

Correspondence: augustin.lafond@gmail.com

Supplementary material

Lien entre la diversité des diatomées et les particules profondes autour des Kerguelen

Table S1. Range and mean (in parentheses when given together) values of linear measurements, biovolume, and carbon biomass of major diatom taxa observed during MOBYDICK.

N = number of observations; D = diameter; AA = apical axis; TA = transapical axis; PA = pervalvar axis; CV = coefficient of variation. Shapes were used to estimate volume from linear dimensions: RB = rectangular box; C = cylinder; EC = elliptic cylinder; EC + 4H = elliptic cylinder + 4 horns; S = spindle; CU = cuboid; PP = prism on parallelogram base.

Species and genera groupings	N	D (µm)	AA (µm)	TA (µm)	PA (µm)	Shape	Biovolume (µm ³)	CV (%)	Carbon (pg cell ⁻¹)
<i>Actinocyclus octonarius</i>	32	41.4-122.7 (57.3)				C	91364	132	2619
<i>Actinocyclus / Thalassiosira spp.</i>	1332	7.1-49.6 (14.3)			4-23.4 (9.3)	C	2865	237	189
<i>Azpeitia tabularis</i>	25	34.4-82.1 (48.3)				C	69309	83	2123
<i>Chaetoceros atlanticum</i> (chain)	148		7.1-29.9 (17.4)		6.5-27.7 (16.1)	EC	2874	62	189
<i>Chaetoceros atlanticum</i> , (sigmoid)	942		7-31.5 (15.2)	7.5-12.2 (10.2)	4.9-35.2 (10.9)	EC	1489	67	115
<i>Chaetoceros atlanticum</i> (bulbosum)	234		8.3-24.1 (15.3)	9.8-19.2 (13.1)	6.8-19.3 (12)	EC	1933	51	140
<i>Chaetoceros castracanaei</i>	71		8.5-16.6 (12.8)	6.5-9.8 (8.6)	5.4-20.2 (11.6)	EC	1098	41	91
<i>Chaetoceros criophilus</i>	19		9.3-61.4 (16.2)		9.4-74.5 (16.9)	EC	10378	338	501
<i>Chaetoceros dictyota</i>	100		14.1-45.8 (23.5)		9.4-30.7 (15.6)	EC	4987	65	287
<i>Chaetoceros cf neglectus</i>	130		2.6-12.3 (5.8)		2.1-9.7 (4.4)	EC	92	98	14
<i>Chaetoceros resting spores</i>	100		4.2-14.7 (6.4)		3.3-7.4 (4.6)	EC	94	60	44
<i>Chaetoceros sp.</i> (small <i>Hyalochaete</i>)	93		5.4-18.3 (11.8)	4.8-8.9 (7)		EC	632	53	60
<i>Corethron inerme</i>	1571	12.9-43 (30.2)			33.3-197.4 (98.5)	C	62874	52	1972
<i>Corethron pennatum</i> (syn: <i>C. criophilum</i>)	67	6-75.9 (35.9)			16.4-434.5 (166.5)	C	316627	136	6736
<i>Dactyliosolen antarctica</i>	79	14.9-71.7 (37.2)			34.4-215.6 (119.1)	C	148697	67	3793
<i>Eucampia antarctica</i> (typical)	263		21.1-62.9 (51.2)	13.9-20.4 (17.3)	17.8-41 (29.2)	EC	20384	25	838
<i>Eucampia antarctica</i> (H shape)	216		15.6-52.8 (22.4)	14.4-19.3 (16.3)	16.8-51.7 (25.7)	EC+4H	8702	73	439
<i>Guinardia cylindrus</i>	316	6.6-29.1 (15.9)			16.2-122.9 (54.7)	C	12429	76	575
<i>Leptocylindrus danicus</i>	51	5.1-13.9 (8.4)			24.8-160.8 (59.5)	C	4083	118	247
<i>Odontella weissflogii</i> resting cell	61		24.2-43 (31.8)		39.9-57.5 (48.2)	EC	25546	24	994
<i>Odontella weissflogii</i> resting spore	11		31.2-60.7 (52.8)		22.5-49 (45.2)	EC	75156	46	2258
<i>Proboscia alata</i>	181	8.9-45.8 (20.9)			238.3-1183 (644.6)	C	236232	67	5392
<i>Proboscia inermis</i> (winter form)	149	6.8-25.1 (11.2)			26-1070 (129)	C	18354	192	773
<i>Proboscia inermis</i>	56	8.4-35.7 (18.8)			180.6-909 (522.6)	C	189895	113	4567
<i>Rhizosolenia antennata f. semispina</i>	25	7.8-38.3 (16.1)			221.7-1433.4 (749.7)	C	211809	165	4963
<i>Rhizosolenia chunii</i>	724	3.8-47.2 (16)			9.6-171.9 (34.8)	C	12393	175	574
<i>Rhizosolenia polydactyla f. polydactyla</i>	37	21.4-47.1 (38)			286.2-1433 (632.5)	C	754488	46	13032
<i>Thalassiosira lentiginosa</i>	69	38.4-90.2 (59.6)			4.8-10.5 (7.4)	C	25227	72	985
<i>Cylindrotheca closterium</i> (robust)	1027		5.7-41.7 (12.6)	0.9-6 (2.3)		S	200	158	25
<i>Cylindrotheca closterium</i> (thin)	302		4.6-12.9 (6.7)	1.4-7.3 (2.2)		S	44	60	8
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i>	1300		10.8-92.9 (32.2)	6.3-15 (10.3)	3.7-15.3 (7.2)	EC	2111	78	149
<i>Fragilariopsis pseudonana</i>	417		1.5-13.5 (6.5)		1.4-9.4 (3)	EC	39	73	7
<i>Fragilariopsis rhombica</i>	68		10.4-35.5 (15.9)	6.3-12.2 (9.3)		EC	614	61	58
<i>Fragilariopsis rhombica/separanda</i>	44		15.7-44.6 (24)	6.3-17.4 (8.3)		EC	1227	102	99
<i>Membraneis sp.</i>	86		38.1-310.4 (110.4)	6.5-100.8 (36.6)		EC	87413	125	2533
<i>Pseudo-nitzschia cf lineola</i>	666		22.1-150.7 (88.7)	2.1-6.4 (3.8)	2.2-5 (3.9)	PP	481	38	49
<i>Pseudo-nitzschia cf heimii</i>	172		63.6-150.8 (90.2)	5-9.8 (6.7)	4.9-10 (6.4)	PP	1329	46	105
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	1096		9.5-131.3 (26.2)	2.1-9.9 (4.1)	1.7-11.6 (4.2)	CU	695	217	64
<i>Thalassiothrix sp.</i>	19		744.4-1505.9 (1106.8)	3.4-18.7 (9.8)		CU	139005	103	3603

Table S2. List of the taxa included in statistical analyses (i.e. hierarchical clustering and NMDS).

Diatom taxa	Reference
<i>Actinocyclus Thalassiosira</i> complex	Ehrenberg (1837) - Cleve (1873)
<i>Actinocyclus octonarius</i>	Ehrenberg (1837)
<i>Asteromphalus</i> spp.	Ehrenberg (1844)
<i>Azpeitia tabularis</i>	Fryxell and Sims (1986)
Centric	-
<i>Chaetoceros</i> spp.	Ehrenberg (1844)
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	Cleve (1873)
<i>Chaetoceros castracanei</i>	Karsten (1905)
<i>Chaetoceros convolutus</i>	Castracane (1886)
<i>Chaetoceros criophylus</i>	Castracane (1886)
<i>Chaetoceros decipiens</i>	Cleve (1873)
<i>Chaetoceros dichaeata</i>	Ehrenberg (1844)
<i>Chaetoceros neglectus</i>	Karsten (1905)
<i>Chaetoceros</i> spp. resting spore	-
<i>Corethron inerme</i>	Karsten (1905)
<i>Corethron pennatum</i>	(Grunow) Ostenfeld (1909)
<i>Coscinodiscus</i> spp.	Ehrenberg (1839)
<i>Coscinodiscus centralis</i>	Ehrenberg (1839)
<i>Cylindrotheca closterium</i>	(Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin (1964)
<i>Dactyliosolen antarcticus</i>	Castracane (1886)
<i>Dactyliosolen tenuijunctus</i>	(Manguin) Hasle (1975)
<i>Eucampia antarctica</i>	(Castracane) Mangin (1915)
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i>	(O'Meara) Hustedt (1952)
<i>Fragilariopsis pseudonana</i>	(Hasle) Hasle (1993)
<i>Fragilariopsis rhombica</i>	(O'Meara) Hustedt (1952)
<i>Guinardia cylindrus</i>	(Cleve) Hasle (1996)
<i>Haslea trompii</i>	(Cleve) Simonsen (1974)
<i>Leptocylindrus danicus</i>	Cleve (1889)
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i>	(H.Peragallo) Hasle (1975)
<i>Membraneis</i> spp.	Paddock (1988)
<i>Navicula</i> spp.	Bory (1822)
<i>Odontella weisflogii</i>	(Grunow) Grunow (1884)
<i>Plagiotropis</i> sp.	Pfitzer (1871)
<i>Pleurosigma</i> spp.	Smith (1852)
<i>Proboscia alata</i>	(Brightwell) Sundström (1986)
<i>Proboscia inermis</i>	(F.Castracane) R.W.Jordan & R.Ligowski (1991)
<i>Pseudo-nitzschia heimii</i>	Manguin (1957)
<i>Pseudo-nitzschia lineola</i>	(Cleve) Hasle (1993)
<i>Rhizosolenia</i> spp.	Brightwell (1858)
<i>Rhizosolenia antennata</i>	(Ehrenberg) N.E.Brown (1920)
<i>Rhizosolenia chunii</i>	Karsten (1905)
<i>Rhizosolenia curvata</i>	Zacharias (1905)
<i>Rhizosolenia polydactyla</i>	Castracane (1886)
<i>Rhizosolenia simplex</i>	Karsten (1905)
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	(Grunow) Mereschkowsky (1902)
<i>Thalassiosira lentiginosa</i>	(Janisch) Fryxell (1977)
<i>Thalassiosira tumida</i>	(Janisch) Hasle (1971)
<i>Thalassiothrix antarctica</i>	Schimper and Karsten (1905)
Pennate	-

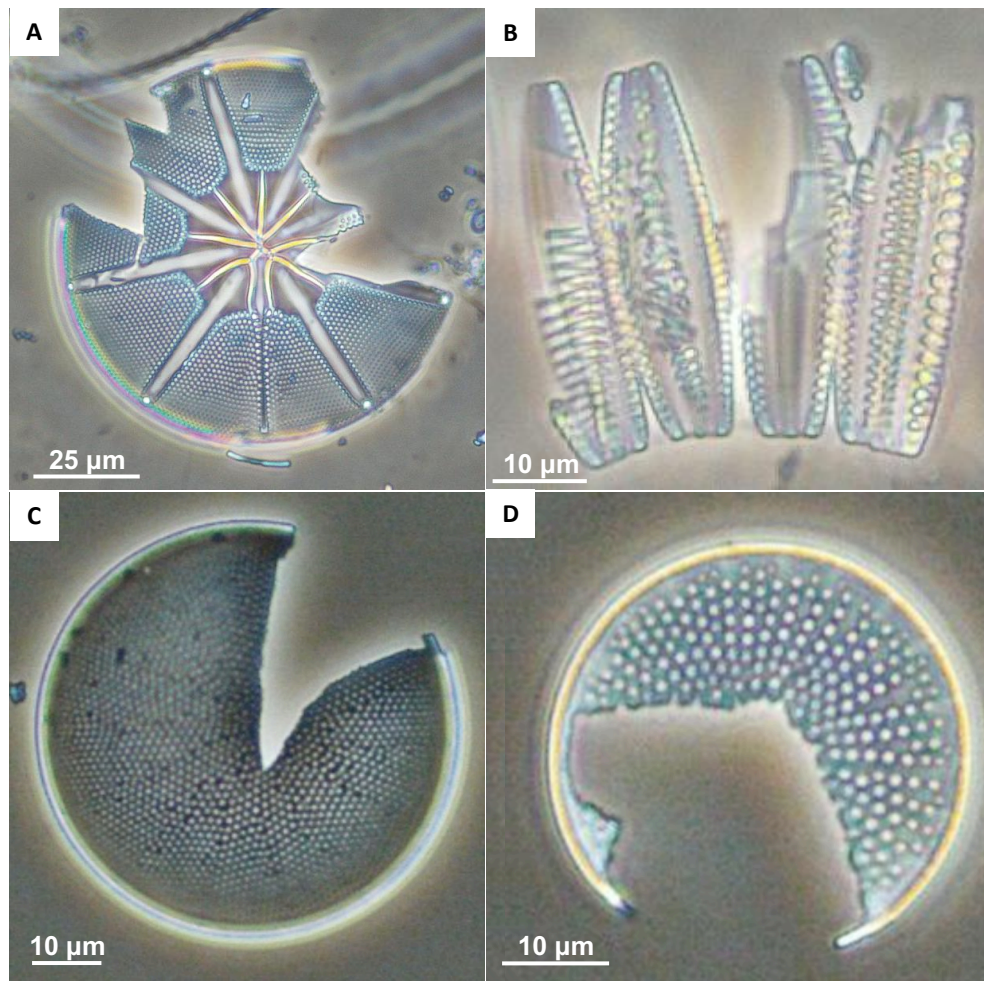


Figure S1. Selection of diatom images showing crunched frustules, which we considered as indicative of mesozooplankton grazing.

(A) *Asteromphalus hookeri*, (B) *Fragilariopsis kerguelensis*, (C) *Thalassiosira lentiginosa*, (D) *Azpeitia tabularis*.

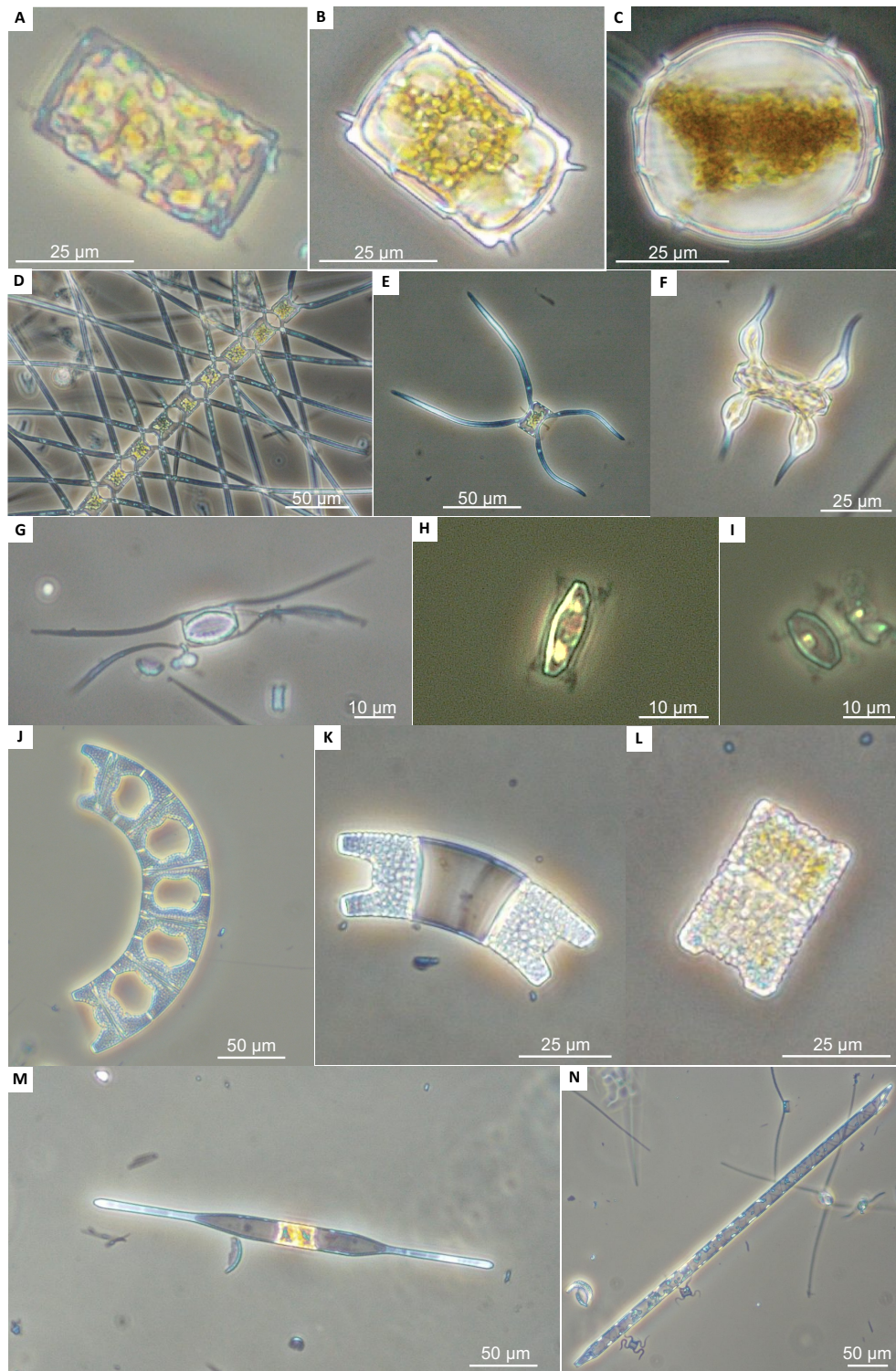


Figure S2. Selection of diatom images showing the variety of life stages and morphological forms within a same species.

A) *Odontella weissflogii* vegetative cell, (B) *Odontella weissflogii* 'resting cell', (C) *Odontella weissflogii* 'resting spore', (D) *Chaetoceros atlanticum* 'colonial' form, (E) *Chaetoceros atlanticum* 'sigmoidal' form, (F) *Chaetoceros atlanticum* 'bulbosum' form, (G-I) *Chaetoceros* spp. resting spores, (J) *Eucampia antarctica* 'typical' form, (K) *Eucampia antarctica* 'H-shape' form, (L) *Eucampia antarctica* 'flat' form, (M) *Proboscia inerme* 'winter' form, (N) *Proboscia inerme* 'typical' form.

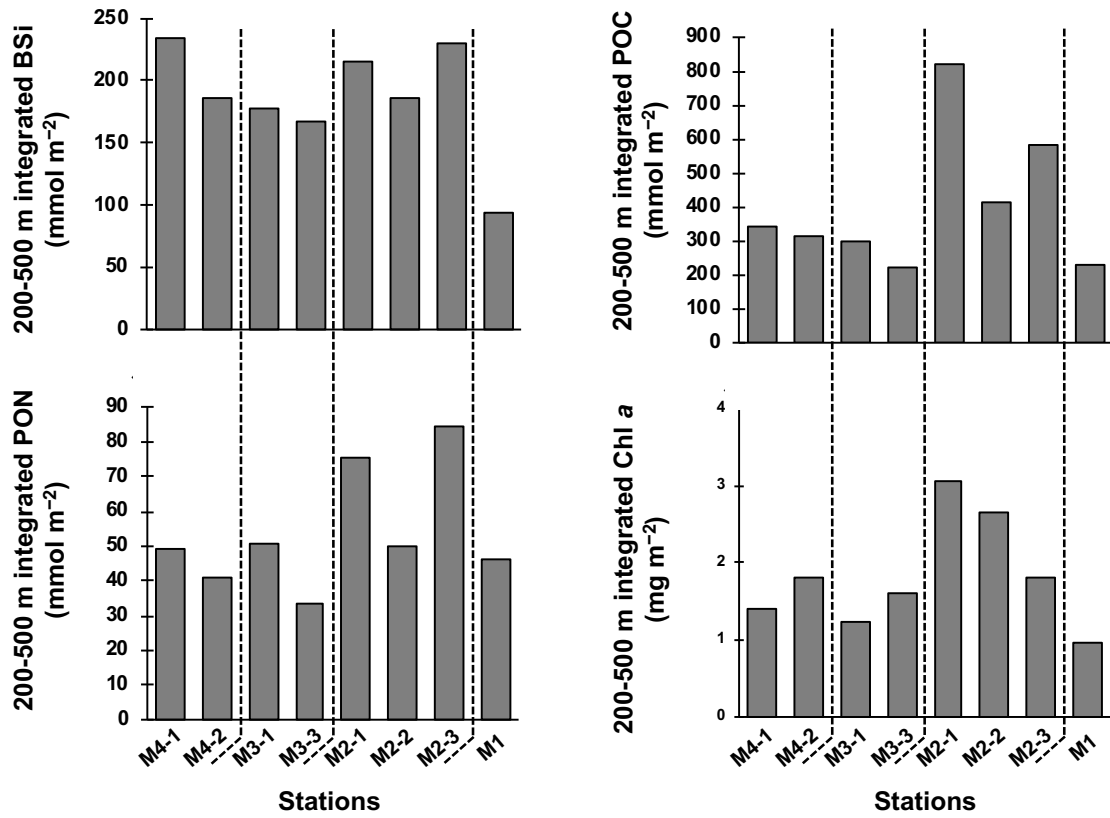


Figure S3. Integrated BSi, POC, PON, and Chl a concentrations between 200 and 500 m at the four stations.

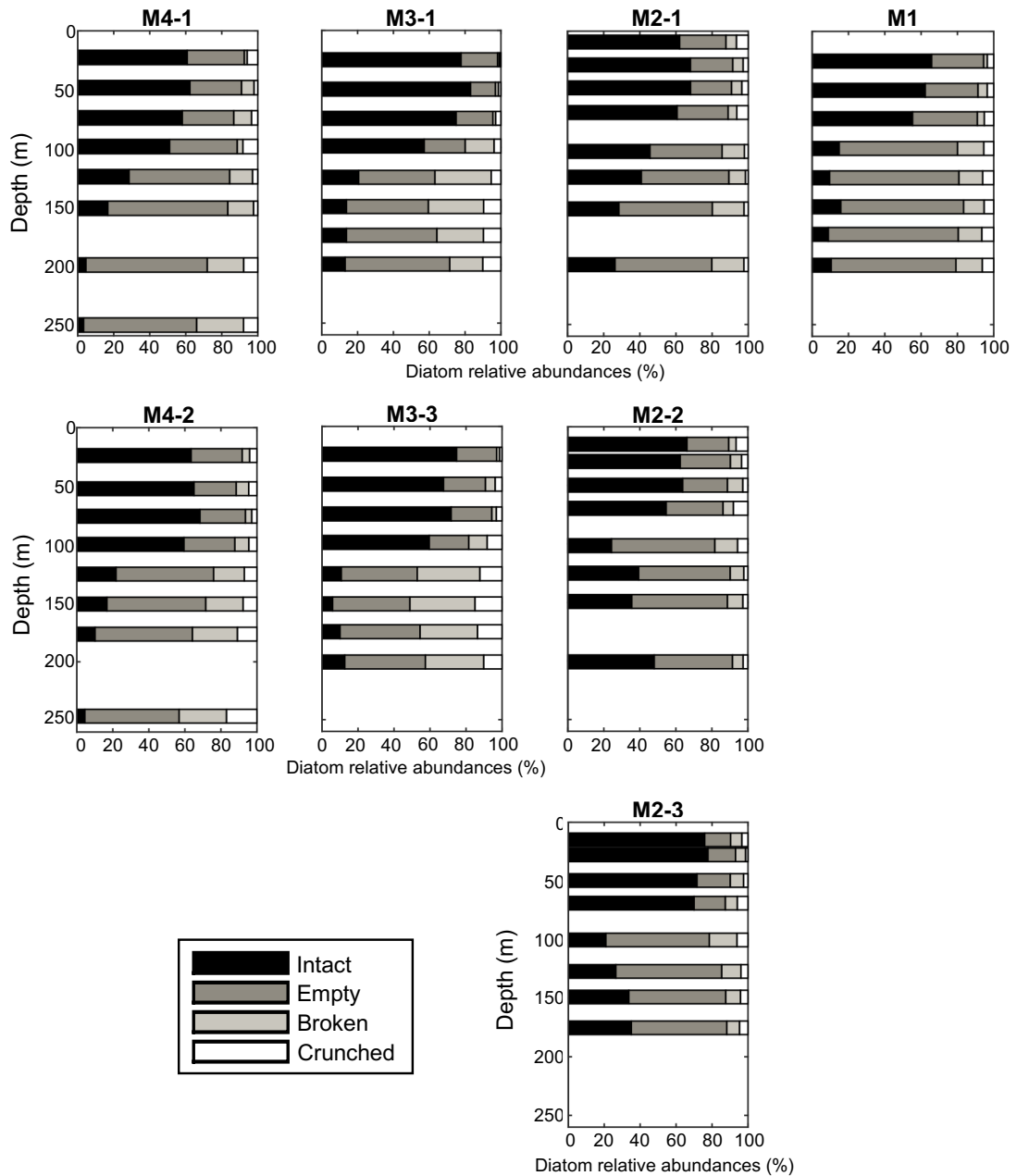


Figure S4. Diatom relative abundances (in percent) to intact, empty, broken and crunched frustule at the four stations.

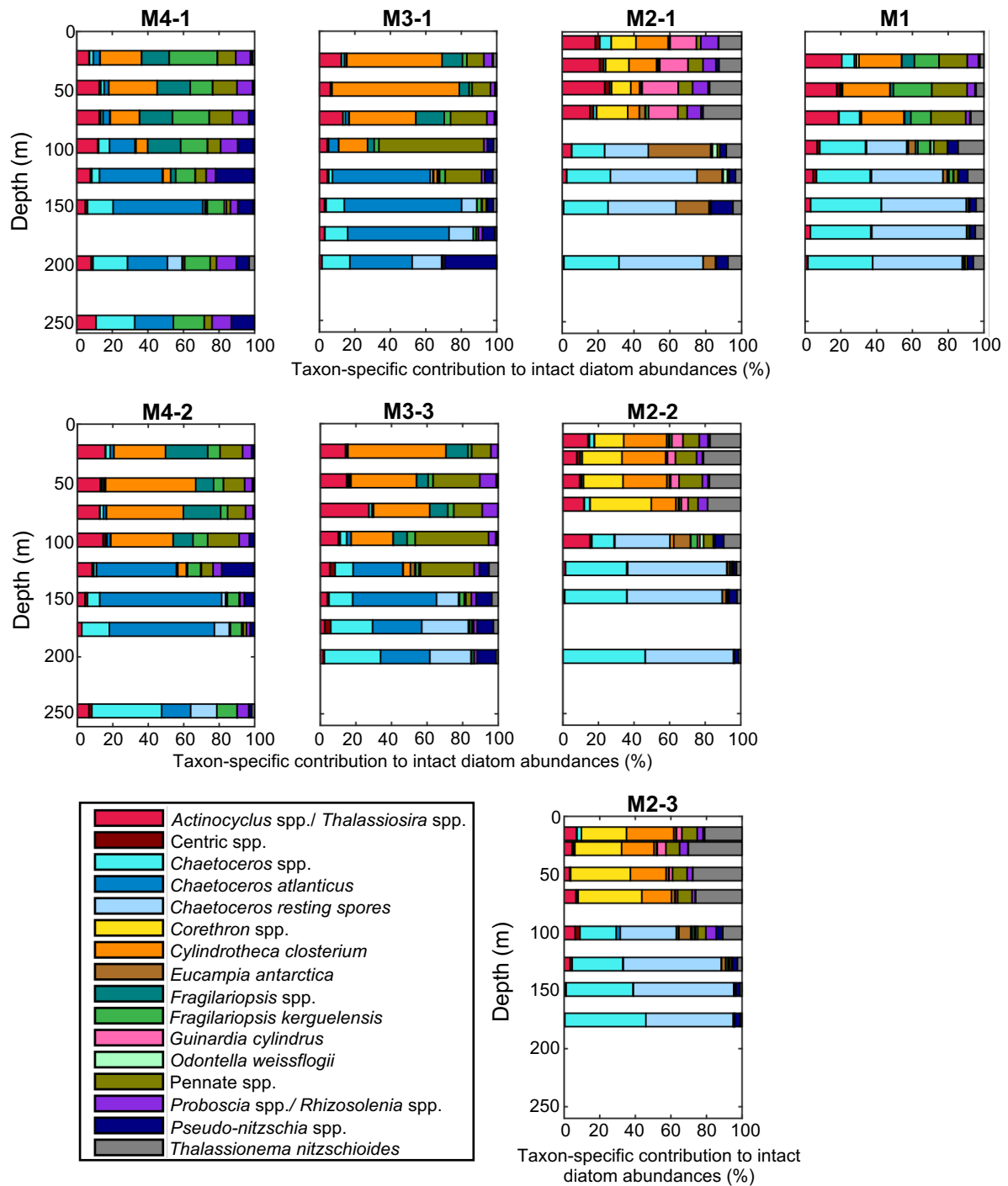


Figure S5. Taxon-specific contribution to intact diatom abundances at the four stations.

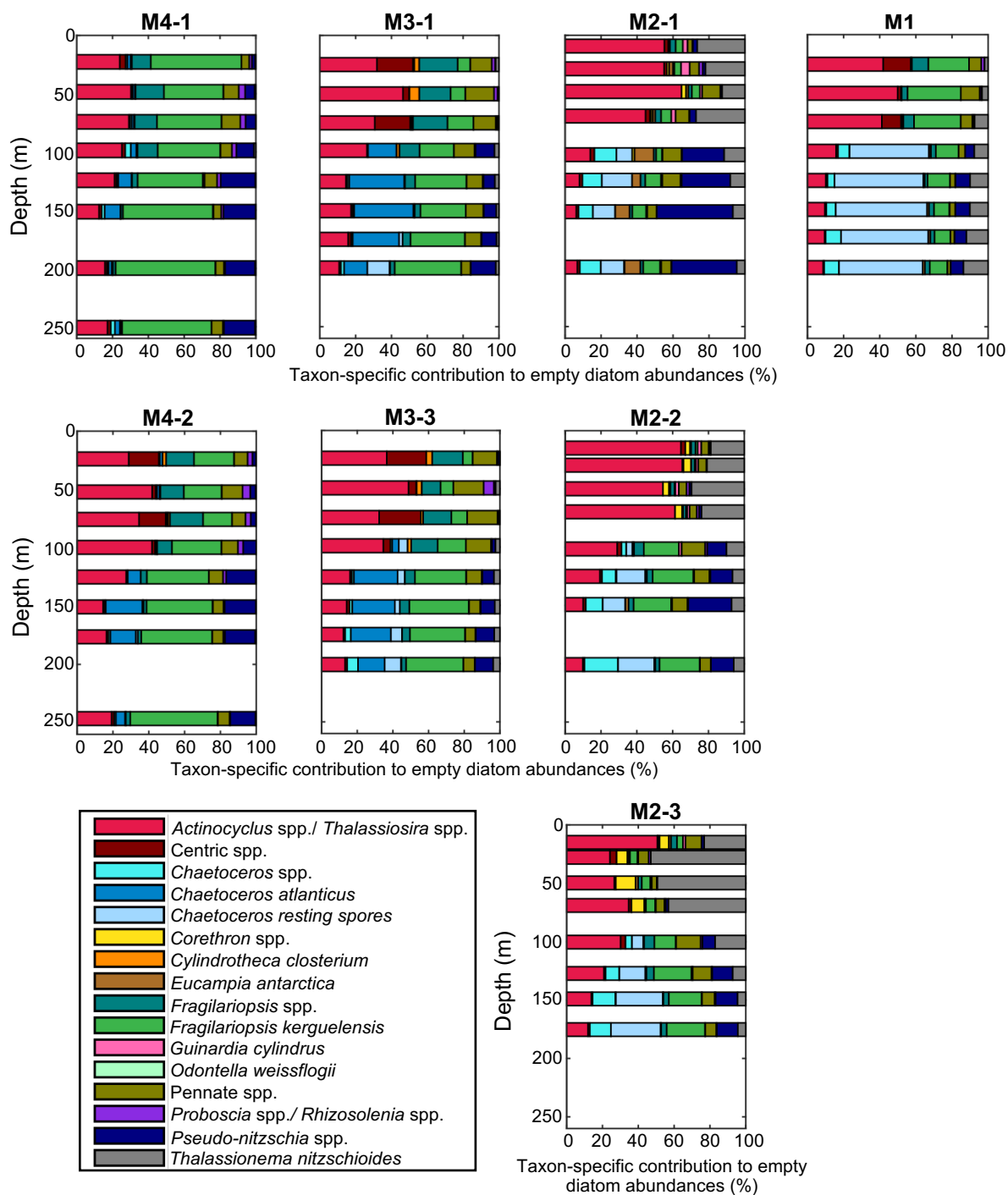


Figure S6. Taxon-specific contribution to empty diatom abundances at the four stations.

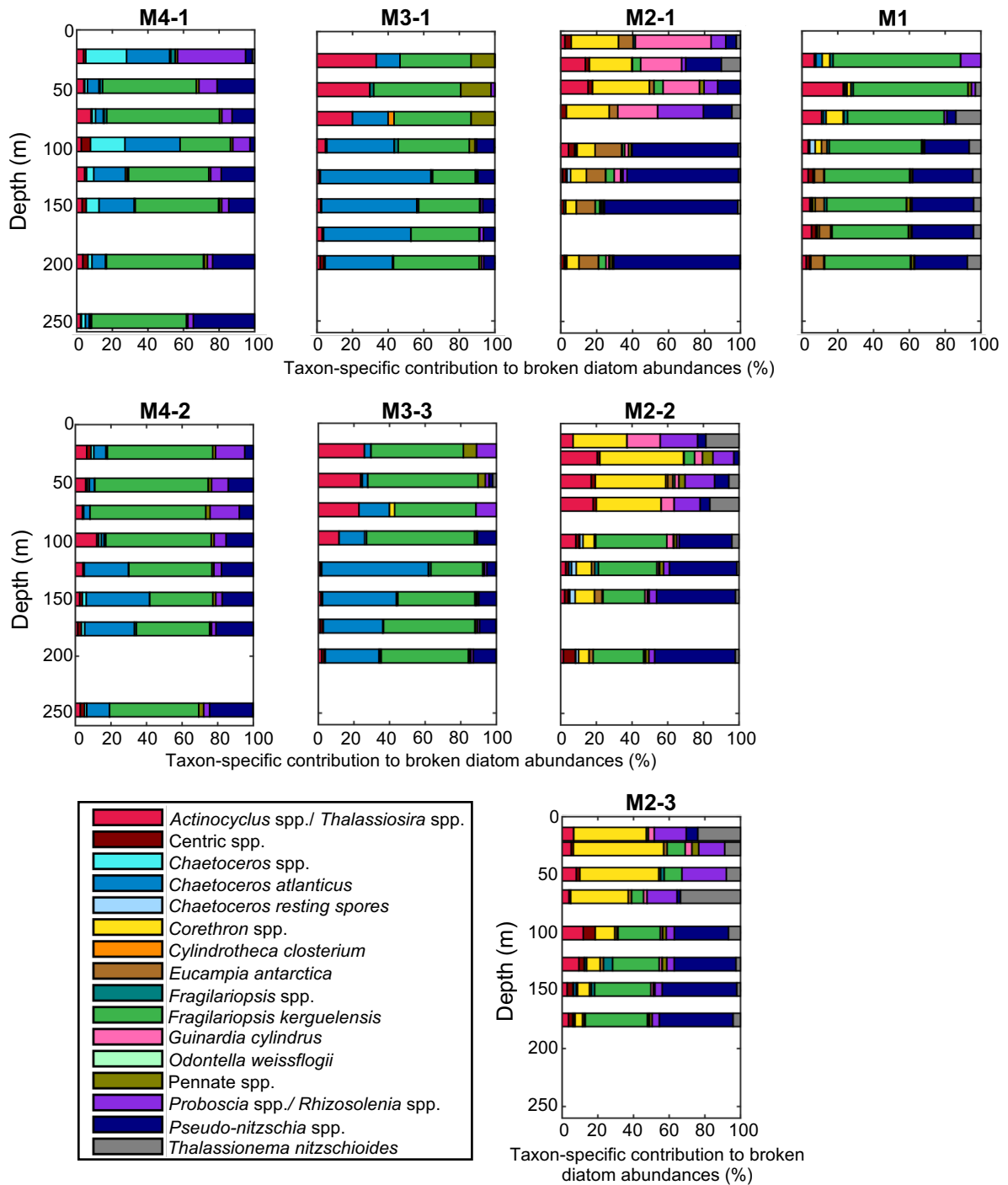


Figure S7. Taxon-specific contribution to broken diatom abundances at the four stations.

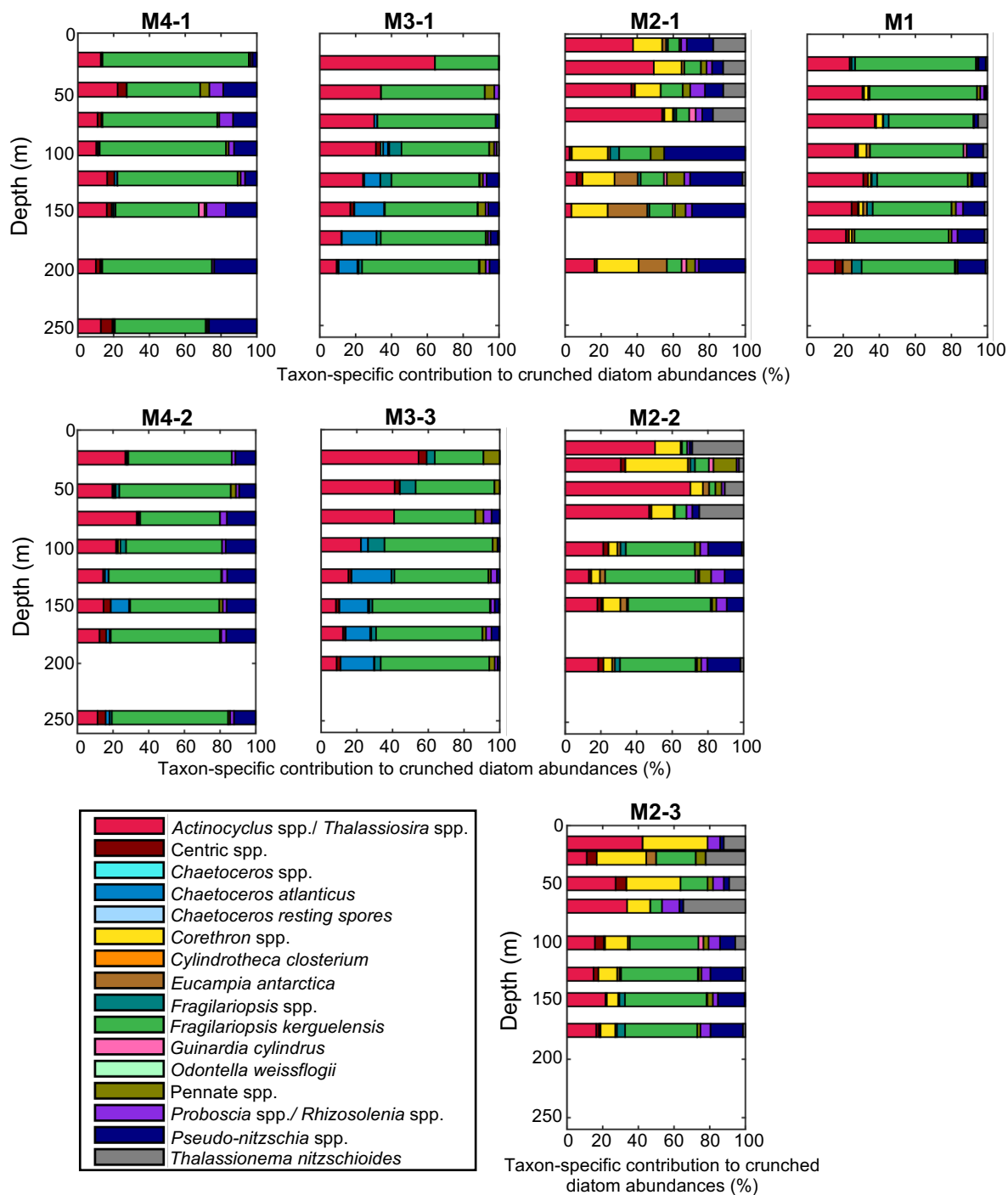


Figure S8. Taxon-specific contribution to crunched diatom abundances at the four stations.

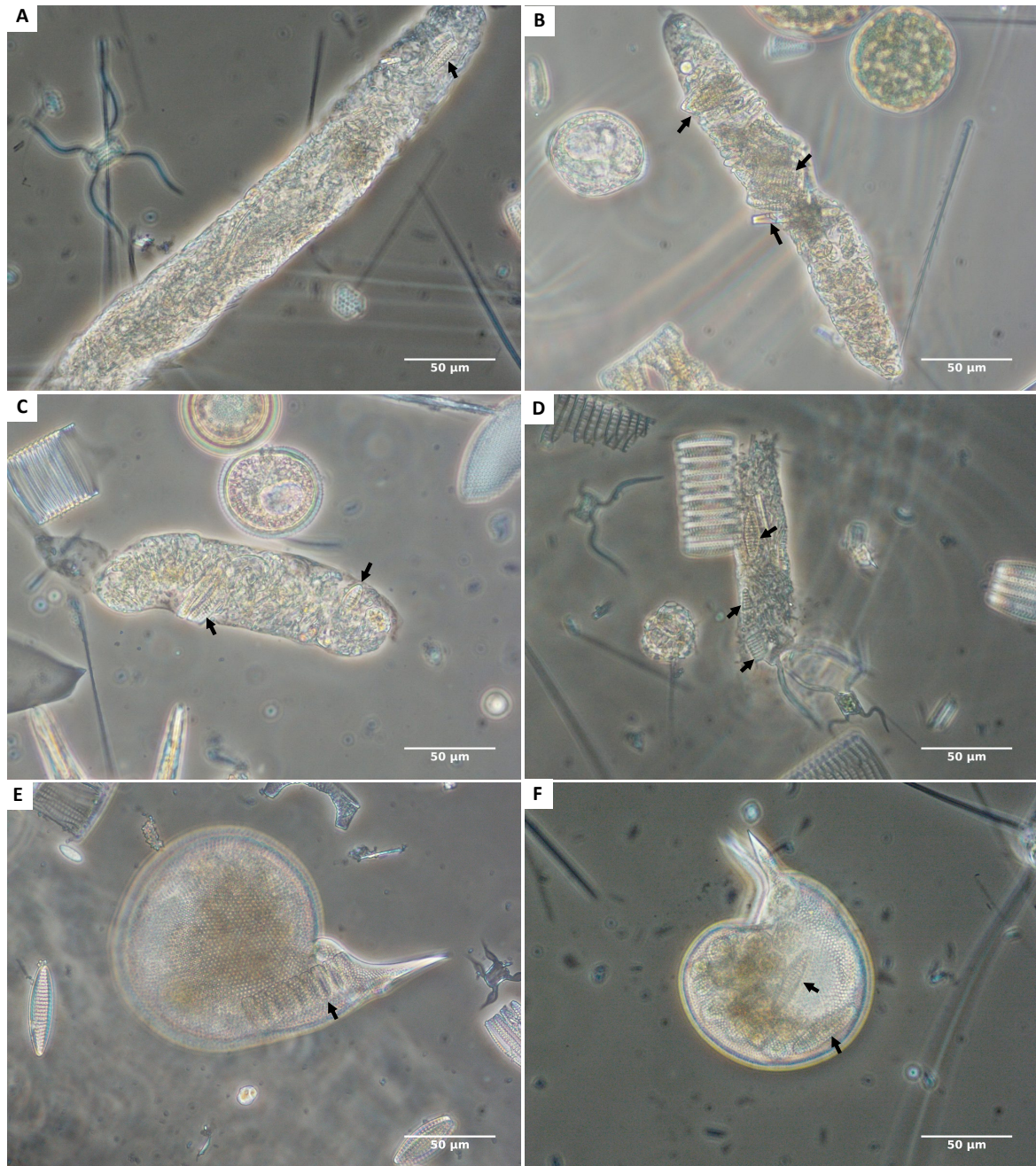


Figure S9. Selection of images evidencing grazing of the heavily silicified species *Fagilariopsis kerguelensis* by micro- and mesozooplankton, a diatom species traditionally considered as resistant to grazing.

(A-D) Fecal pellets containing recognizable *F. kerguelensis* remains. *Protocystis harstoni* feeding on a whole chain (E) or solitary frustules (F) of *F. kerguelensis*. Black arrows indicate *F. kerguelensis* frustules.

4.4. Influence des paramètres environnementaux sur la structure des communautés de diatomées

La figure 4-1 représente les résultats issus de l'analyse canonique des correspondances. Ces analyses statistiques sont également l'occasion de représenter une plus grande diversité (bien que non exhaustive) des espèces observées au cours de la campagne MOBYDICK.

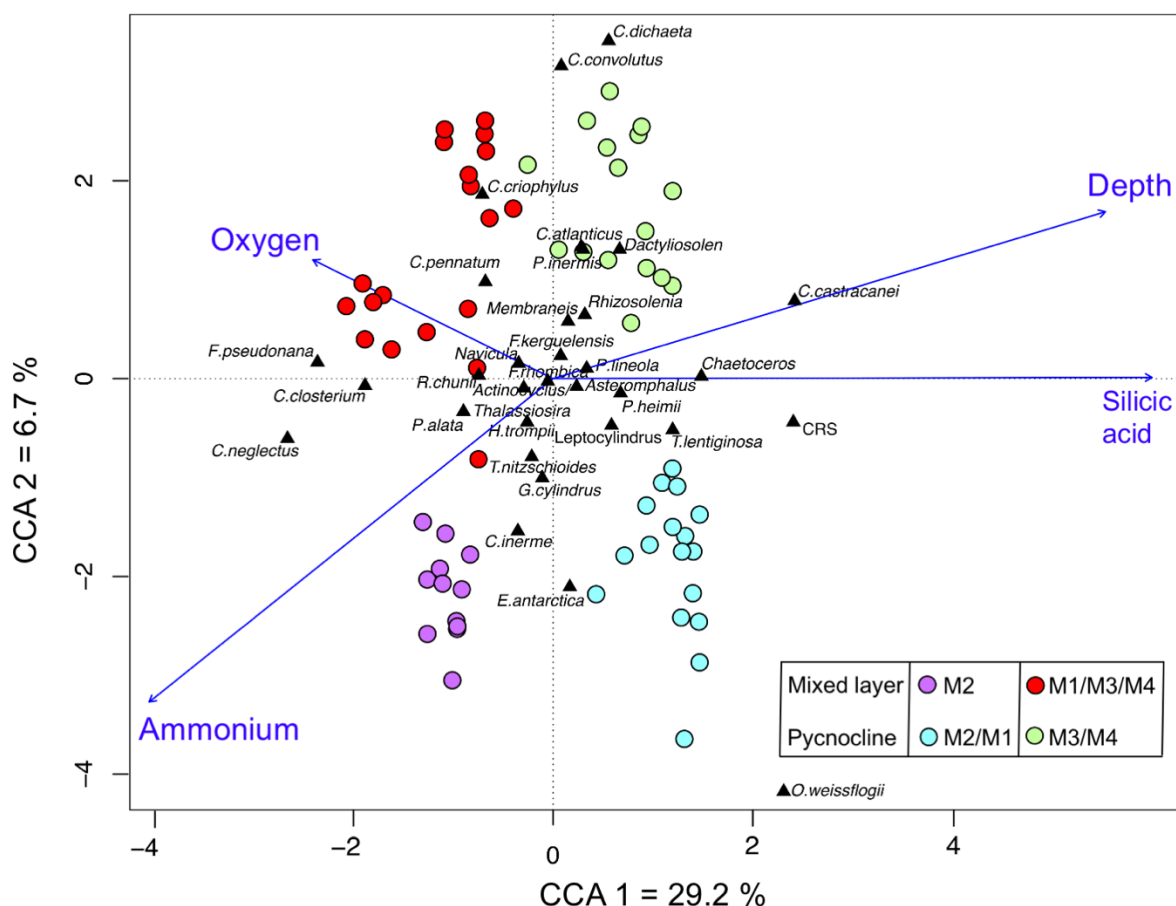


Figure 4-1: Analyse canonique des correspondances (CCA) basée sur les abondances (log(x+1) transformées) des principaux taxa en relation avec les paramètres environnementaux (centrés et réduits).

Les variables environnementales significatives ($p < 0,05$) sont représentées par des flèches bleues. La position des stations est indiquée par des points dont la couleur correspond aux quatre communautés de diatomées identifiées par la classification ascendante hiérarchique (section 4.3). Les espèces/genres de diatomées sont indiqués par des triangles noirs. Seuls les taxons représentant plus de 0,1 % de l'abondance totale des diatomées sont représentés.

Parmi les variables environnementales testées, les concentrations en H_4SiO_4 , NH_4^+ , oxygène dissous, et la profondeur sont des prédicteurs statistiquement significatifs ($p < 0,05$) de la composition des communautés de diatomées. Ces variables permettent

d'expliquer 37,9 % de la variance totale dans la composition des communautés (CCA1 = 29,2 % ; CCA2 = 6,7% ; CCA3 = 1,3 % ; CCA4 = 0,8 %). Les variables profondeur, $[H_4SiO_4]$ et $[NH_4^+]$ sont fortement corrélées à l'axe 1 de la CCA et permettent de discriminer les communautés situées dans le gradient de la pycnocline des communautés situées dans la couche de mélange. Cependant, la forte association entre les concentrations en acide silicique et les communautés profondes n'implique pas une relation de causalité, puisque le marquage au PDMPO a montré que ces communautés sont inactives, bien qu'elles soient localisées dans la nutricline. La variable $[NH_4^+]$ est fortement corrélée à l'axe 2 et sépare les stations sous l'influence du plateau (i.e. M2 et possiblement M1), des stations *HNLC* situées à l'ouest de celui-ci (i.e. M3 et M4). Les concentrations en ammonium, plus élevées au dessus du plateau, semblent donc jouer un rôle important sur la structuration des communautés de diatomées, mais également sur l'ensemble des protistes eucaryotes <20 μm , comme cela a été rapporté par [Irion et al. \(2020\)](#). Au dessus du plateau des Kerguelen, l'intense activité hétérotrophe à la fin de la période productive est en effet associée à la production de NH_4^+ qui est préférentiellement assimilé (39-77 % de l'absorption de N) par les diatomées, ce qui conduit à un découplage dans l'utilisation du Si et du N dans les eaux fertilisées ([Mosseri et al., 2008](#)).

Les résultats des régressions sPLS (Figure 4-2) confirment les tendances observées précédemment. Les paramètres environnementaux permettent de séparer clairement les taxa associés aux eaux de surface, des espèces/genres qui sédimentent rapidement hors de la couche de mélange et se trouvent préférentiellement dans le gradient de la pycnocline. Parmi les taxa dont la contribution diminue de manière importante avec la profondeur, on distingue : *Actinocyclus/Thalassiosira*, *Cylindrotheca closterium*, *Corethron inerme*, *C. pennatum*, *Guinardia cylindrus*, *Fragilariopsis pseudonana*, *Thalassionema nitzschioides*, *Proboscia alata*, *Rhizosolenia chunii*, et *R. antennata*, etc. Parmi les taxa dont la contribution au contraire augmente avec la profondeur, on distingue : *Pseudo-nitzschia heimii*, *P. lineola*, ainsi que différentes espèces de *Chaetoceros* (*C. castracanei*, *C. decipiens*, etc.) sous la forme de cellules végétatives ou de spores de repos. Entre ces deux groupes existe un continuum d'espèces dont la distribution est moins marquée par la profondeur dans la colonne d'eau.

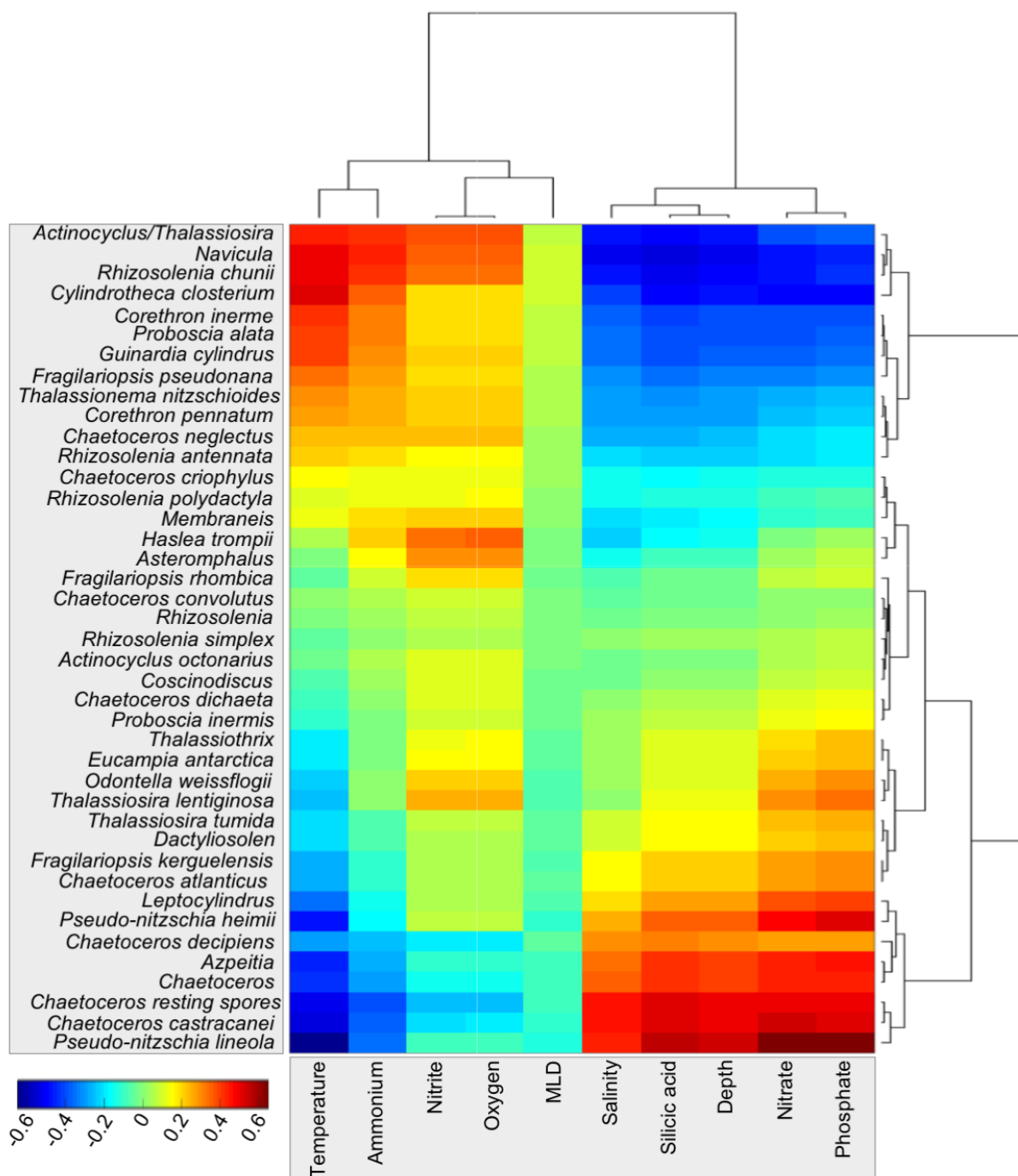


Figure 4-2: Heatmap réalisée à partir des coefficients de corrélation des régression SPLS entre les taxa de diatomées et les variables environnementales.

4.5. Nature des particules et stocks intégrés du Si et du C en profondeur (article 3, en préparation)

Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes

Karine Leblanc¹, Augustin Lafond¹, Véronique Cornet¹, Justine Legras¹, Barbara Marie², Bernard Quéguiner¹

¹Aix-Marseille University, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM 110, 13288, Campus de Luminy, 163 avenue de Luminy, 13288 Marseille, France

²Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, UMR7621, LOMIC, Observatoire Océanologique, Banyuls-sur-Mer, France

Abstract

Particles located at the interface between the surface ocean layer and the top of the mesopelagic domain are the initial vector of the biological pump yet, their nature is still largely unknown. During the MOBYDICK cruise in the vicinity of the Kerguelen Islands (Indian sector of the Southern Ocean) we deployed a recently available device that allows to concentrate and collect deep particles over a predetermined layer of water. In this paper, we present the first detailed quantitative and qualitative data of the collected particles and individual planktonic cells, including their taxonomy, carbon and lipid content, as well as cell viability, in order to characterize the particle stocks present at depth. The cruise was carried out at the end of the summer bloom, a period characterized by declining stocks of biogenic materials associated with various mortality processes of planktonic organisms. Unexpectedly, the majority of the collected particles consisted of single empty diatom frustules, whereas fecal pellets and aggregates accounted for only a minor fraction. The occurrence of distinct mortality processes, from parasitic infection to mesozooplankton grazing, as well as life-stages such as spores and winter forms, could be identified in relation to diatom taxa, evidencing distinct export modes to intermediate and deep layers within the diatom community.

Keywords: Biological C pump, diatoms, mortality modes, Southern Ocean, diversity, deep particle stocks

Introduction

The global carbon (C) export to the deep ocean is still poorly constrained and estimates range from 5 and 20 Pg C yr⁻¹ (Laws et al., 2000; Henson et al., 2011; Puigcorbé et al., 2020). Despite the overarching importance of this process in Earth climate regulation, the mechanisms responsible for the variability of carbon export are still largely unknown. Characterizing the composition of the particulate C flux to depth together with the intricate ecological processes that can alter particle sinking rates are crucial in this context. Until now, the focus has been placed mainly on large (>500 µm) aggregates and fecal pellets, otherwise known as marine snow, as primary vectors of C to the ocean's interior, mainly because of their elevated sinking rate, ranging from 5 to 2,700 m d⁻¹ (Turner, 2002; Riley et al., 2012). Methodological challenges to accurately quantify the flux of diverse types of particles over the entire size-spectrum, from µm to mm, have been identified already in the 80s (Alldredge and Silver, 1988) but are still difficult to overcome today, as no one instrument is able to characterize and quantify the entire particle size range together with its specific composition (Durkin et al., 2015). Recently, it has been suggested that *in-situ* aggregate size is not a sufficient descriptor for inferring sinking rates and that more information is needed on their excess density, age, composition and porosity (Iversen and Lampitt, 2020; Laurenceau-Cornec et al., 2020).

Furthermore, the taxonomic composition of phytoplankton, their biomineral content, and the physiological status of cells in the surface layer have been recognized as central in marine snow genesis (Alldredge and Gotschalk, 1990; Klaas and Archer, 2002). Until recently, the importance of single cells, and in particular small phytoplankton (Waite et al., 2000; Richardson and Jackson, 2007), was not recognized because their sinking rate was deemed too slow to lead to any significant contribution to C export. Yet, recent studies report the presence of small particles under the form of single cells down to 1,000 m and deeper (Dall'Olmo and Mork, 2014; Agusti et al., 2015, 2020; Durkin et al., 2016; Leblanc et al., 2018), revealing an important contribution of single cells to deep C stocks. The mechanisms invoked to explain these new observations are usually aggregation/disaggregation processes during descent in the water column, or entrainment through the mixed layer pump, in which deep mixing brings surface cells to depth rapidly, but such processes have not clearly been demonstrated (Gardner et al., 1995; Stemmann et al., 2004; Richardson and Jackson, 2007; Close et al., 2013; Giering et

al., 2014; Durkin et al., 2015; Leblanc et al., 2018). A recent study carried out in the North Atlantic however estimated that eddy driven subduction could contribute to as much as 50 % of total POC export (Omand et al., 2015). Only a few studies have reported the importance of whole diatoms cells and spores in sinking C flux (Kemp et al., 2000; Riaux-Gobin et al., 2006; Salter et al., 2007; Rembauville et al., 2015; Romero and Fischer, 2017), but the exact quantitative contribution of single cells to deep C stocks and fluxes remains unknown (Le Moigne, 2019), as direct C measurements associated to intact phytoplankton cells are time consuming and seldom undertaken (Assmy et al., 2013; Rembauville et al., 2015). It remains unclear whether this deep C stock in the form of small individual cells plays a role in increasing the particulate C flux either directly or through deep aggregation and/or repackaging processes (Lam and Marchal, 2015).

Similarly, fecal pellets are commonly examined in the large size fraction (at least $> 50 \mu\text{m}$) but the role of minipellets ($3\text{-}50 \mu\text{m}$) as initially described by Gowing and Silver (1985), has been potentially overlooked. Minipellets can be produced by many different heterotrophs but are often linked to Phaeodaria, a group of siliceous Rhizaria (Gonzalez, 1992). Minipellets have been shown to represent a flux equivalent to 11-49% of the C flux of larger fecal pellets in the Eastern Tropical Pacific Ocean (Gowing and Silver, 1985). This size-class of fecal pellets has been reported as extremely abundant in a series of field studies from the late 80s and early 90s conducted in the Eastern Tropical (Gowing and Silver, 1985) and North Pacific (Gowing, 1986), in the Atlantic (Riemann, 1989), as well as in the Southern Ocean along the Antarctic peninsula (Gonzalez, 1992). These types of particles have been ignored for more than 30 years in most biological C pump studies, except for a temporal survey from the Northeast Atlantic, where high summer POC fluxes at 3000 m were shown to follow peaks in phaeodarian abundance (Lampitt et al., 2009). Recently, a renewed interest emerged with the recognized importance of Phaeodaria's role on both the Si and C cycle in the mesopelagic zone in the world ocean (Stukel et al., 2018; Biard et al., 2018; Llopis Monferrer et al., 2020). Another recent study in the North Pacific estimated that this group accounted for up to 10% of the total organic carbon of sinking particles (Ikenoue et al., 2019). Hence, marine snow and particles in the small size-range ($<50\text{-}100 \mu\text{m}$) have until recently not been in the spotlight, for obvious methodological issues, and their relative contribution to deep C stocks and fluxes remains to be fully quantified in various oceanic regimes.

In 2015, a new device, called the Bottle net (Aquatic BioTechnology™) has allowed for methodological improvements in the collection of deep particle stocks. The device enables a rapid, detailed sampling of depth-integrated concentrated material collected over a very short time period (during a CTD upcast), allowing for taxonomical but also for physiological rate measurements since collection time is equal to that of Niskin samples (Agusti et al., 2015). Collection of particles between 2,000 and 4,000 m with this device during the Malaspina circumnavigation program in the subtropical oligotrophic ocean revealed the ubiquitous presence of fresh single cells in this deep layer. Diatoms, which do not dominate in surface oligotrophic waters, were surprisingly major contributors to microplankton cells at depth (81.5%) and a large proportion (18%) were intact viable cells, implying fast sinking rates estimated to be between 124 and 732 m d⁻¹ (Agusti et al., 2015) comparable to aggregates and fecal pellets sinking rates. This device allows for a detailed analysis of small (>20 µm) plankton cells and particles in microscopy, while sediment traps designed to measure downward fluxes do not adequately sample this small fraction, which is often merged in larger aggregates and phytodetritus within the collection cups and for which individual C content quantification is difficult. It is complementary to polyacrimide gel traps which also allow to study the contribution of individual cells and chains to the particulate flux (Laurenceau-Cornec et al., 2015).

A Bottle net was deployed during the MOBYDICK (Marine Ecosystem Biodiversity and Dynamics of Carbon around Kerguelen: an integrated view) cruise in the vicinity of the Kerguelen Islands in February-March 2018, a period coinciding with the demise of the recurrent summer bloom. The study region is considered as a natural fertilization laboratory (Blain and al, 2007), and several previous studies focused on the large phytoplankton bloom resulting from the island's Fe-enrichment of the plateau area by comparison to the the neighboring HNLC (High Nutrient Low Chlorophyll) region (Cornet-Barthaux et al., 2007; Armand et al., 2008a; Mosseri et al., 2008; Quéguiner, 2013; Lasbleiz et al., 2014, 2016). Here we compare results from phytoplankton nets (Phytonets) and Bottle net casts, while a companion paper describes in similar details the surface diatom communities from CTD Niskin collection (Lafond et al., 2020). We observed a dominant contribution of single cell diatoms (93 ± 6 %) to the deep particle stocks but a very small contribution of intact diatom cells (~0.6 %) to C content in the

intermediate layer (125-500 m), together with a very small fecal pellet contribution, that was dominated by the minipellet size-class. Taxonomical analyses revealed distinct communities west of Kerguelen in the HNLC area compared to the island's fertilized plateau and its eastern flank. Differences in silicification degrees as well as distinct mortality/export processes linked to surface nutrient depletion and trophic interactions (such as parasitic infection or grazing by phaeodarians) were identified in the upper layer, leading to distinct contributions of major diatom taxa to deep suspended particles.

Material and methods

Study site

The MOBYDICK cruise took place between February 18th and March 27th, 2018 aboard the R/V Marion Dufresne south of the Kerguelen Islands (Southern Ocean). Four stations were investigated with repeated visits (Fig. 4-3, Table 4-1), including two so-called reference stations, M2 (sampled thrice) and M4 (sampled twice), corresponding respectively to the Fe-enriched plateau and the HNLC off-plateau area. To increase information on the spatial variability, two intermediate stations, M1 and M3 were additionally sampled, once and twice respectively. Bottom depths spanned from 520 m at M2 to 4,730 m at M4. According to [Pauthenet et al. \(2018\)](#), station M3 was located within the Polar Frontal zone at this time of the year, whereas the other stations were located in the POOZ (Permanently Open Ocean Zone) of the Antarctic zone, with M1 and M4 both situated very close to the Polar Front (Fig. 4-3).

Phytonet sampling

A 35 µm mesh phytoplankton net (hereafter called Phytonet) was deployed at all sites. Vertical net hauls were consistently realized between 0 and 125 m depth. Once on board, the net was gently rinsed from the outside using a hose connected to surface seawater. The window of the plankton collector was rinsed with a squirtbottle filled with 0.2 µm filtered seawater to unclog all aggregates. The entire remaining volume (between 400 and 500 mL) was immediately transferred to a polycarbonate bottle which was then subsampled for diversity and cellular activity.

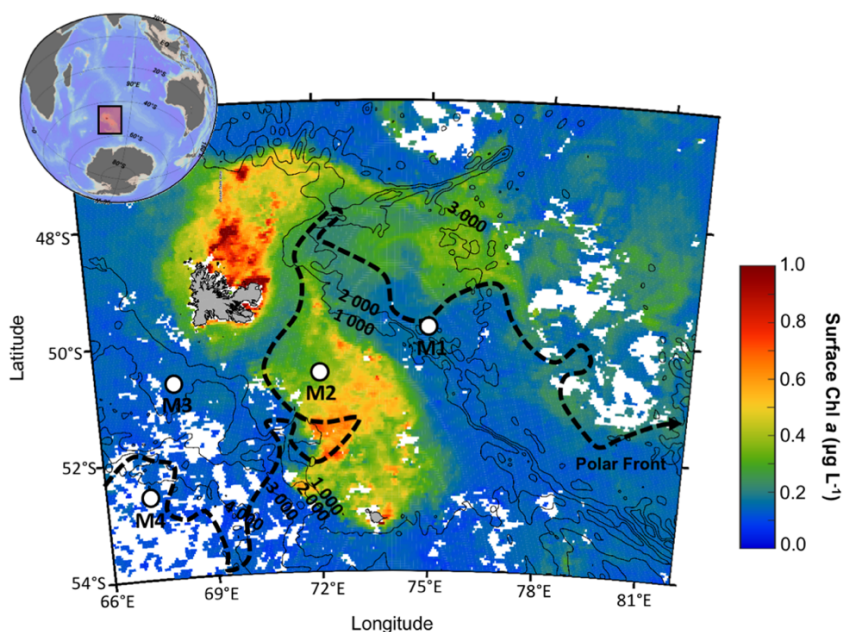


Figure 4-3: Location of the Kerguelen Plateau in the Indian sector of the Southern Ocean and detailed map of the satellite-derived surface chlorophyll a concentration (MODIS level 3 product) averaged over March 2018.

The four stations sampled during MOBYDICK are indicated. Contour lines represent the bathymetry (m). The dotted line represents the position of the Polar Front (PF) according to [Pauthenet et al. \(2018\)](#).

Table 4-1: Metadata and hydrographical conditions at stations sampled during the MOBYDICK expedition.

Station	Latitude/Longitude	Date	Bottom depth (m)	MLD (m)	Ze 1% (m)	H ₄ SiO ₄ :NO ₃ ⁻
M4-1	52.60°S ; 67.20°E	01/03/2018	4 731	69	95	0.17 ± 0.01
M4-2		12/03/2018		96	101	0.22 ± 0.04
M3-1	50.68°S ; 68.06°E	04/03/2018	1730	74	93	0.12 ± 0.04
M3-3		19/03/2018		96	105	0.20 ± 0.17
M2-1	50.62°S ; 72.00°E	26/02/2018	520	79	64	0.06 ± 0.02
M2-2		06/03/2018		73	61	0.08 ± 0.03
M2-3		16/03/2018		80	58	0.13 ± 0.01
M1	49.85°S ; 74.90°E	09/03/2018	2 723	63	89	0.27 ± 0.01

Bottle net sampling

A Bottle net (Aquatic Biotechnology™) was mounted on the rosette and deployed at each site. The device is a modified PVC bottle, holding a vertical 20 µm-plankton mesh and a plankton collector, that can be opened and closed between two chosen layers, to collect particles during the upcast ([Agusti et al., 2015](#)). Variable sampling depths were covered

at each site and revisit depending on bottom bathymetry and CTD-profiles (Table 4-1, Fig. 4-4) for a total of 20 Bottle net casts. The intermediate layer (between approximately 125 and 500 m) was sampled at least once at each site, together with deeper layers whenever possible. At station M4-2, two Bottle net casts (125-250 and 250-500 m) were combined for better comparison with the other stations. The Bottle net top opening is round-shaped and similar in size to a standard Niskin bottle (7.5 cm diameter) and the amount of water filtered by the 20 μm mesh varied between 0.1 m³ (for the 125-150 m cast) and 9.5 m³ (for the deep 1900-4000 m cast). Sampling with the CTD was performed at half speed (0.5 m s⁻¹) during the Bottle net operations. Given the large body of water filtered, the total amount of particles and cells collected in approximately 50 ml of seawater varied between 26 x 10⁶ and 285 x 10⁶, thus allowing for a complete diversity analysis on concentrated material compared to Niskin bottles that contain a very low average particle concentration in deep waters.

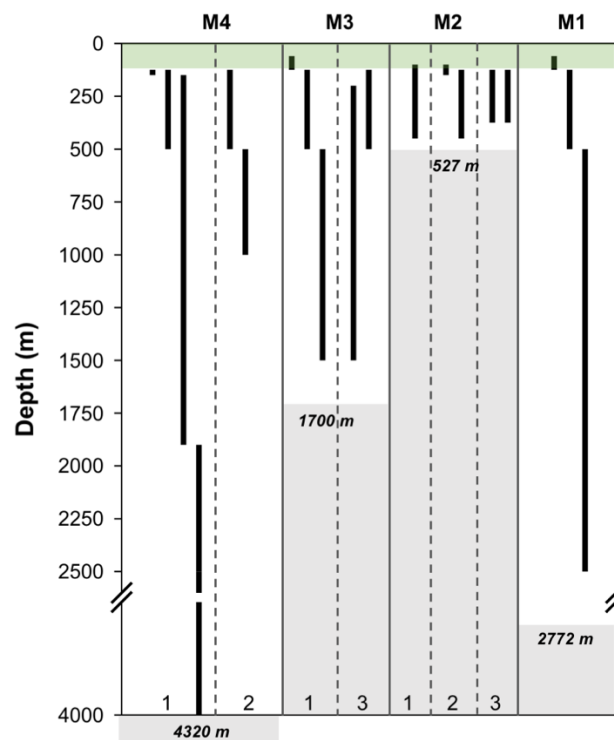


Figure 4-4: Bottle net casts at the 4 different sampling sites from west to east, and for the different revisits (1,2,3). Bottom bathymetry is indicated in bold italic numbers. The green rectangle indicates the Phytonet collection depth in the surface layer from 0 to 125 m.

Blanks. The design of the Bottle net unfortunately renders the closing lid vulnerable to lifting by the up and down pulling motion during the upcast if the rosette is stopped several times in the surface layer in order to close other Niskin bottles. In order to assess

the contamination that might arise from plankton rich surface water seeping into the Bottle net during this stop-and-go ascent period, we carried out 5 blank casts (3 at M2-3 and 2 at M3-1), with the Bottle net closed during the entire cast. Blank samples were then counted for particles and compared to the average counts measured at both stations. At M2-3, the blank samples contained 8.7% of the average cell counts and was mostly comprised of *Corethron inerme* filaments which were accumulating in the surface layer, while at M3-1, blank casts represented 2.7% of the average cell counts. Despite this slight contamination from surface waters, we are confident that our subsequent analyses and comparison to surface communities allowed to filter out this signal and still give valid conclusions on the nature of deep particles and export related processes. We are currently building a new model that will be completely water tight whenever the lid is closed, in order to circumvent this bias in the future.

Collection. Samples were collected from the Bottle net on deck, after careful rinsing of its plankton net with a squirt bottle filled with 0.2 µm filtered seawater. The collected volume varied between 48 and 70 ml of seawater. Each sample was transferred immediately into a polypropylene vial and very gently homogenized before several aliquots were subsampled for biogenic silica (BSi), microscopic identification, diatom viability and lipid content.

Microscopical analyses

Taxonomical identification and counting

Two samples for diversity were fixed with acidified lugol and pH-buffered formal, while a third sample was filtered onto a 25 mm 0.2 µm polycarbonate filter, rinsed with milliQ water then dried at room temperature, for Scanning Electron Microscopy (SEM) analyses. Upon sample collection from both the Bottle net and the Phytonet, a small aliquot was systematically observed on board within 30 min of collection using a bright-field Nikon TE-200 inverted microscope to observe any trophic behavior or parasitic activity. Further cell counts were later performed in the ground-based laboratory on a Nikon TE-200 inverted microscope, while detailed species identification has been carried out on a Phenom-Pro benchtop scanning electron microscope at 10 kV using the uncoated dried filters. Species identification relied mostly on [Priddle and Fryxell \(1985\)](#) and [Scott and Marchant \(2005\)](#).

Mortality processes

In order to gain further insights into biological interactions and mortality processes in the diatom community, we carefully identified cell status: intact (e.g. cytoplasm still present and visually unaltered), empty (e.g. completely intact frustule with no cytoplasm visible), broken (e.g. with a clean break at the girdle band junction), crunched (e.g. frustule with a jagged break outside of the girdle junction), or infected (e.g. frustule filled with small black cells, see supplementary Fig. S1). While many mortality pathways can explain the presence of empty and broken frustules, crunched frustules are most likely due to handling by copepod or amphipod mandibles (Assmy et al., 2007). Infected cells were only observed at M2 and refer mainly to the infection of *Corethron inerme* (and to a lesser extent of *Proboscia inermis* and *Rhizosolenia* spp.). Life stages such as resting spores and resting cells (mainly of *Odontella weissflogii*), as well as different morphological/winter forms within some species (e.g. *Chaetoceros atlanticus*, *Eucampia antarctica*) were also identified and counted separately.

Diatom viability

To further improve the physiological description of diatom cells, we used the SYTOX Green viability probe (Veldhuis et al., 2001) on all Phytonets and 13 out of 20 Bottle net samples. Upon collection, 990 μL of sample was placed in an Eppendorf PE 1.5 ml vial and spiked with 10 μL of 500 μL SYTOX Green Nucleic Acid Stain (S7020, Life Technologies™) 5 mM solution, for a final concentration of 5 μM and gently agitated. Samples were incubated for 30 min in the dark at *in situ* sampling temperature (4°C), then transferred onto a Sedgewick Rafter graduated 1 ml chamber and immediately counted on board on a Zeiss imager A2 epifluorescence microscope, using an FITC filter cube (λ_{ex} : 479/39 nm, λ_{em} : 522/40 nm, 497 nm LP). Non-viable cells, which have lost membrane integrity, incorporate the probe and their nuclei display a green fluorescence, while viable cells with intact membranes only show chlorophyll *a* (Chl *a*) red autofluorescence.

Lipid content

The presence of lipids inside diatom cells was assessed using Nile Red labelling (Greenspan, 1985). Seawater samples were treated on board immediately after collection. Cells were resuspended in 1 mL HEPES buffer 0.1 M (pH 7) containing 2% glutaraldehyde, 10 mM CaCl_2 and 10 mM MgCl_2 . After 1 h incubation at 4°C and in the dark, samples were

again centrifuged, rinsed and resuspended in 1 mL HEPES buffer 0.1M. Samples were stored at 4°C until analyses at the laboratory. Nile Red was added to each sample at a final concentration of 5 µg/ml sample, vortexed for 10 s and incubated 5 min at room temperature. Samples were then filtered onto a 0.4 µm HTBP filter. The filter was then resuspended in 1 mL filtered PBS and vortexed at full speed for 2 min to loosen cells from the filter. An aliquot of a sample was then mounted onto a glass slide and observed on a Zeiss Observer Z1 epifluorescence inverted microscope using a DS Red filter cube (λ_{ex} : 550/25 nm; beamsplitter 570 nm LP; λ_{em} : 605/70 nm). The percentage of each diatom taxon in the Bottle net samples containing lipid droplets was then determined by scanning a graduated Sedgewick Rafter chamber.

Spore germination experiment

At station M2, a large amount of resting cells/spores and winter forms were observed for several taxa such as *Odontella weissflogii*, *Eucampia antarctica* and *Proboscia inermis*, consistent with a higher Si-limitation at this site characterized by low Si/N surface ratios (0.06 -0.13, Table 4-1). Hence, this site was chosen for exploratory experiments on resting spore germination processes. On the second visit (M2-2), a spore germination experiment was conducted on the most frequently observed resting stage belonging to the species *Odontella weissflogii*. Two times 15 resting cells of *O. weissflogii* were isolated under the microscope onboard from the 100-150 m Bottle net cast and resuspended in 10 mL filtered low nutrient water collected underway at 30°S. Both samples were placed in a lit surface incubator with no nutrient addition for the light treatment and +20 µM Si and +1 µM P for the light+nutrient treatment. After 12 days of incubation, samples were fixed with acidified lugol and stored at 4°C. Resting cells and vegetative cells were enumerated back at the laboratory in all samples in an Utermöhl sedimentation cuve.

Biogenic silica (BSi)

An aliquot of 10 mL was filtered for biogenic silica (BSi) onto a 47 mm 0.6 µm polycarbonate filter, which was rinsed with milliQ water and dried at 60 °C for 24 h. Analyses were carried out in the laboratory following the triple NaOH/HF extraction procedure (Ragueneau et al., 2005). This method allows to correct for possible BSi overestimation due to the dissolution of siliceous lithogenic material during the first leaching. Blank values estimated from measurement of 8 independent samples were 19.3

$\pm 14.2 \text{ nmol L}^{-1}$ for biogenic silica, $13.3 \pm 1.6 \text{ nmol L}^{-1}$ for lithogenic silica, and $1.7 \pm 1.0 \text{ nmol L}^{-1}$ for particulate aluminum.

Carbon content calculations

Carbon content was calculated for diatoms in all Phytonet and Bottle net samples based on intact and broken cells with visible cytoplasmic content, after size and shape measurements in light microscopy, following [afnor \(2015\)](#). The carbon conversion formula from biovolume was derived from [Eppley et al. \(1970\)](#) modified by [Smayda \(1978\)](#):

$$\text{Log}_{10} \text{ C biomass (pg)} = 0.76 \text{ Log}_{10} (\text{cell volume } (\mu\text{m}^3)) - 0.352$$

Results

Characterization of deep particle stocks

Integrated and absolute particle abundances are presented in Fig. 4-5 and Table 4-2 respectively. Within the intermediate layer (i.e. 125-500 m), M1 exhibited the lowest particle (part.) abundances ($3.1 \times 10^7 \text{ part. m}^{-2}$; $8.4 \times 10^4 \text{ part. m}^{-3}$) while the HNLC station M4 exhibited the highest abundances ($2.6 \times 10^8 \text{ part. m}^{-2}$; $6.9 \times 10^5 \text{ part. m}^{-3}$). In this intermediate layer, abundances decreased at all sites between the first and last visits which occurred 11 to 15 days later, following the decaying stage of the bloom. The intermediate layer at the plateau station M2 could only be sampled between 100-450 m (1st visit), 125-450 m (2nd visit) and 125-375 m (3rd visit) which renders the comparison with the other stations more difficult. Nevertheless, according to the 125-450 m layer sampled during the second visit, we can fairly assume that particle concentrations were intermediate ($1.1 \times 10^8 \text{ part. m}^{-2}$; $3.3 \times 10^5 \text{ part. m}^{-3}$), being higher than M1 but lower than M3/M4. When expressed in number of particles per cubic meter (Table 4-2), we observe a clear decreasing trend with depth at all stations, except at M3-1 where particle concentrations were higher within the 125-500 m ($6.1 \times 10^5 \text{ part. m}^{-3}$) layer compared to the 60-125 m layer ($4.0 \times 10^5 \text{ part. m}^{-3}$). In the deep layers (i.e. >500 m), particle concentrations ranged between $5.0 \times 10^4 \text{ part. m}^{-3}$ at M1 to $1.9 \times 10^5 \text{ part. m}^{-3}$ at M4-2.

Regarding the type of particles collected, one of the most striking features was the dominance of diatom cells at all sites and depths (Fig. 4-5.a). On average, diatom cells represented $93 \pm 6 \%$ ($n = 19$) of the total particle amount, while other microplankton groups only represented $5 \pm 4 \%$. Surprisingly, particles such as fecal pellets and

aggregates only contributed to 2 ± 3 % of the particles. Microplankton (other than diatoms) relative abundances were highest at M1 where it reached 16 % of particle abundances within the 60-125 m layer. Aggregates were most numerous at M2-3 (125-375 m layer) contributing to 14 % (1.0×10^7 part. m^{-2}) of the particles collected while it did not exceed 1 % at the other stations and were mainly constituted by large sized aggregates (100-400 μm , see supplementary Fig. S2). Interestingly, those large aggregates were not observed within the same layer sampled 8 hours later, suggesting a brief export event.

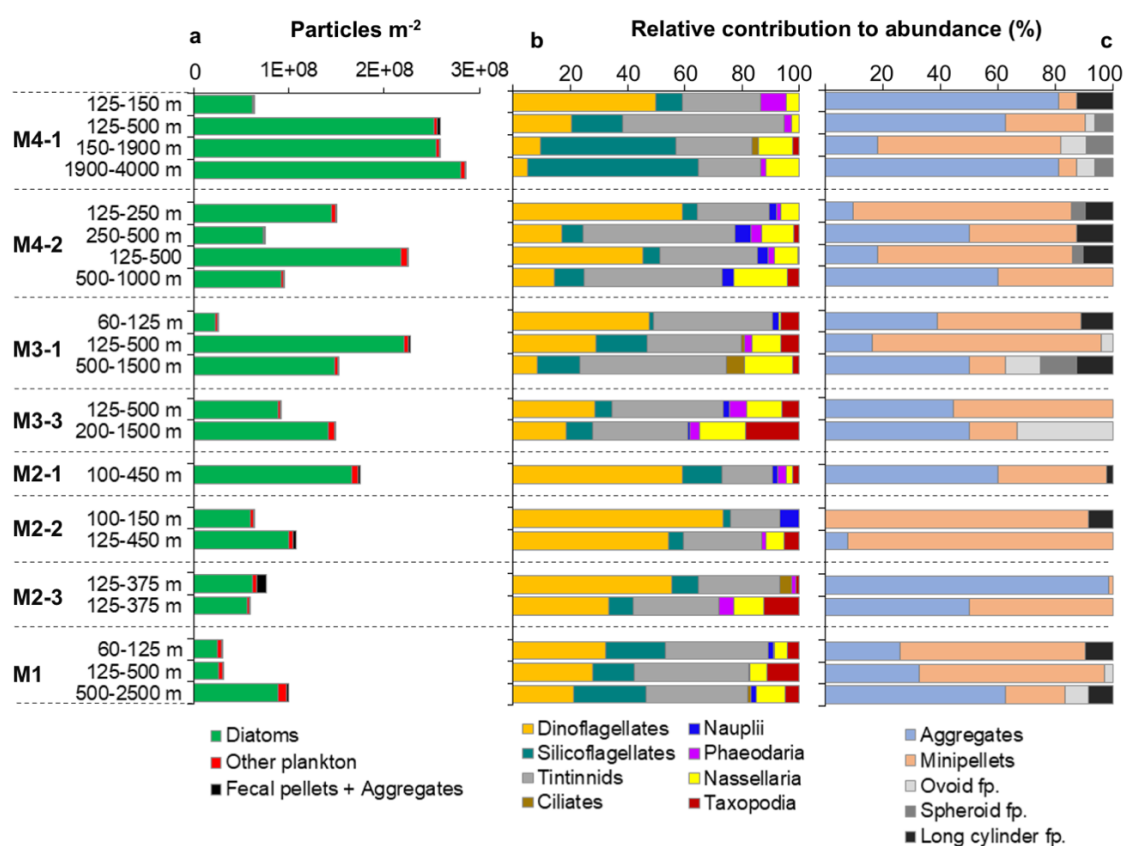


Figure 4-5: Characterization of particles collected by the Bottle net.

a) Integrated particles (expressed in part. m^{-2}) for diatoms, other microplankton, and inert particles (i.e. fecal pellets and aggregates) at the four study sites. The integration depth is indicated on the left axis. b) Relative percent contribution of main lineages to the other microplankton group. c) Relative percent contribution of different types of inert particles: aggregates, minipellets <50 μm , and the three different types of fecal pellets (fp.).

Among the other microplankton groups identified (Fig. 4-5.b), excluding diatoms, tintinnids (35 ± 12 %) and dinoflagellates (34 ± 21 %) were dominant at most sites and depths. Silicoflagellates were the following most abundant group (16 ± 15 %). They were

notably found to increase with depth and were highest in the two deepest casts at M4-1 (48 % at 150-1900 m, 60 % at 1900-4000 m) and at M1 (26% at 500-2500 m). Siliceous Rhizaria (15 ± 9 %) was the next most abundant group with a large diversity of species belonging to different lineages (e.g. mainly Nassellaria, Phaeodaria, and Taxopodia). Nassellaria were present at all stations (8 ± 6 %) with the most abundant species belonging to the Theoperidae, Plagoniidae and Artostrobiidae groups. A rarely observed Taxopodia, which only has one described species (*Sticholonche zanclea*) was also very frequent at all sites and depths (5 ± 5 %). Phaeodarian were also often present though in minor proportions (2 ± 2 %) and were mostly represented by *Protocystis* species (e.g. *P. tridens*, *P. swirei*, *P. balfouri*, *P. harstoni*, *P. micropelecus*). Although minor contributors to deep water particle stocks, they seemed to play an important role in the production of minipellets (see Fig. 4-5.c, Fig. 4-6.a).

Table 4-2: Particle concentration (expressed in particles m⁻³) for all Bottle net samples according to station and sampling interval.

Station	Integrated sampling Depth (m)	Particle concentration (particle m ⁻³)
M4-1	125-150 m	2 523 000
	125-500 m	689 680
	150-1900 m	148 016
	1900-4000 m	135 767
M4-2	125-500 m	600 736
	500-1000 m	189 719
M3-1	60-125 m	398 300
	125-500 m	606 904
	500-1500 m	151 480
M3-3	125-500 m	245 226
	200-1500 m	113 800
M2-1	100-450 m	499 935
M2-2	100-150 m	1 267 622
	125-450 m	331 988
M2-3	125-375 m	307 361
	125-375 m	236 546
M1	60-125 m	468 032
	125-500 m	83 680
	500-2500 m	49 826

Among inert particles (Fig. 4-5.c), identifiable fecal pellets (round, ovoid or elongated) were negligible (10% on average for all casts) compared to aggregates and minipellets which both constituted 45% on average of the remaining particles (see supplementary Fig. S2 for pictures of different types of particles). Minipellets are typically < 50 µm wide

and are produced by the *Protocystis* genus (Phaeodaria) that was very abundant in surface Phytonets (data not shown), and the occurrence of Phaeodaria and their trophic behavior will be further discussed in another paper (Leblanc et al., in prep). Here, minipellets were mostly constituted of diatom fragments belonging to the species *Fragilariopsis kerguelensis* (Fig. 4-6.a), while *Protocystis* spp. were repeatedly observed in the Phytonet samples with one or several whole ingested *F. kerguelensis* cells. Small aggregates <100 μm were the most dominant type of aggregates and were also tightly packed with crushed diatom debris, as well as coccoliths in some samples. Fecal pellets imaged by SEM revealed a very high content in biominerals, mostly diatom frustule debris (Fig. 4-6).

Diatom physiological state

From cell counts at the laboratory

The state of the diatom cells within the upper 0-125 m layer sampled by the Phytonet and the deeper layers sampled by the Bottle net is presented in Fig. 4-7. Within the upper 0-125 m layer, diatoms were mostly intact ($62 \pm 12 \%$), while the remaining frustules were broken ($24 \pm 11 \%$) and empty ($9 \pm 6 \%$). No large differences were observed between stations, except at M4-1 where numerous broken frustules were observed (43 %). At the reference plateau station M2, a parasitic infection event was observed at the three visits, affecting almost exclusively the species *Corethron inerme* and to some degree the genera *Proboscia* and *Rhizosolenia*. The percentage of infected frustules varied between 14 % (1st visit) to 9 % (3rd visit) within the upper layer. At depth, infected cells were only observed at the last visit (i.e. M2-3, 21 % of the cells) within the 125-375 m layer. Interestingly, those infected cells were associated with large aggregates and were not found in the next cast performed 8 hours later.

When looking at the Bottle net samples, the most obvious feature was the decreasing contribution of intact cells with depth, at all stations and visits. Within the intermediate layer (125-500 m), frustules were mostly empty ($49 \pm 5 \%$) and broken ($26 \pm 6 \%$), while intact cells were a minority ($23 \pm 8 \%$). In the deep layers located below 500 m, only few intact cells were still observed, contributing to $5 \pm 1 \%$ of the cells. Crunched frustules indicative of mesozooplankton grazing were rare in most samples (< 3 %), although they were more frequent at M1, with a contribution of 5-6 % within the 60-2500 m layer.

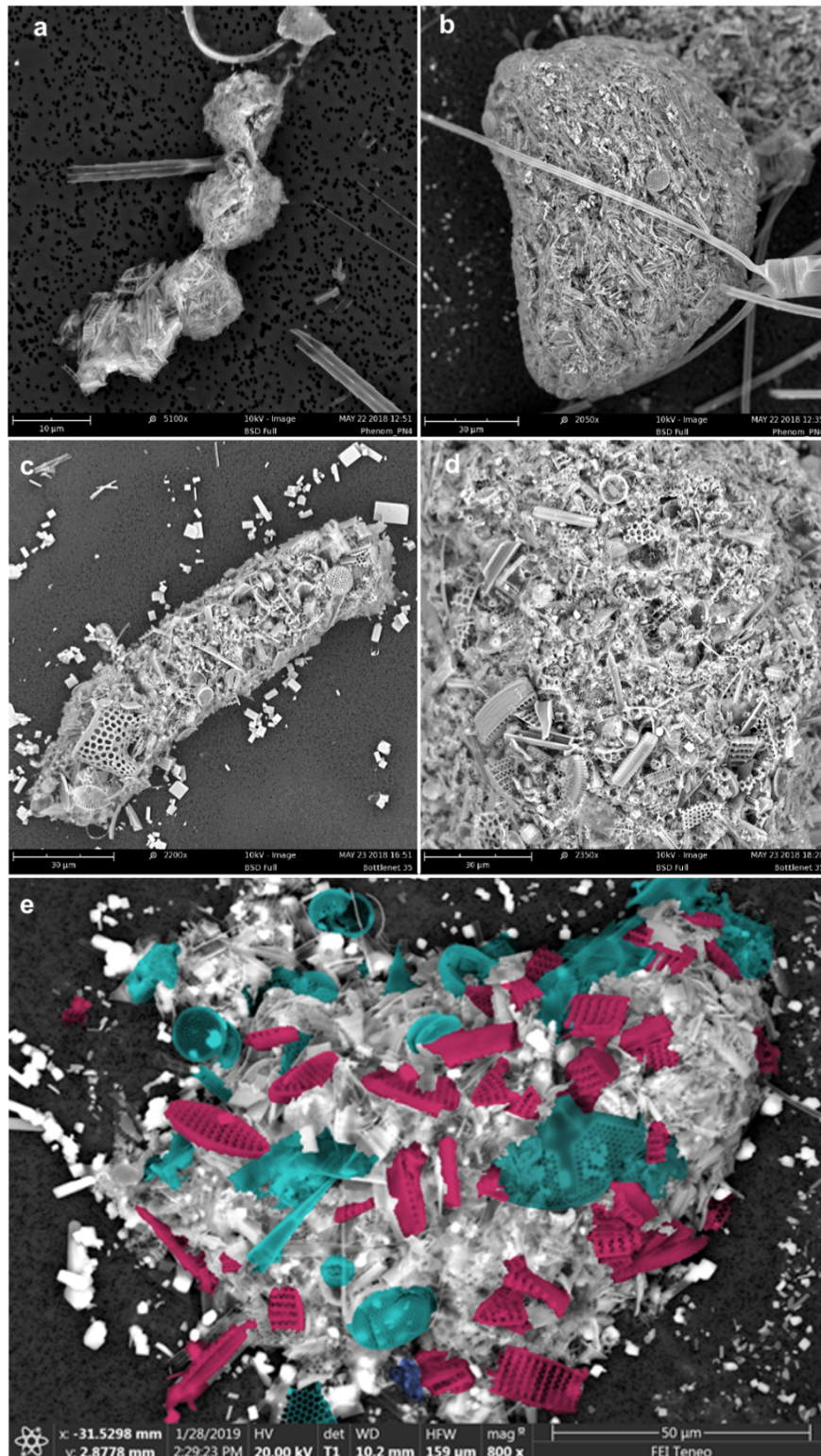


Figure 4-6: Selection of SEM images showing diatom debris within different types of fecal pellets.

a) Phaeodarian minipellets, b) ovoid fecal pellet from Phytonet at M4-1, c) long fecal pellet, d) zoom on a round fecal pellet content from a deep Bottle net sample at M1 (500-2500 m), and e) loose fecal pellet containing recognizable debris of *Fragilariopsis kerguelensis* (pink) and centric diatoms (blue). A few coccoliths are also visible (purple). Images obtained on a Phenom X scanning electron microscope.

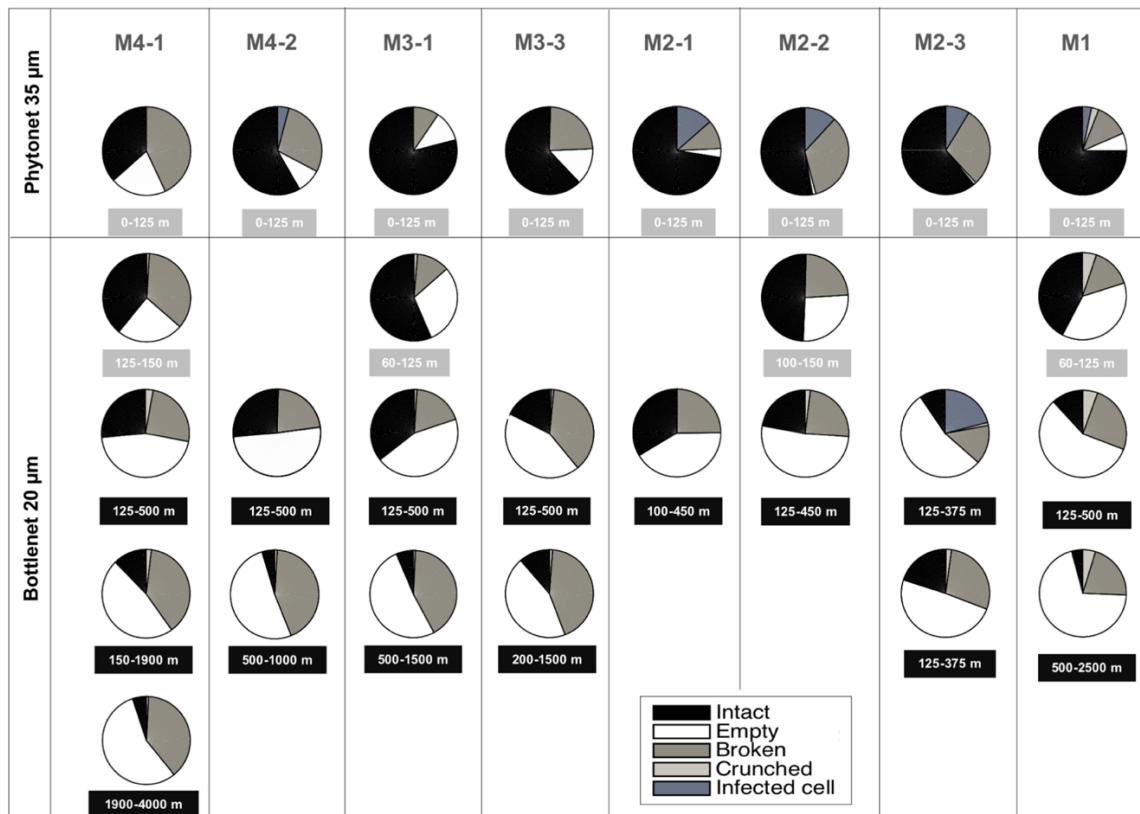


Figure 4-7: Observed state of diatom cells in the Phytonet samples (upper panel) and in the Bottle net samples (lower panel) at each site and revisit. Collection depth is indicated below each pie chart. See method section for “crunched” and “infected” definition

From viability test on board (SYTOX Green labelling)

Results from the SYTOX Green labelling experiment showing the percentage of viable cells quantified on board immediately after sampling are presented in Table 4-3. The percentage of viable diatom cells decreased at all sites between revisits, in both Phytonets and Bottle nets. Within the upper 0-125 m layer, the percentage of viable diatoms was the highest at station M3 (64 % then 47 %) indicating an average good physiological state of the cells, while it was the lowest at the eastern station M1 (18 %) and above the plateau at M2, where a decreasing trend from 47 % (1st visit) to only 6 % (3rd visit) highlights the decaying stage of the diatom population. At the HNLC station M4, viable diatoms represented only a small third of total cells (28 % then 26 %). In the intermediate layer at M2, viable diatoms in the Bottle nets closely followed that of the Phytonets (43, 25 and 8 %). At station M4-1, a large proportion of live cells (64 %) was found in a subsurface layer (125-150 m), and this proportion was still fairly elevated in the deeper casts upon the first visit, with 29 and 24 % of viable cells in the 150-1900 m and 1900-4000 m casts,

respectively. On the second visit however, this proportion dropped substantially, with only 4 % viable cells between 250-500 m and none in the 500-1000 m layer.

Table 4-3: Percentage of viable diatom cells within total diatom cells counted after SYTOX Green labelling for the surface Phytonet samples and for Bottle net casts.

Station	Integrated sampling depth (m)	% live diatoms
M4-1	0-125	28
	125-150	64
	125-500	51
	150-1900	29
	1900-4000	24
M4-2	0-125	26
	250-500	4
	500-1000	0
M3-1	0-125	64
	125-500	20
M3-3	0-125	47
	125-500	12
M2-1	0-125	47
	100-450	43
M2-2	0-125	19
	125-450	25
M2-3	0-125	6
	125-375	8
M1	0-125	18
	125-500	11
	500-2500	1

Diatom community structure within surface and deep layers

Relative abundances

Diatom relative abundances from samples collected by both the Phytonet and the Bottle net are presented in Fig. 4-8. Results show a clear difference in diatom communities located either above the plateau (M2) and east of Kerguelen (M1) or west of Kerguelen (M4 and M3). Within the upper 125 m layer, the Fe-fertilized plateau was dominated by *Corethron inerme* (81 ± 12 %) and *Proboscia* spp. (mostly *P. alata*; 9 ± 3 %). At M2, the Phytonet contents closely matched the surface layer niskin observations (Lafond et al., 2020) showing increasing densities at each revisit of extremely long *Corethron inerme* filaments (up to 7-8 mm long, up to 74 cells in one filament) in the mixed layer (~80 m). At M1, some *Corethron* cells (both *C. inerme* and *C. pennatum*; 13 %) were again observed in the surface Phytonet, but this taxon was not dominant, while *Fragilariopsis kerguelensis* (42 %) and centric species constituted the bulk of diatom diversity. In the intermediate layer (~125-500 m) at M2 and M1, the Bottle net samples reflected a very similar

community, that was dominated by a mix of *F. kerguelensis* (29 ± 11 %), *Eucampia antarctica* (23 ± 16 %), and *Corethron* spp. (17 ± 7 %), although the importance of *E. antarctica* declined throughout the survey period, while the contribution of *C. inerme* increased with time at M2. Species belonging to the genus *Pseudo-nitzschia* (mostly *P. heimii*) were also present, contributing up to 18 % of the abundances at the last visit (125-375 m layer) and up to 24 % in the deeper cast at M1 (500-2500 m). These results suggest that M1 was partly influenced by the nearby plateau despite its higher bathymetry.

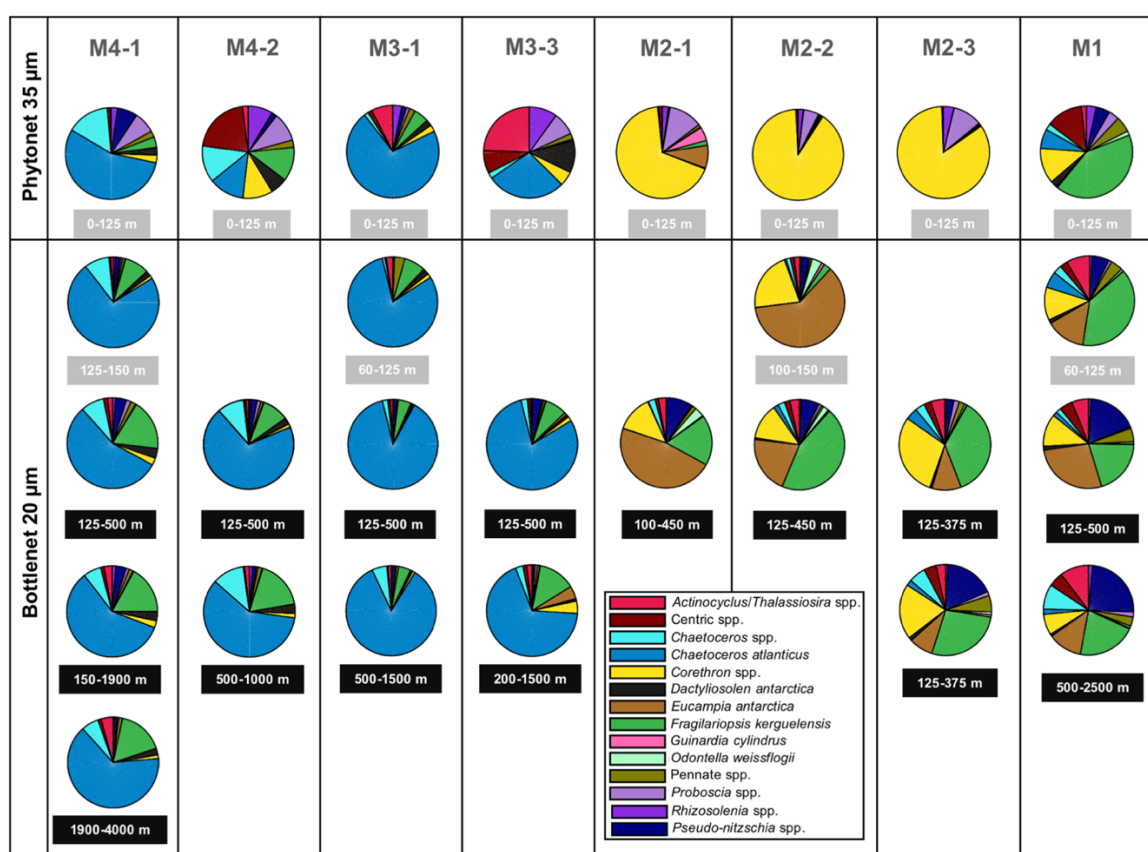


Figure 4-8: Relative contribution of diatom cells main taxa to abundance (comprising both intact and empty cells) in the Phytonet samples (upper panel) and in the Bottle net samples (lower panel) at each site and revisit. Collection depth is indicated below each pie chart

In contrast, the surface layer of the western stations M3 and M4 was dominated by *Chaetoceros atlanticus* at the first visit (64 ± 12 %), but was progressively replaced by a mix of different taxa at the second visit, among which : *Chaetoceros atlanticus* (20 ± 11 %), other centrics (14 ± 9 %; mainly unidentified centrics), *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. (13 ± 16 %), *Dactyliosolen antarctica* (9 ± 4 %), *Proboscia* spp. (9 ± 1 %), *Rhizosolenia* spp. (9 ± 1 %), and *Corethron* spp. (8 ± 4 %). Diatom communities were much less diverse

within the intermediate and deep layers and largely dominated by *Chaetoceros atlanticus* (71 ± 11 %), followed by *Fragilariopsis kerguelensis* (11 ± 5 %). Other *Chaetoceros* spp., mostly *C. dichæta* were also non negligible contributors to abundances at M4 (8 ± 2 % at both visits).

Winter stages and resting cells and spores

Chaetoceros atlanticus was a key species during the demise of the bloom, and based qualitatively on SEM images, it can be considered as a heavily silicified species. It was most abundant in the HNLC area west of Kerguelen and occurred under several forms: long chains composed of vegetative cells, a solitary stage with sigmoidal setae which is likely a resting cell form, and under the 'bulbosum' stage which is thought to be the resting spore form for this species. Vegetative (1-74 % total number of *C. atlanticus* cells) and resting cells (25-95 %) were the dominant forms observed in Bottle net samples at M3 and M4, while the resting spore was present in lower numbers (0-14 %).

Several forms of the heavily silicified species *Eucampia antarctica* assumed to be winter stages (Fryxell and Prasad, 1990) were observed along with the typical form (i.e. asymmetric vegetative cells that form coiling chains), mostly as single cells: an H-shape symmetric form characterized by a shorter apical axis (22 μm vs. 51 μm for the vegetative cell), a flat form without horns, and some intermediate forms. The species was very abundant in the subsurface Bottle net casts starting below 100 m at M2 and M1, and mostly observed under the typical and H-shape forms (33-53 % of total *E. antarctica* cells), while the flat form was minor (0-4 %).

Several *Odontella weissflogii* morphotypes were observed during the cruise. The vegetative lightly silicified stage was quasi absent from all samples, while a rectangular form, much more silicified than the vegetative stage and with short apical horns was the dominant form. This stage has been described as the resting spore stage of *O. weissflogii* (Scott and Marchant, 2005) but no complete description is available. We also observed a larger rounder stage with even shorter apical horns, and therefore hypothesize that the rectangular form may be a resting cell or transition stage towards the actual resting spore, which would be the round form. The species was absent at station M4 and M3, while it was observed at M2 and M1 in the upper Bottle net casts (up to 4 % of total diatom

abundances). At these stations, the resting cell form was dominant, representing 61 ± 23 % of *O. weissflogii* cell counts, while the vegetative and the resting spore forms represented 25 ± 17 % and 14 ± 15 % respectively.

The small *Proboscia inermis* winter stages were the next contributors to winter/resting stage but were much less abundant, even though present at all sites. Several forms of *Rhizosolenia* with heavily silicified otaria and clasper-lacking forms, such as *Rhizosolenia polydactyla f. squamosa*, are thought to be employed for overwintering but there is still a debate whether these morphotypes are winter resting stage or actual resting spore (Armand and Zielinski, 2001; and references therein). This stage was present but as a very minor contributor in Phytonets and in one shallow Bottle net.

Relative carbon biomass

Taxon-specific contribution to carbon biomass of intact cells only is presented in Fig. 4-9. Above the Kerguelen Plateau at M2, carbon biomass follows the same trend as abundances, with *C. inerme* (77 ± 8 %) and *Proboscia* spp. (12 ± 6 %) being the main contributors within the upper 125 m layer. Below 125 m, *Eucampia antarctica* contributed to 69 % of C biomass at the first visit, before its biomass decreased significantly at the third visit, and was replaced by *C. inerme* (67-83 %). *Odontella weissflogii*, mostly under the resting cell form, contributed to 10 % at the first visit, and decreased with time, while *F. kerguelensis* contributed to 29 % at the second visit.

At the eastern station M1, *Corethron* spp. (24 %, both *C. inerme* and *C. pennatum*) was also an important contributor in the upper 125 m layers, but other taxa also drove C biomass: *Rhizosolenia* spp. (19 %, e.g. *R. simplex*, *R. curvata*), and other centrals (18 %, e.g. *Asteromphalus hookeri*, *Actinocyclus octonarius*, *Azpeitia tabularis*, *Coscinodiscus* spp., unidentified centrals etc.). Below the surface layer, key species contributing to C biomass were similar to M2 (i.e. *C. inerme*, *E. antarctica*, *F. kerguelensis*), although species belonging to *Actinocyclus/Thalassiosira* complex became important (17 ± 3 % within the three sampled layers) and the species *Dactyliosolen antarctica* dominated C biomass in the intermediate 125-500 m layer (41 %).

At the western stations M3/M4, the biomass of large centric species became dominant although they were numerically few. Indeed, within the upper 125 m layer, *Proboscia* spp. (mainly *P. alata*), *Rhizosolenia* spp. (e.g. *R. curvata*, *R. polydactyla f. polydactyla*), *Actinocyclus/Thalassiosira* spp. (e.g. *A. curvatulus*, *A. octonarius*, *T. lentiginosa*, *T. tumida*), and other centrics (e.g. *Asteromphalus hookeri*, and unidentified centrics) contributed together to 78 ± 8 % of C biomass. In the intermediate layer, *Chaetoceros atlanticus* (39 ± 21 %) was the main contributor to C biomass, followed by the large centrics *Corethron* spp. (22 ± 19 %, mainly *C. pennatum*), *Proboscia* spp. (11 ± 12 %, mainly *P. alata*), and *Dactyliosolen antarctica* (8 ± 6 %). A similar pattern extended to the deep layers with *Chaetoceros atlanticus* still driving C biomass, except within the deepest layer sampled during the cruise (M4-1, 1900-4000 m) where *Fragilariopsis kerguelensis* contributed up to 43 % of the C biomass, indicating this was the most efficient species in injecting carbon at great depths.

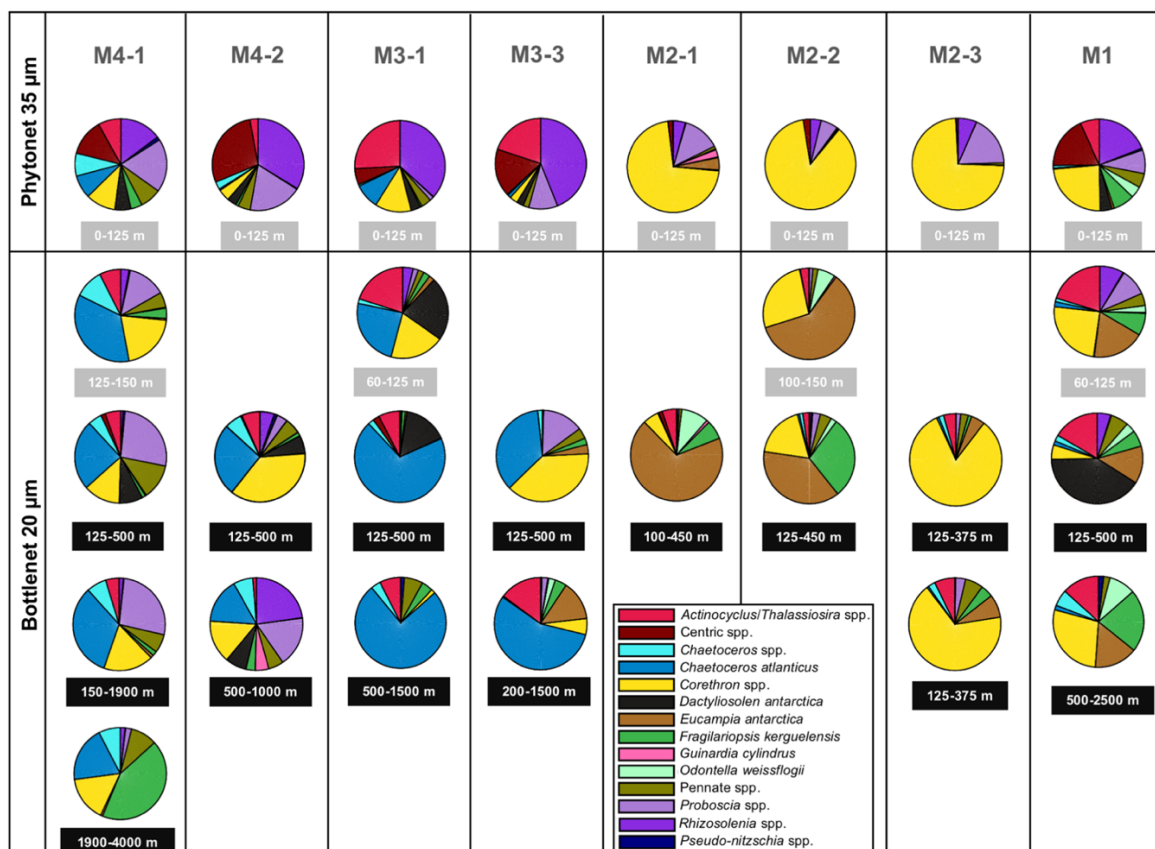


Figure 4-9: Relative contribution of diatom cells main taxa to C biomass (comprising intact cells only) in the Phytonet samples (upper panel) and in the Bottle net samples (lower panel) at each site and revisit. Collection depth is indicated below each pie chart.

Si and C concentrations and integrated stocks in the intermediate and deep layers

BSi and diatom C from Bottle nets

Average and integrated biogenic silica and diatom carbon concentrations over the Bottle net sampling layers are presented in Table 4-4. Average concentrations of diatom C measured from intact cell counts in microscopy were expectedly highest in all subsurface casts, with the highest value of $555.6 \mu\text{g C m}^{-3}$ over 100-150 m at M2-2 (main contributor *E. antarctica*), followed by M4-1 over 125-150 m with $388.7 \mu\text{g C m}^{-3}$ (main contributor *C. atlanticus*). M1 and M3 subsurface casts over 60-125 m contained much less intact diatoms, with 128.0 and $73.5 \mu\text{g C m}^{-3}$ respectively. Diatom C content then decreased at all sites with depth and reached the lowest values (0.5 - $5.7 \mu\text{g C m}^{-3}$) in all casts below 500 m depth. Within the intermediate layer (roughly between 125 and 500 m), the highest integrated concentrations were found at M2 and M4, although it decreased upon revisits to the same stations. It was the highest at M2-1 (40.2 mg C m^{-2}) over 100-450 m, followed by M4-1 (33.4 mg C m^{-2}) over 125-500 m. The lowest value was measured at M1 (2.0 mg C m^{-2} over 125-500 m).

Outside the plateau, BSi concentrations in the intermediate layer were highest at M4 ($48.4 \text{ mg Si m}^{-3}$), followed by M3 (18.8 - $12.4 \text{ mg Si m}^{-3}$) and M1 ($15.6 \text{ mg Si m}^{-3}$). At M2, it reached $50.5 \text{ mg Si m}^{-3}$ at the third visit within the 125-375 m layer but this concentration would have been probably lower if integrated over the 125-500 m layer. Integrated concentrations were highest at M4-1 in the intermediate ($18,158 \text{ mg Si m}^{-2}$), meso- ($43,920 \text{ mg Si m}^{-2}$), and bathypelagic ($29,588 \text{ mg Si m}^{-2}$) layers, suggesting an efficient export of Si in HNLC waters. At M2, integrated concentrations increased steadily between the first ($2,186 \text{ mg Si m}^{-2}$) and last visit ($12,619 \text{ mg Si m}^{-2}$) whereas the integrated depth was lower, meaning the Si stock increased significantly at depth. The large increase during the last visit at M2 could be due to a storm that likely resuspended organic and biogenic material from the sea floor.

Comparison of integrated Si and C stocks between Niskin and Bottle net samples

Biogenic silica and particulate organic carbon (i.e. including diatom C but also other sources of POC) were measured chemically from discrete Niskin samples and integrated over depth layers identical to the Bottle net whenever possible for comparison. For BSi, this direct comparison over the exact same sampling layer show that $\sum \text{BSi}$ in the Bottle

net samples ($\sum \text{BSi}_{\text{BN}}$) were overall higher (~ 1.3 times, $n=8$) than $\sum \text{BSi}$ in Niskin bottles ($\sum \text{BSi}_{\text{Niskin}}$) which was unexpected, considering that the Bottle net mesh size was $20 \mu\text{m}$, while Niskin samples were filtered onto $0.4 \mu\text{m}$. The Niskin and Bottle net mouth openings are very close ($\sim 7 \text{ cm}$) and should not lead to different collection efficiencies. In this study, we can not conclude on whether the Bottle net collection efficiency is comparable to that of Niskin samples or if differences were only an effect of filtration size (both filter pore size and small vs large filtered volume effect). In future deployments, BSi and POC from Niskin bottles should be filtered onto $20 \mu\text{m}$ in parallel for a direct comparison with the Bottle net samples. Last, a comparison between diatom C measured from microscopy in the Bottle nets and $\sum \text{POC}_{\text{Niskin}}$ over the same depth showed that diatom C in Bottle net samples represented on average only $0.55 \pm 0.64\%$ of $\sum \text{POC}_{\text{Niskin}}$, which is surprisingly low and suggests that diatoms has a very low contribution to *POC* in deep layers despite their dominant contribution to particle $>20 \mu\text{m}$ stock.

Table 4-4: Amounts of intact diatom C (from microscopical counts) and total biogenic silica (from chemical measurements) in Bottle net samples ($>20 \mu\text{m}$) calculated as an average concentration (per m^{-3}) in the considered layer, and as integrated values over the sampling depth (per m^{-2}). For comparison, integrated Si and C stocks measured from discrete Niskin samples ($> 0.6 \mu\text{m}$) in the surface layer and over comparable depths are indicated.

		Bottle net				Niskin	
		BSi (mg m^{-3})	$\sum \text{BSi}$ (mg m^{-2})	C diatom ($\mu\text{g m}^{-3}$)	$\sum \text{C diatom}$ (mg m^{-2})	$\sum \text{BSi}$ (mg m^{-2})	$\sum \text{POC}$ (mg m^{-2})
<i>M4-1</i>	<i>0-125 m</i>					9 626	5 618
M4-1	125-150 m			388,7	9,7	1 790	675
M4-1	125-500 m	48,4	18 158	89,0	33,4	10 772	5 723
M4-1	150-1900 m	25,1	43 920	7,2	12,6		
M4-1	1900-4000 m	14,1	29 588	2,1	4,5		
<i>M4-2</i>	<i>0-125 m</i>					6 757	5 208
M4-2	125-250 m			148,4	18,5	4 203	2 308
M4-2	250-500 m	25,0	6 251	13,1	3,3	4 359	3 033
M4-2	500-1000 m			5,7	2,8	4 498	5 909
<i>M3-1</i>	<i>0-125 m</i>					2 926	5 257
M3-1	60-125 m			73,5	4,8		
M3-1	125-500 m	18,8	7 031	37,9	14,2	3 633	4 817
M3-1	500-1500 m	5,0	5 004	1,5	1,5		
<i>M3-3</i>	<i>0-125 m</i>					1 635	4 226
M3-3	125-500 m	12,4	4 655	14,5	5,4	6 965	3 925
M3-3	200-1500 m			3,0	3,9		
<i>M2-1</i>	<i>0-125 m</i>					3 478	6 650
M2-1	100-450 m	6,2	2 186	115,0	40,2	8 866	12 142
<i>M2-2</i>	<i>0-125 m</i>					3 061	5 184
M2-2	100-150 m			555,6	27,8	1 552	1 300
M2-2	125-450 m	26,2	8 503	30,4	9,9	6 429	5 592
<i>M2-3</i>	<i>0-125 m</i>					3 087	6 916
M2-3	125-375 m	50,5	12 619	75,6	18,9	5 515	3 892
M2-3	125-375 m			34,8	8,7		
<i>M1</i>	<i>0-125 m</i>					3 049	5 441
M1	60-125 m			128,0	8,3		
M1	125-500 m	15,6	5 846	5,3	2,0	3 605	3 891
M1	500-2500 m	5,8	11 649	0,5	1,1		

Diatom lipid content

The proportion of each diatom species containing lipid droplets (as stained with Nile Red) is presented in Fig. 4-10. *Fragilariopsis kerguelensis* appears to be the taxon that is most likely to sink out of the surface layer with lipids, and its contribution to total stained cell was major (70-80%) at M4-1 and M1. *Chaetoceros atlanticus*, mostly in the form of single cells undergoing a sigmoidal stage or as spores (*C. atlanticus bulbosum*) was the next major taxon containing lipids, particularly at M3. At M2, *Eucampia antarctica* as well as *Corethron inerme* were also often showing lipid droplets, their relative contribution being similar to the evolution of total frustule abundance over the three visits. Finally, *Odontella weissflogii* resting cells and spores were also important lipid contributors during the first two visits at M2.

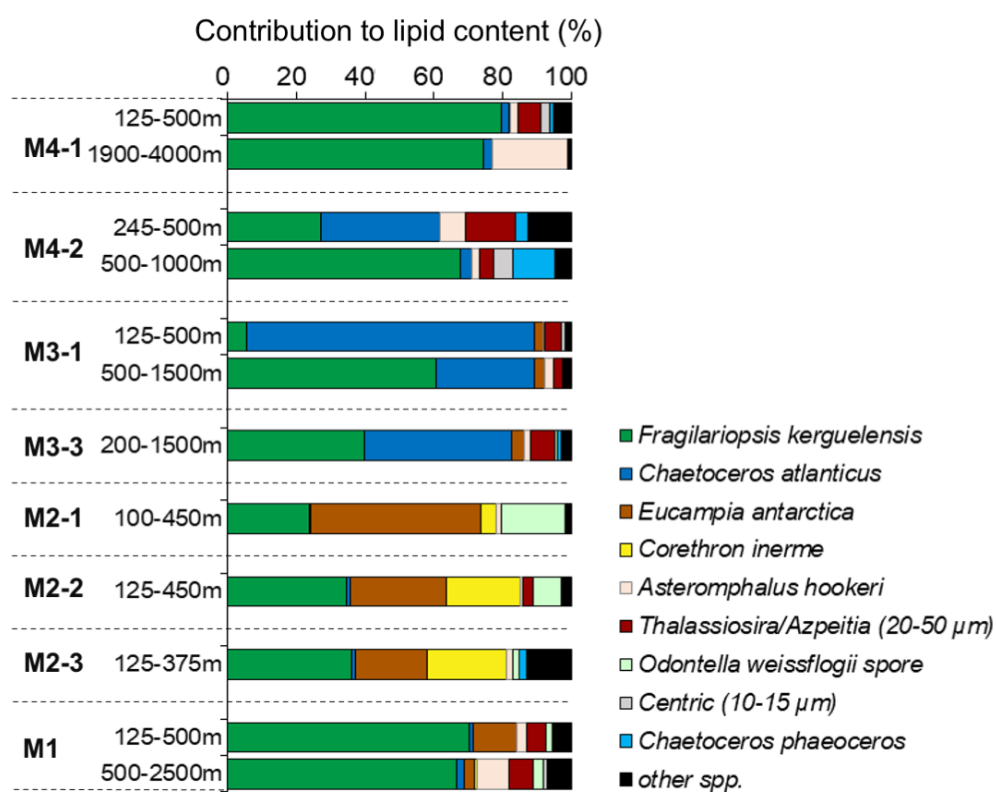


Figure 4-10: Relative contribution of main diatom taxa to lipid content, based on enumeration of cells positively labelled with Nile Red.

Taxa contributing to less than 3% of lipid containing cells were pooled together in the category “other spp.”

Spore germination experiment

At M2-2, 2 X 15 resting cells were collected from a subsurface Bottle net opened between 100 and 150 m. After 12 days incubation, the aliquot incubated with both light

and nutrients (+Si+P) showed a successful germination of all resting stages, and cell count amounted to 6,072 of actively dividing vegetative *Odontella weissflogii* cells (Table 4-5). Cells looked healthy and no empty frustules were found. In the light only treatment, the 15 initial cells yielded 3 times less vegetative cells, with a total of 2,048 cells. Some resting cells (10) remained in the sample and could be either the ungerminated initially isolated resting cells or new resting cells formed over the course of the incubation. In addition, we counted 758 resting spores (i.e. the rounder form) of *Odontella*. Several abnormal valves and half vegetative/half resting spore cells were also observed (see suppl. Fig. S3). Assuming that all resting cells germinated in the first treatment, the total amount of >6,000 cells in 12 days is achieved with a growth rate of 0.5 d⁻¹. In the light only treatment, assuming that only 5 out of the 15 resting cells germinated (since 10 intact resting cells were still observed in the sample), the final amount of >2,000 cells is also achieved with a growth rate of 0.5 d⁻¹.

Table 4-5: Results of the spore germination experiment after 12 days incubation of 2 replicate samples containing 15 resting cells of *Odontella weissflogii* in a light + Si + P and in a light only treatment.

<i>Spore germination experiment</i>	Light +Si +P		Light only	
	Live	Empty	Live	Empty
<i>Odontella weissflogii</i> vegetative	6072	0	2048	78
<i>Odontella weissflogii</i> resting cell	0	2	10	6
<i>Odontella weissflogii</i> resting spore	0	0	758	0
<i>Total Odontella weissflogii</i> cells	6072	2	2816	84

Discussion

Nature of the deep particle stock

The number of identifiable individual diatom frustules collected with the Bottle net in deep waters around Kerguelen islands by the end of summer was not negligible (10⁷-10⁸ cells m⁻²). It was 3 orders of magnitude higher than the concentration of single phytoplankton cells measured on average by [Agusti et al. \(2015\)](#) in the 2,000-4,000 m layer in the subtropical Ocean. This is not surprising considering the large annual diatom bloom event occurring around Kerguelen islands due to natural Fe-fertilization, which has been documented during previous cruises in the same area ([Armand et al., 2008a](#); [Lasbleiz et al., 2016](#)), and the shallower sampling depths. The export of diatom cells at depth was also expected considering that the cruise occurred at the end of summer during

the demise of the bloom, as previously documented from sediment trap samples in the same region (Rembauville et al., 2015), from sediment trap material over the Crozet plateau region (Salter et al., 2007, 2012) or further into the Australian sector of the Antarctic Zone (Rigual-Hernández et al., 2015, 2016). On the other hand, the dominance of single diatom cells (93 %) over any other type of particles such as fecal pellets, phytodetritus, and aggregates was unexpected. We have no other elements of comparison regarding the contribution of aggregates and fecal pellets in the subtropical ocean, as these were not reported in Agusti's Bottle net study.

Given the size (20-50 μm) of the dominant taxa observed in our study, it is unlikely that single cells sank to depth without being integrated to larger aggregates. It is possible that the Bottle net sampling could have promoted the disaggregation of phytodetritus during the upcast and water flow through the 20 μm net, potentially explaining the very low contribution of aggregates and fecal pellets. However, the state of cells observed in microscopy directly after sampling on board in each sample, the absence of large mucus/TEP aggregates and the morphological shape of diatoms and other cells (e.g. frustules and setae intact) suggest that these particles were likely not aggregated at the time of sampling. The similarity of the taxonomic diatom composition in the Bottle nets compared to the above surface layer Phytonets (Fig. 4-8) furthermore suggests a rapid export mode of diatoms which has already been hypothesized in the same region with observations of similar taxonomic composition between the surface layer and sediment taps moored at 300 m (Blain et al., 2020). We therefore hypothesize that these cells sank rapidly out of the surface layer, included in loose phytodetritus or aggregates which disaggregated in situ prior to collection, due to shear stress in the water column or to bacterial mineralization of TEP/colloids holding aggregates together.

Clearly, these cells were not exported as fecal pellets, given for instance the state of *Chaetoceros atlanticus* sigmoidal stages with unbroken setae, particularly in the deep cast (1900-4000 m) at M4-2. Microscopic examinations also allowed to observe loose aggregates still holding together as well as intact tightly packed fecal pellets (suppl. Fig. S2) which suggests that the Bottle net sampling was not disrupting particles or aggregates in a major way.

On one occasion, at one of the two 125-375 m casts performed at M2-3, numerous large aggregates were observed (14 % of total particles, but representing practically the entire inert particle fraction) together with cells covered with loose organic material. Unfortunately, it was complicated to estimate their C biomass due to their heterogeneity (e.g. density, composition etc.), but their contribution to C biomass was likely not negligible for this cast, since most of the other particles were empty diatom frustules. Interestingly, those large aggregates were not observed in the exact same layer 8 hours later (decrease in abundance by a factor X100), indicating a very brief export event at a high sinking rate. This station was sampled few days after a strong storm event which could have promoted both their physical aggregation through vertical mixing and their rapid export. Their disappearance 8 hours later further suggests an export event in the form of loose aggregates, that were not cohesive enough to stay aggregated below the surface layer. This observation could reconcile our data showing mostly single cells in the the intermediate layers, with the mechanism of rapid export proposed by [Blain et al. \(2020\)](#), which would lead to a rapid flushing of the surface layer of diatoms in the form of aggregates, once reached a critical cell concentration and stickiness threshold value. In another study carried out in the Antarctic Zone, sediment trap data results suggested a fast and undisturbed transport of particles between 2000 and 3700, and sinking velocities of $210 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ of the major diatom taxa were estimated ([Rigual-Hernández et al., 2015](#)).

Phytodetrital aggregates were previously reported to contribute significantly to export fluxes in this region. During ANTARES I, a thick fluff layer containing high pigment levels (up to $13 \mu\text{g L}^{-1}$) was observed west of Kerguelen at more than 3,000 m depth ([Riaux-Gobin et al., 1997](#)), while during spring (KEOPS 2 cruise), phytodetrital aggregates were the most abundant type of particles collected by polyacrylamide gel sediment traps ([Laurenceau-Cornec et al., 2015](#)). A study of surface sediment samples in the same area during the spring bloom in 2005 (KEOPS cruise) also revealed a number of intact diatom frustule on the seafloor, suggesting an efficient transport mode of single cells at depth ([Armand et al., 2008b](#)), but which could also be the result of an aggregation/sinking/disaggregation sequence.

Finally, due to the very short period of particle collection (during a CTD upcast), we cannot exclude that we missed other important pulse export events such as the one

observed at M2-3, especially at the end of the productive season which is often characterized by an intense and brief export event called the "fall dump" (Kemp et al., 2000; Quéguiner, 2013).

Mortality modes

Parasitic infection

During the cruise, the diatom contribution to C biomass was the highest above the plateau at M2 (Table 4-4). An important development of long filaments of *Corethron inerme* occurred in the course of three successive visits over nearly a month, and resulted in a three-fold increase of diatom C biomass over the 0-100 m layer (Lafond et al., 2020). This species was also mixed with few (<10%) other large-size tubular centrics such as *Rhizosolenia* spp. and *Proboscia* spp, which likely occupied the same ecological niche. These species, with frustules relatively thinner than most other diatom taxa present at the other sites, grew at the station most depleted in silicic acid (1.2 to 2.6 μM), which could indicate their adaptation to low Si levels. During live observations on board, parasitic infection of many cells was clearly visible, with some cells filled with small black parasites < 1 μm in size (suppl. Fig. S1). This was the only site (except a single occurrence at M4-2) where such parasitic infection was observed. Single cell sequencing of isolates picked on board and co-occurrence network analyses suggest that these parasites could belong to the Syndiniales group, which was not previously known to infect diatoms (Sassenhagen et al., 2020). Interestingly, at M2-1, *Corethron* was only a minor contributor to the intermediate layer stocks, which was initially dominated by *Eucampia*. The relative contribution of *Corethron* at intermediate depth increased over time, probably reflecting the sinking of infected cells, as is visible on the third visit with 15% of infected *Corethron* cells observed in the 125-375 m layer. The percentage of viable cells in the surface samples decreased from 47 % on the first visit to 6 % on the last (Table 4-3), reflecting massive cell mortality, which is the likely result of this parasitic infection. The apparition of infected cells below the euphotic layer at M2-3 could be the result of subsequent sinking of cells losing their membrane integrity and their buoyancy, but could also be linked to a strong storm event occurring between M2-2 and M2-3 that disrupted the surface layer and induced mixing with the intermediate layer. It is however not clear from our results if the parasitic infection led to preferential sinking of *Corethron* empty cells, or if this was just the result of the temporal increase of *Corethron* abundance over the three visits and

mixed layer disruption following the storm. It would seem more likely that infected cells are rather lysed and remineralized in the surface layer through the viral shunt than massively exported at depth. However, a recent study conducted in the North Atlantic indicated that viral infection of a ballasted biomineral containing phytoplankton such as *Emiliania huxleyi* appeared to stimulate vertical export flux and rather enhanced the biological C pump (Laber et al., 2018). Other types of infections were observed during live observations of net material on board, such as small swimming nanoflagellates cells invading *Rhizosolenia* spp. cells, or parasites flowing out of a *Ceratium lineatum* cell, which suggests that parasitic infections were actively occurring over the plateau at the end of the productive season. Zoosporic and fungal parasitic infection, in addition to viral and bacterial infection, are still a large unknown in our comprehension of diatoms as well as other phytoplankton's bloom termination and are thought to be much more abundant than reported in the literature (Gutiérrez et al., 2016; Scholz et al., 2016). Si limitation has furthermore been shown to facilitate viral infection of diatoms in a highly productive coastal system (Kranzler et al., 2019). In our study, parasitic infection was also observed at the most Si limited station (Si:N ratios of 0.05-0.11) and we hypothesize that the thinner frustule together with nutrient limitation could also facilitate the parasitic infection of large cylindrical centrics such as *Corethron*, *Rhizosolenia* and *Proboscia*.

Grazing processes by microzooplankton

The high contribution of both dinoflagellates and tintinnids in the other microplankton compartment and the dominance of small sized (< 100 µm) aggregates over fecal pellets in the Bottle net samples is also more consistent with the dominance of an active microbial loop reflecting the demise of the bloom rather than with a more developed mesozooplankton compartment and longer food chains. Interestingly, minipellets <30 µm produced by Rhizaria were a major part of the detrital stock in all Bottle net samples. Their origin was confirmed by direct observations on board (suppl. Fig. S2) of active grazing on diatoms by the phaeodarian group *Protocystis* spp. (mostly *P. swirei* and *P. tridens*). This group of phaeodarian is known to feed on bacteria, algae, fecal pellets or organic matter aggregates. Numerous small sized (80-160 µm) *Protocystis* were observed ingesting whole cells of *Fragilariopsis kerguelensis* and excreting minipellets comprised between 10-30 µm, filled with *F. kerguelensis* debris as well as with other undetermined cells. Such an active grazing by phaeodarians on diatoms associated to the production of

minipellets has seldom been reported except in older studies in the Pacific Ocean (Gowing and Silver, 1985), and in the Southern Ocean in the Antarctic peninsula (Gonzalez, 1992), and in the Weddell Sea (Gowing, 1989). Despite their small numerical abundance, this group, together with other siliceous Rhizaria, could have an important contribution to the Si stocks measured in the Bottle net, given their elevated skeleton Si content (~ 2 nmol Si cell⁻¹ in our study) compared to diatoms, and their ability to concentrate Si debris in minipellets (Nakamura and Suzuki, 2015, and references therein; Leblanc et al., in prep.). The ecological role of these phaeodarians is likely to be significant but it has received little attention until very recently when new studies based on DNA metabarcoding have revealed the global importance of Rhizaria (Stukel et al., 2018) and phaeodarians in the particle vertical export (Gutierrez-Rodriguez et al., 2019). In a survey from 1988 in the Scotia Sea and Weddell-Scotia confluence, integrated minipellets reached 10^6 m⁻² values and were 5 orders of magnitude more abundant than krill feces (Gonzalez, 1992). In the Weddell Sea, phaeodarians were in turn actively grazed by salps such as *Salpa thompsoni* (Gowing, 1989), thereby linking the microbial food web to higher trophic levels. Other phaeodarians such as *Phaeodina antarctica* were also observed in our study and agglutinated both whole diatom valves and silicoflagellates skeletons, resulting in elevated particulate Si cell⁻¹. Hence, Rhizaria's fecal pellets, and specifically minipellets, together with the organism's skeleton are a potential strong contributor to the downward Si flux at the end of the growing season.

Grazing processes by mesozooplankton

Mesozooplankton abundance was higher during the spring cruise (58 to $1,249 \times 10^3$ ind. m⁻²) that took place in 2011 in the same area (KEOPS 2), compared to this study (64 to 860×10^3 ind. m⁻², pers. comm. A. Delegrange) reflecting the lower food availability in the surface layer at the end of summer. Despite the relatively small contribution of fecal pellets to the detrital deep stocks in the Bottle net samples, signs of active mesozooplankton grazing (probably by copepods which was the dominant group or amphipods like *Themisto gaudichaudii* frequently observed from micronekton sampling) were clearly indicated by the presence of crunched frustules debris outside as well as inside fecal pellets. Potential prey selection was observed, as crunched frustules were only observed for *Fragilariopsis kerguelensis* and several centric diatoms such as *Thalassiosira lentiginosa*, *Azpeitia tabularis* and *Asteromphalus hookeri*. Other dominant

diatoms such *Eucampia antarctica*, *Corethron inerme* or *Chaeroceros atlanticus* were never observed with crunch marks, even though they were observed in SEM in fecal pellets, suggesting different types of grazers or feeding behaviors. During the EIFEX Fe-fertilization experiment, [Assmy et al. \(2013\)](#) reported that the thick Si frustule of *F. kerguelensis* made it less palatable for mesozooplankton and crunched end cells were interpreted as a result of copepods being deterred by the high energy expenditure needed to crush these preys ([Hamm et al., 2003](#)). Yet, in our study, fecal pellets observed in SEM also contained a number of crushed (and sometimes whole) *F. kerguelensis* valves together with other similarly heavily silicified diatoms such as *Eucampia antarctica*, *Chaetoceros atlanticus*, *Corethron pennatum*, as well as many small intact *Chaetoceros* resting spores indicating active grazing and ingestion (Fig. 4-6). It is possible that the high lipid content of these species made them more palatable for zooplankton (Fig. 4-10) upon entering the winter diapause period. The SEM observations of fecal pellets <100 µm and the diversity that is observed thanks to many identifiable frustules suggest that even thick shelled diatoms are actively grazed by copepods and other mesozooplankton species. Improved techniques would be needed to isolate fecal pellets, quantify their relative Si vs. C contents together with a precise taxonomic identification of frustule remains. Clearly, the Si/C ratio of these fecal pellets should be disproportionally high compared to the single cell flux, even if it was dominated by empty frustules, if one considers the hundreds of siliceous frustules debris tightly packed into each fecal pellet.

Life stages: resting spores and winter forms

Diatom resting stages were more frequently observed in the HNLC waters west of Kerguelen and over the plateau than at station M1, and were only observed in centric species. The winter stage/resting spore formation is usually preferentially observed in centric diatoms and in the coastal environments, possibly allowing cells that have sunk to the sediments to resurface upon the next mixing event ([McQuoid and Hobson, 1996](#)). At M4 and M3 a particular solitary stage of *Chaetoceros atlanticus*, with sigmoidal setae (which we hypothesize is a resting cell form) was dominant with the vegetative form. On the plateau area, the abundance of the *C. atlanticus* complex was minor and may have resulted from some eastward advection, mixing some of these cells with the local community.

The plateau, which was the most Si-limited region at the end of summer (1.2 to 2.6 μM H_4SiO_4 and $\text{H}_4\text{SiO}_4:\text{total N}_{\text{mineral}}$ ratios as low as 0.05-0.11), was dominated by the winter stage of *Eucampia antarctica* in the process of sinking out of the surface layer following a previous bloom, as they were more abundant in intermediate layer Bottle nets than in the surface Phytonets. Our results are consistent with observations reported for the Crozet Islands diatom export study in a similar comparison of an Fe-fertilized plateau vs. an Fe-limited station further off in the open ocean (Salter et al., 2012). In this study, the contribution of *Eucampia antarctica* viable heavily silicified and well preserved winter stages to diatom export flux at depth on the plateau was dominant (up to 71% contribution), while the vegetative stage was almost entirely absent. As nitrate was non-limiting, the authors suggested that low dissolved Fe and silicic acid concentrations at the end of the growth season were plausible triggers for the development of the winter stage and its subsequent sinking, which was tightly correlated to the enhanced C flux measured on the plateau (Salter et al., 2012). Winter forms of *Eucampia antarctica* were also abundant on the sediment floor of the Kerguelen Plateau (Armand et al., 2008b), confirming the important role of this emblematic species to the C pump in Fe-fertilized Southern Ocean island areas. This species also co-occurred with *Odontella weissflogii*, which were likely sporulating, as resting cells and spores were present in the shallow Bottle net samples and much less abundant at depth than *E. antarctica*. Microscopic observations on board revealed healthy looking spores (packed with lipids), which further confirms the recent sporulation and on-going sedimentation event. The exploratory germination experiments conducted at M2 strongly suggest that Si availability was the key trigger for spore formation, since the light treatment yielded 3 times less vegetative cells of *O. weissflogii* than the Si+light treatment (Table 4-5). Furthermore, the number of abnormal valves and general state of germinated cells were a clear indication of Si limitation, while nitrate was still sufficient ($>21 \mu\text{M}$).

Small *Chaetoceros* spores ($<20 \mu\text{m}$) were abundant in Niskin bottle samples below the mixed layer at M2 and M1 (Lafond et al., 2020) but were neither observed in Phytonets nor Bottle nets because of too large mesh sizes (35 and 20 μm). Even though in small abundances, they however could contribute up to 40% of diatom C biomass at these sites below the mixed layer, and are therefore potentially largely underestimated in the deep Bottle net casts, which do not allow sampling such small sized cells. These observations are congruent with previous reports of increased dominance of *Chaetoceros* Hylaochaete

resting spores (CRS) in trap samples (Rembauville et al., 2016) and of dominance of CRS together with *E. antarctica* in sediments over the Kerguelen plateau (Armand et al., 2008b). New findings also show that viral infection of the bloom-forming genus *Chaetoceros* could induce mass formation of resting spores as a defense strategy (Pelusi et al., 2020), which is yet another mechanism that could lead to mass carbon export events by diatom spores.

Si and C stocks below the surface layer: where is the carbon?

Despite the overwhelming dominance of individual diatoms in particle stocks, these cells were mostly empty and did not carry much of the carbon at depth. Indeed, our results reveal that diatom C biomass in the intermediate (125-500 m) and deep (>500 m) layers only represent 0.6 % of total POC. Nevertheless, this value is clearly an underestimation since the Bottle net did not collect diatoms smaller than 20 μm . Yet, Niskin samples revealed that a large number of diatoms were in the size range <20 μm , especially above the plateau where numerous intact *Chaetoceros* spores (apical axis: 5-15 μm) dominated C biomass below the mixed layer, as shown by Lafond et al. (2020). These authors reported diatom contribution to POC in the intermediate 125-200 m layer ranging between 2.5 and 12.1 % (according to station and visit), with a decreasing trend with depth. Overall, these data point out that diatom contribution to POC is low below the surface layer. Parallel measurements of ^{234}Th using in situ pumps in the first 300 m layer evidenced that 90% of particulate Thorium was associated to small particles <20 μm (Planchon et al., this issue), which tends to confirm that suspended particles at the end of the summer period were in the small size-range. Since pigment data show that diatoms are the main contributor to chlorophyll biomass below the mixed layer, it doesn't seem that other phytoplankton groups (e.g. pico- and nanophytoplankton, haptophyte) could explain this missing carbon biomass at depth (Irion et al., 2020). Instead, flow cytometric analysis indicate that heterotrophic bacteria and heterotrophic nanoflagellates contribute together to ~20 % of POC below 125 m, both on- and off-plateau (Christaki et al., this issue). Further analyses are needed to close this budget.

When comparing Si and diatom C stocks between stations, it appears that outside the plateau, the HNLC reference station M4 was characterized by the highest concentrations within the 125-500 m layer, followed by M3, and M1. Based on surface Niskin samples,

Lafond et al. (2020) also measured elevated siliceous biomass at M4, which they attributed to the development of heavily silicified species (e.g. *Fragilariopsis kerguelensis*). Furthermore, our results render the comparison between the on- and off-plateau reference stations (respectively M2 and M4) more difficult, since it was not possible to sample the exact same layers, and the Bottle net probably missed most of the diatom Si and C biomass at M2 which was in the small size fraction (i.e. $<20\ \mu\text{m}$). Hence, based on our data, it is not possible to conclude whether or not diatom C stocks in deep layers were higher above the Fe-fertilized plateau. However, ^{234}Th measurements suggest that C export fluxes were very similar at M2 and M4 ($6\text{-}9\ \text{mmol C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}$) despite the different production regimes (Planchon et al., this issue).

Conclusion

The similarity of deep Bottle net samples with the overlying layer is not compatible with very slow sinking particles or suspended cells with no flux, and indicates rather fast export mechanisms to depth or intense mixing. The Bottle net does not allow to determine whether the collected material was part of the slow/fast sinking flux or a fraction of suspended particles, as can be done with a marine snow catcher for instance (Riley et al., 2012). A combination of such tools, together with gel traps would allow to make progress on the characterization of the C attenuation curve in the meso- to bathypelagic ocean. In situ sinking velocities of aggregates and fecal pellets are still difficult to estimate due to the lack of data especially on their porosity and density, while size may not be the best predictor for this process (Smith, 2014; Iversen and Lampitt, 2020). Our results suggest a rapid export of diatom cells in the form of loose aggregates/phytodetritus, that reached intermediate and deep layers, but which were disaggregated prior to sampling, explaining the dominance of single cells in Bottle net.

Our study shows that the concept of the Bottle net offers new investigative capabilities to the existing toolbox of instruments (McDonnell et al., 2015). The tools to be developed in this direction should prove a very useful complement to collect suspended and sinking particles in the ocean's interior. The Bottle net allowed to carry out a detailed study of diatom taxonomy, C biomass, physiological state of cells, trophic behavior and life cycles on depth-integrated concentrated material which could not have been obtained from discrete deep Niskin samples, in which particle concentration is much too low for such

analysis. In particular, it allowed to identify various mortality modes at the end of the summer bloom. *Fragilariopsis kerguelensis* which was previously considered as a very resistant species against grazers (Hamm et al., 2003; Assmy et al., 2013; Quéguiner, 2013) has been shown here to be actively grazed by mesozooplankton with a lot of crunched frustules, but also ingested by phaeodarian barely larger than the diatom cell length. High contents of crushed frustules debris observed in fecal pellets and minipellets also showed that this species is indeed palatable for various grazers. The Bottle net also allowed us to collect small-sized particles and to evidence that minipellets were the dominant fecal material in the water column at this stage of the season. Unfortunately, we could not estimate their contribution to the deep C stocks, even though previous studies have evidenced that it could be important.

Finally, the Bottle net could also help identify sporulation events linked to surface Si-limitation over the plateau and evidence that parasitic infection of diatoms could help inject both C and Si in the form of whole intact cells below the mixed layer, rather than be remineralized entirely in the surface layer. Much more emphasis needs to be placed on the end of bloom periods during field work, in order to be able to progress on identifying processes leading to the demise of the blooms and to understand how parasites and viruses may alter species succession and the fate of primary produced C. We also stress that live observations on board are absolutely necessary in identifying different trophic behaviours, such as infection by parasites that can be easily overlooked when examining fixed samples back at the ground-based laboratory.

Future sampling strategies in this region (and presumably on a global scale) will need to incorporate the biogeochemical and taxonomic characteristics of all components of vertical particle flux in a more integrated manner, allowing the intensity of the biological carbon pump to be more precisely related to environmental conditions. This strategic development proves to be crucial to provide elements for predicting the evolution of the biological carbon pump in these times of rapid climate change.

Acknowledgments

We thank B. Quéguiner, the PI of the MOBYDICK project, for providing us the opportunity to participate to this cruise, the chief scientist I. Obernosterer and the captain and crew of the R/V Marion Dufresne for their enthusiasm and support aboard during the MOBYDICK-THEMISTO cruise (doi:10.1BE00/1F00040G). This work was supported by the French oceanographic fleet (“Flotte océanographique française”), the French ANR (“Agence Nationale de la Recherche”, AAPC 201B program, MOBYDICK Project number: ANR-1B-CE01-001G), and the French Research program of INSH-CNRS LEFE/CYBER (“Les enveloppes fluides et l’environnement” – “Cycles biogéochimiques, environnement et ressources”).

Bibliography

- Afnor, 2015. EN 16695. Water Quality - Guidance on the estimation of phytoplankton biovolume. Afnor, pp. 1–109.
- Agusti, S., Gonzalez-Gordillo, J.I., Vaque, D., Estrada, M., Cerezo, M.I., Salazar, G., Gasol, J.M., Duarte, C.M., 2015. Ubiquitous healthy diatoms in the deep sea confirm deep carbon injection by the biological pump. *Nat Commun* 6, 7608.
- Agustí, S., Krause, J.W., Marquez, I.A., Wassmann, P., Kristiansen, S., Duarte, C.M., 2020. Arctic (Svalbard islands) active and exported diatom stocks and cell health status. *Biogeosciences* 17, 35-45.
- Allredge, A.L., Gotschalk, C.C., 1990. The Relative Contribution of Marine Snow of Different Origins to Biological Processes in Coastal Waters. *Cont Shelf Res* 10, 41-58.
- Allredge, A.L., Silver, M.W., 1988. Characteristics, Dynamics and Significance of Marine Snow. *Prog Oceanogr* 20, 41-82.
- Armand, L.K., Cornet-Barthaux, V., Mosseri, J., Quéguiner, B., 2008a. Late summer diatom biomass and community structure on and around the naturally iron-fertilised Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 55, 653-676.
- Armand, L.K., Crosta, X., Queguiner, B., Mosseri, J., Garcia, N., 2008b. Diatoms preserved in surface sediments of the northeastern Kerguelen Plateau. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 55, 677-692.
- Armand, L.K., Zielinski, U., 2001. Diatom species of the genus *Rhizosolenia* from Southern Ocean sediments: Distribution and taxonomic notes. *Diatom Res* 16, 259-294.
- Assmy, P., Henjes, J., Klaas, C., Smetacek, V., 2007. Mechanisms determining species dominance in a phytoplankton bloom induced by the iron fertilization experiment EisenEx in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part I* 54, 340-362.
- Assmy, P., Smetacek, V., Montresor, M., Klaas, C., Henjes, J., Strass, V.H., Arrieta, J.M., Bathmann, U., Berg, G.M., Breitbarth, E., Cisewski, B., Friedrichs, L., Fuchs, N., Herndl, G.J., Jansen, S., Kragefsky, S., Latasa, M., Peeken, I., Rottgers, R., Scharek, R., Schuller, S.E., Steigenberger, S., Webb, A., Wolf-Gladrow, D., 2013. Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 20633-20638.
- Biard, T., Krause, J.W., Stukel, M.R., Ohman, M.D., 2018. The Significance of giant Phaeodarians (Rhizaria) to Biogenic Silica Export in the California Current Ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles*.
- Blain S, Quéguiner B, Armand L, Belviso S, Bombléd B, Bopp L, Bowie A, Brunet C, Brussaard C, Carlotti F, et al. 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446(7139): 1070–1074. doi: 10.1038/nature05700
- Blain, S., Rembauville, M., Crispi, O., Obernosterer, I., 2020. Synchronized autonomous sampling reveals coupled pulses of biomass and export of morphologically different diatoms in the Southern Ocean. *Limnology and Oceanography*.
- Close, H.G., Shah, S.R., Ingalls, A.E., Diefendorf, A.F., Brodie, E.L., Hansman, R.L., Freeman, K.H., Aluwihare, L.I., Pearson, A., 2013. Export of submicron particulate organic matter to mesopelagic depth in an oligotrophic gyre. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 12565-12570.
- Cornet-Barthaux, V., Armand, L., Queguiner, B., 2007. Biovolume and biomass estimates of key diatoms in the Southern Ocean. *Aquat Microb Ecol* 48, 295-308.

- Dall'Olmo, G., Mork, K.A., 2014. Carbon export by small particles in the Norwegian Sea. *Geophys Res Lett* 41, 2921-2927.
- Durkin, C.A., Estapa, M.L., Buesseler, K.O., 2015. Observations of carbon export by small sinking particles in the upper mesopelagic. *Mar Chem* 175, 72-81.
- Durkin CA, Van Mooy BAS, Dyhrman ST, Buesseler KO. 2016. Sinking phytoplankton associated with carbon flux in the Atlantic Ocean. *Limnol Oceanogr* 61(4): 1172–1187. doi: 10.1002/lno.10253
- Eppley, R.W., Reid, F.M.H., Strickland, J.D.H., 1970. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967. III. Estimates of phytoplankton crop, size, growth rate, and primary production. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 17, 33-42.
- Fryxell, G.A., Prasad, A.K.S.K., 1990. *Eucampia antarctica* var. *recta* (Mangin) stat. nov. (Biddulphiaceae, Bacillariophyceae): life stages at the Weddell Sea ice edge. *Phycologia* 29, 27-38.
- Gardner, W.D., Chung, S.P., Richardson, M.J., Walsh, I.D., 1995. The oceanic mixed-layer pump. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 42, 757-775.
- Giering, S.L., Sanders, R., Lampitt, R.S., Anderson, T.R., Tamburini, C., Boutrif, M., Zubkov, M.V., Marsay, C.M., Henson, S.A., Saw, K., Cook, K., Mayor, D.J., 2014. Reconciliation of the carbon budget in the ocean's twilight zone. *Nature* 507, 480-483.
- Gonzalez, H.E., 1992. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. *Mar Ecol Prog Ser* 90, 223-223.
- Gowing, M.M., 1986. Trophic biology of phaeodarian radiolarians and flux of living radiolarians in the upper 2000 m of the North Pacific central gyre. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 33, 655-674.
- Gowing, M.M., 1989. Abundance and feeding ecology of Antarctic phaeodarian radiolarians. *Mar Biol* 103, 107-118.
- Gowing, M.M., Silver, M.W., 1985. Minipellets: a new and abundant size class of marine fecal pellets. *J Mar Res* 43, 395-418.
- Greenspan, P., 1985. Nile red: a selective fluorescent stain for intracellular lipid droplets. *The Journal of Cell Biology* 100, 965-973.
- Gutiérrez, M.H., Jara, A.M., Pantoja, S., 2016. Fungal parasites infect marine diatoms in the upwelling ecosystem of the Humboldt current system off central Chile. *Environmental Microbiology* 18, 1646-1653.
- Gutierrez-Rodriguez, A., Stukel, M.R., dos Santos, A.L., Biard, T., Scharek, R., Vaultot, D., Landry, M.R., Not, F., 2019. High contribution of Rhizaria (Radiolaria) to vertical export in the California Current Ecosystem revealed by DNA metabarcoding. *The ISME journal* 13, 964-976.
- Hamm, C.E., Merkel, R., Springer, O., Jurkojc, P., Maier, C., Prectel, K., Smetacek, V., 2003. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature* 421, 841-843.
- Henson, S.A., Sanders, R., Madsen, E., Morris, P.J., Le Moigne, F., Quartly, G.D., 2011. A reduced estimate of the strength of the ocean's biological carbon pump. *Geophys Res Lett* 38.
- Irion, S., Jardillier, L., Sassenhagen, I., Christaki, U. 2020. Marked spatiotemporal variations in small phytoplankton structure in contrasted waters of the Southern Ocean (Kerguelen area). *Limnol Oceanogr*, in press. doi: 10.1002/lno.11555
- Ikenoue, T., Kimoto, K., Okazaki, Y., Sato, M., Honda, M.C., Takahashi, K., Harada, N., Fujiki, T., 2019. Phaeodaria: An Important Carrier of Particulate Organic Carbon in the

- Mesopelagic Twilight Zone of the North Pacific Ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 33, 1146-1160.
- Iversen, MH., Lampitt, RS. 2020. Size does not matter after all: No evidence for a size-sinking relationship for marine snow. *Prog Oceanogr* **189**: 102445. doi: 10.1016/j.pocean.2020.102445
- Kemp, A.E.S., Pike, J., Pearce, R.B., Lange, C.B., 2000. The “Fall dump” — a new perspective on the role of a “shade flora” in the annual cycle of diatom production and export flux. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47, 2129-2154.
- Klaas C, Archer DE. 2002. Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio. *Glob Biogeochem Cycles* 16(4): 63-1-63-14. doi: 10.1029/2001GB001765
- Kranzler, C.F., Krause, J.W., Brzezinski, M.A., Edwards, B.R., Biggs, W.P., Maniscalco, M., McCrow, J.P., Van Mooy, B.A., Bidle, K.D., Allen, A.E., 2019. Silicon limitation facilitates virus infection and mortality of marine diatoms. *Nature microbiology*, 1-8.
- Laber, C.P., Hunter, J.E., Carvalho, F., Collins, J.R., Hunter, E.J., Schieler, B.M., Boss, E., More, K., Frada, M., Thamatrakoln, K., Brown, C.M., Haramaty, L., Ossolinski, J., Fredricks, H., Nissimov, J.I., Vandzura, R., Sheyn, U., Lehahn, Y., Chant, R.J., Martins, A.M., Coolen, M.J.L., Vardi, A., DiTullio, G.R., Van Mooy, B.A.S., Bidle, K.D., 2018. Coccolithovirus facilitation of carbon export in the North Atlantic. *Nat Microbiol* 3, 537-547.
- Lafond, A., Leblanc, K., Legras, J., Cornet, V., Quéguiner, B., 2020. The structure of diatom communities constrains biogeochemical properties in surface waters of the Southern Ocean (Kerguelen Plateau). *J Marine Syst*, 103458.
- Lam PJ, Marchal O. 2015. Insights into Particle Cycling from Thorium and Particle Data. *Annu Rev Mar Sci* 7(1): 159-184. doi: 10.1146/annurev-marine-010814-015623
- Lampitt, R.S., Salter, I., Johns, D., 2009. Radiolaria: Major exporters of organic carbon to the deep ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 23(1).
- Lasbleiz, M., Leblanc, K., Armand, L.K., Christaki, U., Georges, C., Obernosterer, I., Quéguiner, B., King, G., 2016. Composition of diatom communities and their contribution to plankton biomass in the naturally iron-fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *FEMS microbiology ecology* 92, 653-676.
- Lasbleiz, M., Leblanc, K., Blain, S., Ras, J., Cornet-Barthaux, V., Hélias Nunige, S., Quéguiner, B. 2014. Pigments, elemental composition (C, N, P, and Si), and stoichiometry of particulate matter in the naturally iron fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Biogeosciences* 11, 5931-5955.
- Laurenceau-Cornec EC, Trull TW, Davies DM, Bray SG, Doran J, Planchon F, Carlotti F, Jouandet M-P, Cavagna A-J, Waite AM, et al. 2015. The relative importance of phytoplankton aggregates and zooplankton fecal pellets to carbon export: insights from free-drifting sediment trap deployments in naturally iron-fertilised waters near the Kerguelen Plateau. *Biogeosciences* **12**(4): 1007-1027. doi: 10.5194/bg-12-1007-2015
- Laurenceau-Cornec EC, Le Moigne FAC, Gallinari M, Moriceau B, Toullec J, Iversen MH, Engel A, De La Rocha CL. 2020. New guidelines for the application of Stokes’ models to the sinking velocity of marine aggregates. *Limnol Oceanogr* 65(6): 1264-1285. doi: 10.1002/lno.11388
- Laws, E.A., Landry, M.R., Barber, R.T., Campbell, L., Dickson, M.-L., Marra, J., 2000. Carbon cycling in primary production bottle incubations: inferences from grazing experiments and photosynthetic studies using and in the Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47, 1339-1352.

- Le Moigne, F.A.C., 2019. Pathways of Organic Carbon Downward Transport by the Oceanic Biological Carbon Pump. *Frontiers in Marine Science* 6.
- Leblanc, K., Queguiner, B., Diaz, F., Cornet, V., Michel-Rodriguez, M., Durrieu de Madron, X., Bowler, C., Malviya, S., Thyssen, M., Gregori, G., Rembauville, M., Grosso, O., Poulain, J., de Vargas, C., Pujo-Pay, M., Conan, P., 2018. Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export. *Nat Commun* 9, 953.
- McDonnell, A.M., Lam, P.J., Lamborg, C.H., Buesseler, K.O., Sanders, R., Riley, J.S., Marsay, C., Smith, H.E., Sargent, E.C., Lampitt, R.S., 2015. The oceanographic toolbox for the collection of sinking and suspended marine particles. *Prog Oceanogr* 133, 17-31.
- McQuoid, M.R., Hobson, L.A., 1996. Diatom Resting Stages. *J Phycol* 32, 889-902.
- Llopis Monferrer N, Boltovskoy D, Tréguer P, Sandin MM, Not F, Leynaert A. 2020. Estimating Biogenic Silica Production of Rhizaria in the Global Ocean. *Glob Biogeochem Cycles* 34(3). doi: 10.1029/2019GB006286
- Mosseri, J., Quéguiner, B., Armand, L., Cornet-Barthaux, V., 2008. Impact of iron on silicon utilization by diatoms in the Southern Ocean: A case study of Si/N cycle decoupling in a naturally iron-enriched area. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55, 801-819.
- Nakamura, Y., Suzuki, N., 2015. Phaeodaria: diverse marine cercozoans of world-wide distribution, *Marine Protists*. Springer, pp. 223-249.
- Omand MM, D'Asaro EA, Lee CM, Perry MJ, Briggs N, Cetini I, Mahadevan A. 2015. Eddy-driven subduction exports particulate organic carbon from the spring bloom. *Science* 348(6231): 222-225. doi: 10.1126/science.1260062
- Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G., Guinet, C., Hindell, M., McMahon, C.R., Harcourt, R., Nerini, D., 2018. Seasonal Meandering of the Polar Front Upstream of the Kerguelen Plateau. *Geophys Res Lett* 45, 9774-9781.
- Pelusi, A., De Luca, P., Manfellotto, F., Thamatrakoln, K., Bidle, K.D., Montresor, M., 2020. Virus-induced spore formation as a defense mechanism in marine diatoms. *New Phytol*.
- Priddle, J., Fryxell, G., 1985. Handbook of the common plankton diatoms of the Southern Ocean. British Antarctic Survey.
- Puigcorbé V, Masqué P, Le Moigne FAC. 2020. Global database of ratios of particulate organic carbon to thorium-234 in the ocean: improving estimates of the biological carbon pump. *Earth Syst Sci Data* 12(2): 1267-1285. doi: 10.5194/essd-12-1267-2020
- Quéguiner, B., 2013. Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 90, 43-54.
- Ragueneau, O., Savoye, N., Del Amo, Y., Cotten, J., Tardiveau, B., Leynaert, A., 2005. A new method for the measurement of biogenic silica in suspended matter of coastal waters: using Si:Al ratios to correct for the mineral interference. *Cont Shelf Res* 25, 697-710.
- Rembauville, M., Blain, S., Armand, L., Quéguiner, B., Salter, I., 2015. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 2: Importance of diatom resting spores and faecal pellets for export. *Biogeosciences* 12, 3171-3195.
- Riaux-Gobin, C., Hargraves, P.E., Neveux, J., Oriol, L., Vétion, G., 1997. Microphyte pigments and resting spores at the water-sediment interface in the Subantarctic deep sea (Indian sector of the Southern Ocean). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 44, 1033-1051.

- Riaux-Gobin, C., Fontugne, M., Jensen, K.G., Bentaleb, I., Cauwet, G., Chrétiennot-Dinet, M.J., Poisson, A., 2006. Surficial deep-sea sediments across the polar frontal system (Southern Ocean, Indian sector): Particulate carbon content and microphyte signatures. *Mar Geol* 230, 147-159.
- Richardson, T.L., Jackson, G.A., 2007. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science* 315, 838-840.
- Riemann, F., 1989. Gelatinous phytoplankton detritus aggregates on the Atlantic deep-sea bed. *Mar Biol* 100, 533-539.
- Rigual-Hernández, A.S., Trull, T.W., Bray, S.G., Armand, L.K., 2016. The fate of diatom valves in the Subantarctic and Polar Frontal Zones of the Southern Ocean: Sediment trap versus surface sediment assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 457, 129-143.
- Rigual-Hernández, A.S., Trull, T.W., Bray, S.G., Closset, I., Armand, L.K., 2015. Seasonal dynamics in diatom and particulate export fluxes to the deep sea in the Australian sector of the southern Antarctic Zone. *J Marine Syst* 142, 62-74.
- Riley, J., Sanders, R., Marsay, C., Le Moigne, F.A., Achterberg, E.P., Poulton, A.J., 2012. The relative contribution of fast and slow sinking particles to ocean carbon export. *Global Biogeochemical Cycles* 26.
- Romero, O.E., Fischer, G., 2017. Shift in the species composition of the diatom community in the eutrophic Mauritanian coastal upwelling: Results from a multi-year sediment trap experiment (2003–2010). *Prog Oceanogr* 159, 31-44.
- Salter, I., Lampitt, R.S., Sanders, R., Poulton, A., Kemp, A.E.S., Boorman, B., Saw, K., Pearce, R., 2007. Estimating carbon, silica and diatom export from a naturally fertilised phytoplankton bloom in the Southern Ocean using PELAGRA: A novel drifting sediment trap. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54, 2233-2259.
- Salter, I., Kemp, A.E.S., Moore, C.M., Lampitt, R.S., Wolff, G.A., Holtvoeth, J., 2012. Diatom resting spore ecology drives enhanced carbon export from a naturally iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 26.
- Sassenhagen, I., Irion, S., Jardillier, L., Moreira, D., Christaki, U., 2020. Protist Interactions and Community Structure During Early Autumn in the Kerguelen Region (Southern Ocean). *Protist* 171, 125709.
- Scholz, B., Guillou, L., Marano, A.V., Neuhauser, S., Sullivan, B.K., Karsten, U., Kupper, F.C., Gleason, F.H., 2016. Zoospore parasites infecting marine diatoms - A black box that needs to be opened. *Fungal Ecol* 19, 59-76.
- Scott, F.J., Marchant, H.J., 2005. Antarctic marine protists. Australian Biological Resources Study Canberra.
- Smayda, T.J., 1978. From phytoplankton to biomass. 6. Phytoplankton manual.
- Smith, H.E., 2014. The contribution of mineralising phytoplankton to the biological carbon pump in high latitudes. University of Southampton.
- Stemann, L., Jackson, G.A., Gorsky, G., 2004. A vertical model of particle size distributions and fluxes in the midwater column that includes biological and physical processes— Part II: application to a three year survey in the NW Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 51, 885-908.
- Stukel, M.R., Biard, T., Krause, J., Ohman, M.D., 2018. Large Phaeodaria in the twilight zone: Their role in the carbon cycle. *Limnology and Oceanography* 63, 2579-2594.
- Turner, J.T., 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquat Microb Ecol* 27, 57-102.

- Veldhuis, M., Kraay, G., Timmermans, K., 2001. Cell death in phytoplankton: correlation between changes in membrane permeability, photosynthetic activity, pigmentation and growth. *Eur J Phycol* 36, 167-177.
- Waite AM, Safi KA, Hall JA, Nodder SD. 2000. Mass sedimentation of picoplankton embedded in organic aggregates. *Limnol Oceanogr* 45(1): 87-97. doi: 10.4319/lo.2000.45.1.0087

Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes

Karine Leblanc¹, Augustin Lafond¹, Véronique Cornet¹, Justine Legras¹, Barbara Marie², Bernard Quéguiner¹

¹Aix-Marseille University, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM 110, 13288, Campus de Luminy, 163 avenue de Luminy, 13288 Marseille, France

²Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, UMR7621, LOMIC, Observatoire Océanologique, Banyuls-sur-Mer, France

Supplementary material

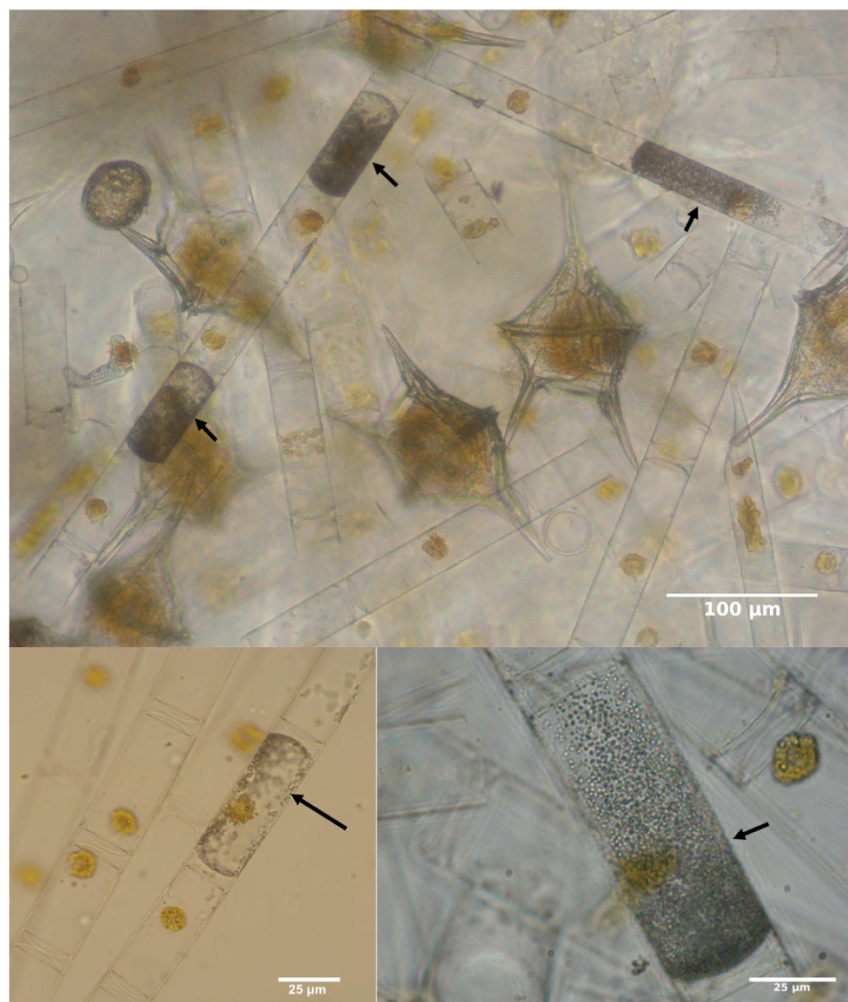


Figure S1: Images showing a parasitic infection, likely by Syndiniales belonging to the MALV II group, of *Corethron inerme* colonies at station M2. Black arrows indicate infected cells.

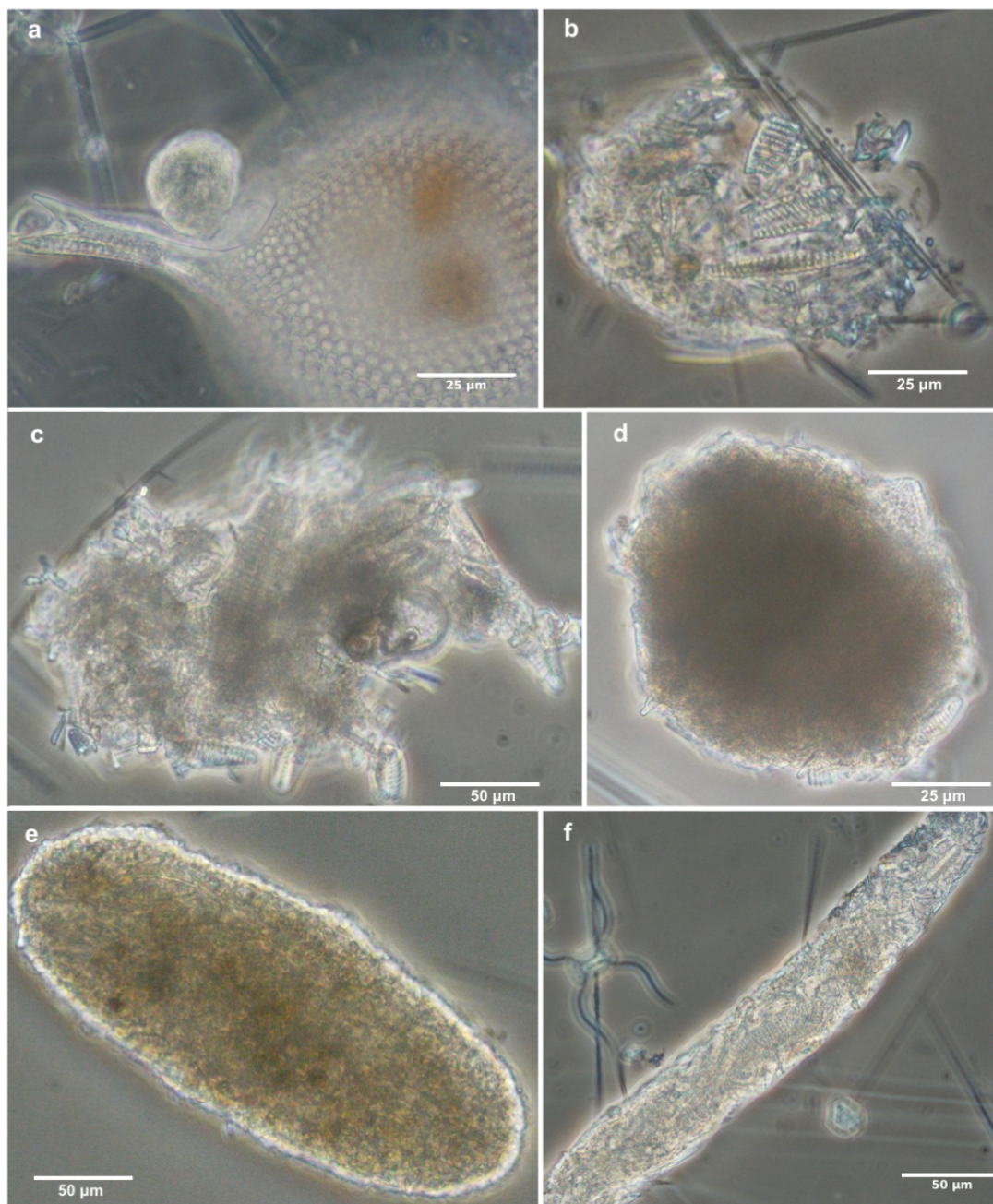


Figure S2: Different types of inert particles observed in the Bottle net samples.

a) Minipellet (<50 μm) produced by *Protocystis* spp., b) aggregates <100 μm, c) aggregates 100-400 μm, d) spheroid fecal pellet, e) oval fecal pellet, f) cylindrical fecal pellet.

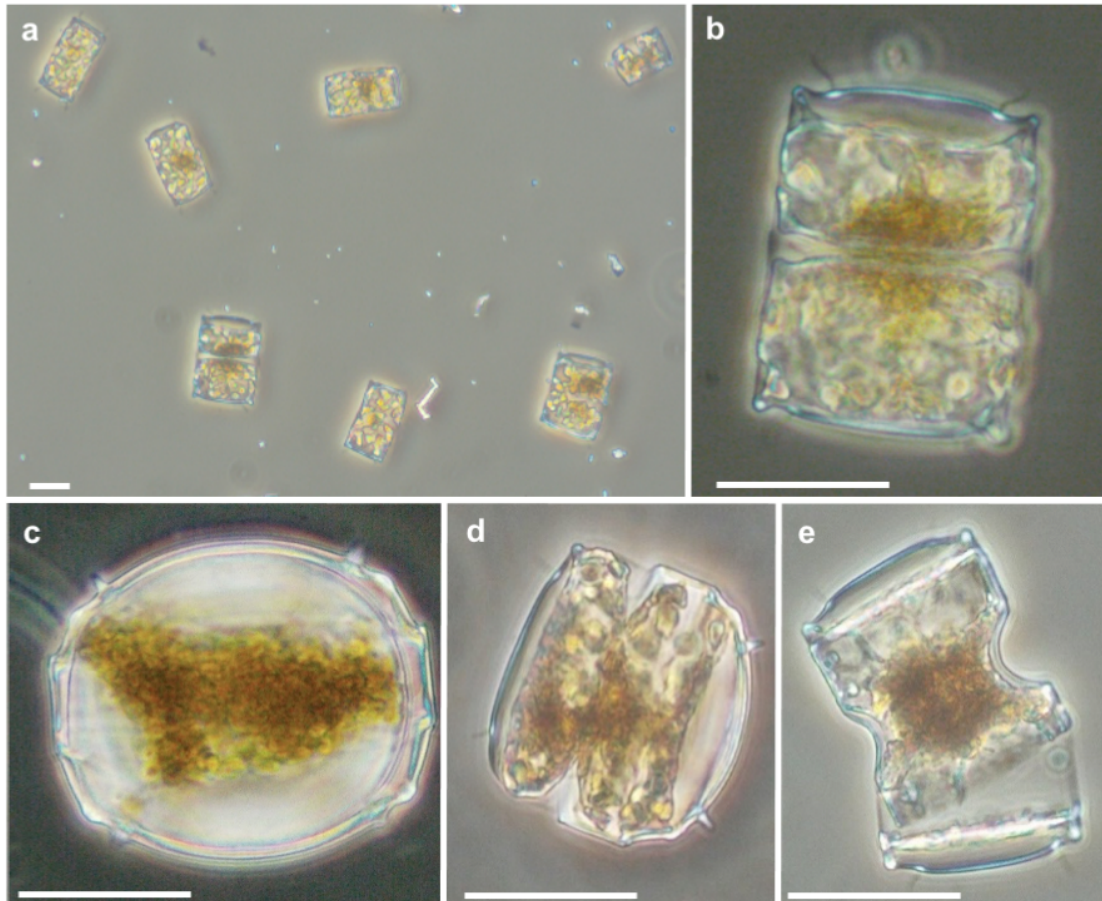


Figure S3: *Odontella weissflogii* cells after 12 days incubation of resting cells in a light+Si+P treatment (a-b) and light only (c-e) treatment. Vegetative cells actively dividing (a-b), resting spore stage (c), half-vegetative half-spore like stage (d), abnormal valve due to the lack of Si (e). Scale bar: 25 μ m.

4.6. Synthèse du Chapitre 4

Les principaux résultats présentés dans ce chapitre sont synthétisés sous la forme d'un schéma conceptuel (Figure 4-11). L'étude de l'influence de la diversité des diatomées et de leurs caractéristiques fonctionnelles sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire en surface (0-200 m), ainsi que la caractérisation des particules collectées par le *Bottle-net* dans les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (>500 m) a permis d'aboutir aux résultats suivants :

- Deux communautés distinctes de diatomées ont été identifiées dans la couche de mélange : l'une située au dessus du plateau naturellement fertilisé (M2), l'autre située dans les eaux *HNLC* avoisinantes (M1/M3/M4). Ce résultat confirme le rôle du fer dans la structuration des communautés de diatomées. Malgré de faibles concentrations en acide silicique, la station M2 est marquée par le développement de larges chaînes de *Corethron inerme* très faiblement silicifiées, associé à une augmentation d'un facteur trois de la biomasse carbonée des diatomées au cours de la période d'échantillonnage. À l'extérieur du plateau, les communautés sont dominées par *Cylindrotheca closterium*, *Actinocyclus/Thalassiosira*, et différentes espèces appartenant au genre *Fragilariopsis* (e.g. *F. kerguelensis*, *F. rhombica*, *F. pseudonana*).
- Les diatomées de la zone *HNLC* sont davantage silicifiées et présentent des rapports stœchiométriques Si:C_{diatomée} plus élevés, ce qui s'explique d'une part par la composition taxonomique de l'assemblage qui est composé d'espèces connues pour leur fort degré de silicification (e.g. *Fragilariopsis* spp.), d'autre part par une réponse physiologique induite par la limitation en fer. En effet, le marquage au PDMPO a révélé que pour une même espèce, les diatomées actives sont davantage silicifiées à l'extérieur du plateau. À la station M3, le développement d'espèces de petite taille caractérisées par un faible biovolume (e.g. *Fragilariopsis pseudonana*) pourrait également favoriser l'augmentation des rapports Si:C_{diatomée}. Ces résultats mettent en évidence la diversité des réponses associées à une limitation en fer. Malgré les forts rapports Si:C_{diatomée} mesurés aux stations M1/M3/M4 en comparaison de la station M2, seule la station de référence *HNLC* (M4) se distingue

par des rapports plus élevés de la matière particulaire. Ceci peut s'expliquer par la faible contribution des diatomées à la biomasse aux stations M1 et M3, diluant de ce fait leur signal élémentaire.

- Une communauté inactive de diatomées a été identifiée dans le gradient de la pycnocline. À l'ouest du plateau des Kerguelen (M3/M4), cette communauté est composée de *Fragilariopsis kerguelensis*, *Chaetoceros atlanticus*, *Pseudo-nitzschia*, et *Actinocyclus/Thalassiosira* ; alors qu'au dessus du plateau des Kerguelen (M2) et sur sa bordure à l'est (M1), elle est composée de petites spores et cellules végétatives de *Chaetoceros* *Hyalochaete*, *Eucampia antarctica*, *Pseudo-nitzschia*, et *Fragilariopsis kerguelensis*. Une évolution temporelle a également été observée au dessus du plateau, avec la disparition des cellules d'*Eucampia antarctica* à la deuxième visite. Cette structuration verticale des communautés de diatomées reflète vraisemblablement la sédimentation rapide de certaines espèces/stades de vie hors de la couche de mélange et leur accumulation dans le gradient de densité de la pycnocline qui constitue une barrière physique à la sédimentation des cellules. D'autres espèces, moins denses (e.g. *Corethron inerme*, *Cylindrotheca closterium*, *Fragilariopsis pseudonana*, etc.), seraient à l'inverse rapidement reminéralisées en surface.

- La forte corrélation entre les rapports BSi:POC de la matière particulaire et la fraction de frustules vides confirme l'importance de l'état physiologique des cellules dans le contrôle des propriétés de la matière particulaire. La proportion de cellules intactes diminue de manière importante sous la couche de mélange, ce qui entraîne une augmentation drastique des rapports BSi:POC. Cependant, l'intensité de la reminéralisation de la matière organique n'est pas identique entre les stations. De nombreuses spores et cellules végétatives de *Chaetoceros* encore intactes ont été observées à M2 en profondeur, alors que dans la zone HNLC la majorité des cellules sont vides ou cassées. L'accumulation dans le gradient de la pycnocline de frustule vides appartenant aux espèces *Fragilariopsis kerguelensis* et *Chaetoceros atlanticus* favorise le fonctionnement d'une pompe à silicium particulièrement efficace.

- Près de 93 % des particules >20 µm collectées par le *Bottle-net* dans les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (>500 m) sont des cellules individuelles de diatomées, alors que seulement 2 % des particules sont des agrégats et des pelotes fécales. Le déploiement de pièges à sédiments lors de la campagne KEOPS 2, durant tout un cycle saisonnier, montrait au contraire la prépondérance des pelotes fécales au cours de la saison productive (Rembauville et al., 2015b). Nos résultats, plutôt inattendus, confortent de récentes études mettant en évidence l'importance des petites particules dans les flux d'export de la matière (Dall'Olmo and Mork, 2014; Agusti et al., 2015; Leblanc et al., 2018b). Il est peu probable que ces particules sédimentent uniquement de manière passive, en raison de leur faible vitesse de sédimentation. Au contraire, un mécanisme permettant d'expliquer leur présence à de telles profondeurs serait la formation d'agrégats en surface qui couleraient rapidement avant de se désagréger, entraînant la libération des cellules individuelles en profondeur.
- Certains modes de mortalité des diatomées ont été identifiés. Au dessus du plateau, une infection parasitaire des grandes centrées appartenant principalement à l'espèce *Corethron inerme* a été observée. L'isolement de cellules infectées et leur séquençage suggèrent que ces parasites seraient des Syndiniales appartenant au groupe des MALV II (Sassenhagen et al., 2020). L'observation des échantillons frais à bord a permis d'identifier d'autres relations trophiques comme le broutage de l'espèce *Fragilariopsis kerguelensis* par des phaeodaires appartenant au genre *Protocystis*. L'énumération de nombreux frustules croqués et l'analyse du contenu des pelotes fécales au MEB suggèrent également que cette espèce est broutée par la mésozooplancton. Ces observations remettent en question le paradigme selon lequel les espèces extrêmement silicifiées telles que *F. kerguelensis* sont résistantes au broutage (Hamm et al., 2003; Assmy et al., 2013).
- De nombreuses formes hivernales et stades de repos ont été observés, en particulier chez les espèces *Eucampia antarctica*, *Chaetoceros atlanticus*, *Odontella weissflogii*, et *Proboscia inermis*. Ces formes de résistance sont davantage silicifiées et accumulent des lipides de réserves, favorisant donc l'export du C et/ou Si. Une

expérience de germination menée à bord suggère que le principal facteur déclenchant la formation des spores est la faible concentration en H_4SiO_4 mesurée au dessus du plateau et aux stations situées à l'ouest, caractérisant la fin de la saison productive.

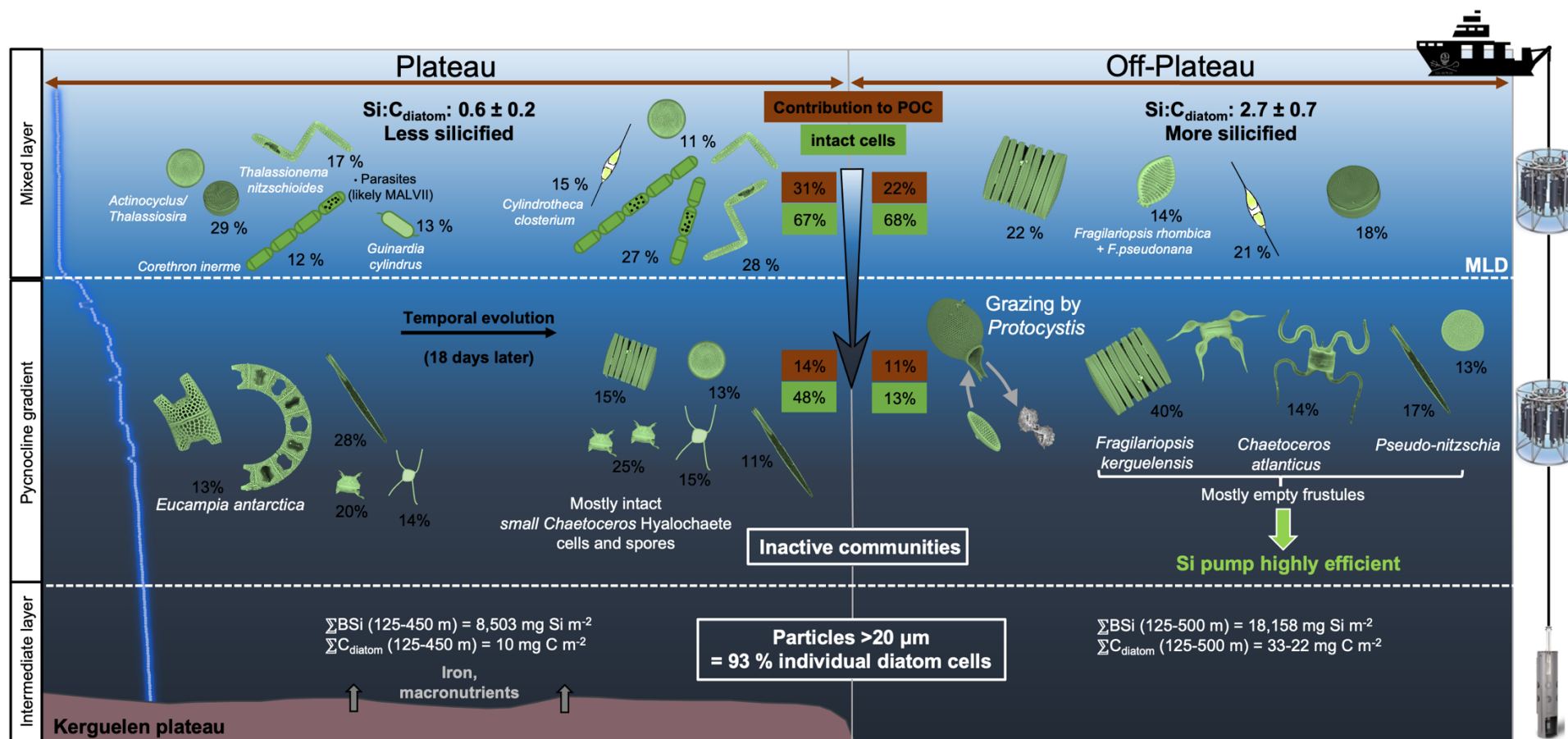


Figure 4-11: Schéma conceptuel synthétisant les principaux résultats obtenus à partir de la comparaison entre les stations de référence pour le plateau naturellement fertilisé par le fer (M2) et la zone HNLC (M4).

La courbe bleue dans la partie gauche de la figure représente l'évolution de la densité (en kg m⁻³) avec la profondeur à la station M2. Les instruments utilisés pour échantillonner les différentes couches d'eaux sont représentés dans la partie droite de la figure. Seuls les espèces/taxa dominants, i.e. représentant plus de 10% de l'abondance totale, sont représentés et leur contribution relative est indiquée en noir.

5 | Conclusions et perspectives

À travers l'étude de deux régions subpolaires, la baie de Baffin située dans une zone de glace saisonnière de l'Arctique et le plateau des Kerguelen situé dans la POOZ de l'océan Austral, ces travaux de thèse ont permis d'apporter des réponses aux trois grandes questions suivantes :

(1) Quels sont les facteurs contrôlant le développement et la structure des communautés de diatomées dans des environnements contrastés ?

(Chapitre 3 et 4)

(2) Quelle est l'influence de la diversité des espèces et de leurs caractéristiques fonctionnelles sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire ?

(Chapitre 4)

(3) Quels sont les modes de mortalité et d'export des diatomées en profondeur ?

(Chapitre 4)

5.1. Synthèse des résultats

1) *Facteurs contrôlant le développement et la structure des communautés de diatomées*

Dans la baie de Baffin, deux communautés distinctes de diatomées ont été identifiées suivant le schéma classique de succession des communautés dans une zone de glace saisonnière (Quillfeldt, 2000; Booth et al., 2002; Hodal et al., 2012). Une communauté peu productive et dominée par des diatomées pennées (e.g. *Ceratoneis closterium*, *Pseudonitzschia*, *Fragilariopsis spp./Fossula arctica*) est présente sous la banquise (condition pré-bloom), dans les eaux dépourvues de glace mais influencées par le Pacifique, ou encore à l'extrémité est de la baie (condition post-bloom). À l'inverse, une communauté productive dominée par des diatomées centriques (e.g. *Chaetoceros*, *Thalassiosira*) et pennées (e.g. *Fragilariopsis spp./Fossula arctica*) se développe dans la zone marginale des

glaces et dans les eaux où la banquise a fondu récemment. La quantité de **lumière** disponible pour les diatomées est donc un facteur déterminant pour leur développement et la structuration des communautés. Celle-ci est contrôlée par la banquise mais pas seulement. En effet, nous avons observé un développement important de diatomées centriques à la station 312, encore totalement recouverte par la glace au moment de l'échantillonnage. Ce résultat conforte de récentes études soulignant l'importance d'autres paramètres contrôlant l'initiation de blooms sous la banquise tels que la fonte de la couverture neigeuse présentant un fort albédo, ou bien la présence de bassins d'eau de fonte sur la banquise (Arrigo et al., 2012; Assmy et al., 2017; Oziel et al., 2019; Ardyna et al., 2020). Le faible développement des diatomées dans les eaux situées au dessus de la plaine abyssale, influencées par le Pacifique et dépourvues de glace (i.e. non-limitées par la lumière), souligne également l'importance du **gradient des masses d'eau** (Atlantique vs. Pacifique) et/ou de la **bathymétrie**.

Dans la région des Kerguelen, nous avons confirmé le rôle de la fertilisation en **fer** dans la structuration des communautés de diatomées avec l'identification de deux communautés distinctes situées de part et d'autre du plateau naturellement fertilisé. Dans la couche de mélange, le plateau des Kerguelen est marqué par le développement de grandes centriques peu silicifiées appartenant à l'espèce *Corethron inerme*, alors que les eaux *HNLC* avoisinantes sont caractérisées par la présence d'espèces très silicifiées, telles que celles appartenant au genre *Fragilariopsis*. La **profondeur** dans la colonne d'eau est également un paramètre important puisqu'elle favorise l'accumulation de certaines espèces dans le gradient de la pycnocline (i.e. la zone de transition entre la couche de mélange et l'océan profond stratifié). La présence de ces communautés inactives en profondeur s'expliquerait par la sédimentation rapide hors de la couche de surface d'espèces/stades de vie plus silicifiées ou formant des colonies, et qui sont davantage résistants au broutage par le zooplancton et aux processus de reminéralisation.

Dans les deux systèmes, le développement des diatomées est progressivement limité par les sels nutritifs : principalement les nitrates dans la baie de Baffin ; l'acide silicique et vraisemblablement le fer dans la région des Kerguelen. Ces limitations nutritionnelles sont généralement associées à des évènements de sporulation marquant la fin du bloom, comme cela a été observé chez l'espèce *Melosira arctica* et chez le genre *Chaetoceros*. À

ces limitations s'ajoutent une forte pression exercée par les brouteurs dans les zones productives.

2) Influence de la diversité des espèces et de leurs caractéristiques fonctionnelles sur les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire

L'étude dans la région des Kerguelen de la diversité des diatomées, de leurs caractéristiques fonctionnelles (i.e. morphologie, degré de silicification, contenu cellulaire en carbone, etc.), de leur état physiologique (e.g. cellule viable, intacte, vide, cassée, etc.), de leurs stades de vie (e.g. forme hivernale, stade de repos), et des relations trophiques qu'elles entretiennent avec certains prédateurs/parasites a permis d'aboutir aux résultats suivants :

- Dans la couche de mélange, les rapports spécifiques aux diatomées $BSi:POC_{\text{diatomée}}$ sont plus faibles au dessus du plateau, ce qui est lié au développement d'espèces peu silicifiées telles que *Corethron inerme*, dans un contexte de forte limitation en acide silicique. À l'extérieur du plateau, les diatomées présentent des rapports $BSi:POC_{\text{diatomée}}$ très élevés, ce qui a été attribué d'une part à la composition taxonomique de l'assemblage constitué d'espèces très silicifiées (e.g. *Fragilariopsis*) et d'autre part à une réponse physiologique induite par la limitation en fer. Cependant, seule la station de référence *HNLC* (i.e. M4) présente des rapports $BSi:POC$ de la matière particulaire significativement plus élevés en comparaison du plateau. Cette incongruence est liée à la faible contribution des diatomées à la matière particulaire aux stations M1 et M3, diluant de fait leur signal élémentaire.

- La forte corrélation mesurée entre la fraction vide de diatomées et les rapports $BSi:POC$ de la matière particulaire démontre l'influence de leur état physiologique sur l'export préférentiel du Si et du C ([Assmy et al., 2013](#); [Rembauville et al., 2016b](#)). L'augmentation drastique des rapports $BSi:POC$ sous la couche de mélange est lié à l'accumulation de frustules vides appartenant principalement à l'espèce *Fragilariopsis kerguelensis*. Contrairement à l'approche conceptuelle d'[Assmy et al. \(2013\)](#), il semble que cette espèce soit activement broutée par des phaeodaires appartenant genre *Protocystis* et par le mesozooplancton, ce qui favoriserait l'accumulation de cellules vides dans le gradient de la pycnocline et donc le fonctionnement de la pompe à silicium.

3) Les modes d'export des diatomées

Dans la région des Kerguelen, l'utilisation couplée d'un ensemble d'instruments (e.g. Niskin, Phytonet, Bottle-Net) a permis d'obtenir des informations sur la nature des particules exportées hors de la couche de mélange en lien avec les communautés de diatomées en surface. Parmi les résultats marquants :

- Prés de 93 % des particules >20 µm collectées dans les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (>500 m) sont des cellules individuelles de diatomées ; les pelotes fécales et les agrégats représentant seulement 2 % des particules. Ce résultat conforte de récentes études mettant en évidence l'importance des petites particules dans les flux d'export de la matière (Dall'Olmo and Mork, 2014; Agusti et al., 2015; Leblanc et al., 2018b). L'export rapide de ces particules pourrait être facilité par l'agrégation en surface puis la désagrégation en profondeur des cellules individuelles qui sédimenteraient alors de manière passive. Ces frustules de diatomées sont cependant majoritairement vides et ne contribuent qu'à une faible fraction du *POC* mesuré en profondeur, ce qui met en évidence le rôle limité des diatomées dans l'export du carbone à la fin de la saison productive.

- Une forte variabilité spatiale des communautés de diatomées exportées hors de la couche de mélange a été mise en évidence. Aux stations *HNLC* situées à l'ouest du plateau (i.e. M3 et M4), des frustules majoritairement vides appartenant aux espèces *Fragilariopsis kerguelensis* et *Chaetoceros atlanticus* exportent préférentiellement du Si. Au niveau des stations vraisemblablement fertilisées, situées au dessus du plateau (i.e. M2) et sur le flanc est de celui-ci (i.e. M1), de nombreuses spores de *Chaetoceros* encore intactes s'accumulent dans le gradient de la pycnocline. Ces spores extrêmement silicifiées et riches en lipides transportent à la fois du C et du Si. Ainsi, seules certaines espèces/stades de vie clés sont exportés efficacement sous la couche de mélange et vont influencer les propriétés biogéochimiques de la matière exportée.

5.2. Perspectives de recherche

1) Incorporer la diversité des diatomées dans les modèles numériques...

Le concept de groupe fonctionnel a été fort utile au début du XXI^{ème} siècle afin de simplifier la complexité des systèmes biologiques en quelques groupes fonctionnels gérables par les simulations numériques de l'époque (Le Quéré et al., 2005). Cependant, les résultats de cette thèse s'ajoutent à de nombreuses autres études soulignant l'importance d'étudier les communautés planctoniques à l'échelle de l'espèce et de caractériser les propriétés fonctionnelles de celles-ci afin de mieux comprendre et prédire le fonctionnement de la pompe biologique de carbone. Comme l'ont bien résumé Tréguer et al. (2018) : "All diatoms are not equal in the export of carbon". Certes, il est impossible d'intégrer l'ensemble de la diversité des diatomées dans les modèles. Néanmoins, les modèles futurs doivent trouver un équilibre entre la complexification des systèmes biologiques et les coûts de calcul des simulations numériques. Certains traits des diatomées influençant l'export de carbone vers l'océan profond commencent déjà à être incorporés dans les modèles, comme la taille des cellules (Ward et al., 2012) et le rapport Si:C (Aumont et al., 2015). D'autres traits importants ne sont pas encore suffisamment bien compris pour être paramétrés. Les spores de repos des diatomées sont par exemple des vecteurs efficaces d'export du C et du Si en profondeur (Ryner et al., 2013; Rembauville et al., 2015b, 2016a), mais les mécanismes induisant leur formation ne sont pas encore tous compris. Nous avons vu que certaines espèces extrêmement silicifiées comme *Fragilariopsis kerguelensis* influencent de manière importante les propriétés biogéochimiques de la matière particulaire et l'export du Si, ce qui confirme de précédentes études (Assmy et al., 2013; Rembauville et al., 2016b). Une collaboration étroite entre modélisateurs et biologistes est donc indispensable pour paramétrer ces stades de vie et ces espèces dans les modèles futures.

2) Étudier les interactions entre les compartiments biologiques...

L'étude des interactions entre les différents niveaux trophiques est une condition nécessaire pour comprendre les flux de matière au sein du réseau et donc le fonctionnement de la pompe biologique de carbone. La campagne MOBYDICK a permis de souligner l'importance des observations à bord sur le matériel vivant. Ces observations permettent de documenter des interactions trophiques (e.g. identification des brouteurs, infections parasitaires) qui sont autrement perdues après fixation des échantillons. D'autres approches ont permis d'explorer certaines de ces relations : 1) l'isolement/séquençage de cellules parasitées, 2) les analyses statistiques de covariance

(Sassenhagen et al., 2020), 3) l'identification et le comptage des frustules "croqués", 4) l'analyse du contenu des pelotes fécales au microscope électronique à balayage. Les infections virales peuvent également avoir de profondes conséquences sur l'efficacité de la pompe biologique en stimulant la reminéralisation de la matière particulaire, notamment dans les environnements dominés par les diatomées et limités en acide silicique (Kranzler et al., 2019). Une étude complète du fonctionnement trophodynamique nécessite donc d'étudier l'ensemble des compartiments biologiques, du plus petit (e.g. virus, bactéries, etc.) au plus grand (e.g. grands prédateurs), via des approches de type "end-to-end".

3) Multiplier les études à l'échelle cellulaire...

Le degré de silicification des communautés de diatomées est souvent déduit à tort des rapports élémentaires BSi:POC de la matière particulaire. Or, ce type de raisonnement peut conduire à des interprétations erronées puisque ce rapport n'est pas spécifique aux diatomées vivantes. En effet, le POC de la matière particulaire inclut le carbone des diatomées, mais également le carbone provenant des autres organismes planctoniques autotrophes et hétérotrophes, des phytodétritus et des pelotes fécales. La BSi inclut quant à elle le silicium provenant de l'ensemble des organismes siliceux et ne permet pas de différencier la fraction détritique de la fraction vivante des organismes. Lors de la campagne KEOPS 2, de faibles rapports BSi:POC ont été mesurés dans les eaux pauvres de la zone HNLC en comparaison des eaux fertilisées du plateau des Kerguelen. L'examen détaillé des communautés planctoniques a permis d'attribuer ces faibles rapports à la prépondérance d'organismes non-siliceux plutôt qu'à un degré de silicification plus faible des diatomées (Lasbleiz et al., 2014). Cet exemple illustre bien le fait que le degré de silicification des diatomées, un paramètre clé contrôlant la densité et donc la vitesse de sédimentation des frustules, ne peut être estimé de manière précise dans le milieu naturel que par des approches de type "single-cell" et l'utilisation de techniques innovantes telles que le marquage au PDMPO (Leblanc and Hutchins, 2005; McNair et al., 2018b), le rayonnement synchrotron X (SXRF ; Twining et al., 2003; Baines et al., 2010), le rayonnement synchrotron infrarouge à transformée de Fourier (SR-FTIR ; Sackett et al., 2014), ou encore la spectrométrie de masse haute résolution NanoSIMS (Foster et al., 2011 ; Irion et al., soumis). Malgré l'existence de ces méthodes d'analyse depuis un certain nombre d'années, ces techniques sont encore peu utilisées chez les diatomées et

l'évaluation précise de la composition élémentaire des diatomées polaires constitue un axe de recherche à approfondir.

4) Déterminer des relations allométriques fiables pour les diatomées polaires...

Les contenus en carbone des diatomées sont généralement déterminés au moyen de relations allométriques à partir des biovolumes cellulaires, comme c'est le cas dans notre étude. Or, ces relations allométriques utilisées depuis plusieurs décennies ont été déterminées à partir de diatomées provenant de régions tempérées et tropicales uniquement, omettant d'inclure des diatomées polaires ([Smayda, 1978](#); [Menden-Deuer et Lessard, 2000](#)). Il en est de même pour les rapports empiriques Si:C et Si:N déterminés par [Brzezinski \(1985\)](#). [Lomas et al. \(2019\)](#) ont récemment comblé ces lacunes en proposant une relation allométrique déterminée à partir de 11 espèces de diatomées polaires. La pente de leur droite de régression est proche de celle établie pour les diatomées des basses latitudes, mais la valeur de l'ordonnée à l'origine est 5 à 100 fois plus élevée en fonction de l'élément considéré (i.e. Si, C, N, et P), ce qui signifie que la densité élémentaire des diatomées polaires est significativement plus élevée. L'utilisation de cette formule sur le jeu de données de MOBYDICK a conduit à une surestimation importante de la biomasse des diatomées ; les estimations étant largement supérieures aux valeurs de *POC*, ce qui n'est bien sûr pas réaliste. Les formules de [Lomas et al. \(2019\)](#) ne permettent donc pas une estimation correcte de la biomasse en C des diatomées dans la région des Kerguelen, ce qui avait déjà été mis en avant par [Krause et Lomas \(2020\)](#). Il est clair que des efforts supplémentaires doivent être entrepris afin de confirmer ou infirmer la validité de ces formules.

De la même manière, des études proposent des relations allométriques pour la détermination du contenu cellulaire en Si à partir des biovolumes ([Conley et al., 1989](#); [Baines et al., 2010](#); [Lomas et al., 2019](#)). L'utilisation de ces formules sur les données de MOBYDICK (données non présentées) a conduit à des écarts importants par rapport aux concentrations en BSi mesurées de manière indépendante par analyse chimique. Ceci est lié au fait que de nombreux facteurs environnementaux (e.g. limitation en Si, Fe) influencent le contenu en Si des diatomées (notamment via l'épaisseur des frustules), en plus des biovolumes. Nous recommandons donc de ne pas utiliser ces formules afin

d'estimer la contribution des taxa de diatomées à la biomasse en Si, du moins pour les diatomées de l'océan Austral.

Enfin, un autre dilemme rencontré lors de l'estimation des biomasses en C est la prise en compte ou non du volume vacuolaire. Chez les centriques de grande taille, le volume occupé par la vacuole est potentiellement important, ce qui peut conduire à une surestimation du contenu cellulaire en C chez ces espèces (Strathmann, 1967). À la station M2 échantillonnée dans le cadre de MOBYDICK, il est probable que la biomasse des cellules de *Corethron inerme* ait été surestimée. À l'avenir, il serait donc important d'estimer de manière précise le volume vacuolaire de ces grandes centriques.

5) Multiplier les plateformes d'échantillonnage ...

Les capacités logistiques des campagnes océanographiques limitent généralement leur durée à 1 ou 2 mois, tout au plus. Les résultats de ces campagnes sont donc des *snapshots* et ne permettent pas d'étudier l'ensemble d'un même cycle saisonnier. Pour pallier cela, un cycle saisonnier peut être déduit sur la base de plusieurs campagnes océanographiques réalisées à différentes périodes de la saison, mais celles-ci sont rarement réalisées la même année, négligeant ainsi l'importance de la variabilité annuelle. Ce problème inhérent aux campagnes hauturières se pose d'autant plus dans les eaux polaires qui sont généralement éloignées et difficilement accessibles pendant la période hivernale où elles peuvent être recouvertes par la banquise. Afin d'étudier la variabilité saisonnière et annuelle, il est donc indispensable de développer des plateformes autonomes d'échantillonnage. La mission SOCLIM réalisée en 2016 est un bel exemple de ce type d'approche. Au cours de cette campagne, les scientifiques ont pu déployer un *RAS* (*Remote Access Sampler*), une ligne de mouillage composée d'un ensemble de collecteurs du phytoplancton qui s'ouvrent et se ferment successivement chaque semaine, ce qui a permis de couvrir l'ensemble de la période productive. Le déploiement d'un piège à sédiments fixe lors de la campagne KEOPS 2 a permis de mesurer les flux de *POC* à 289 m à intervalles de temps réguliers, mettant en évidence des flux importants en profondeur qui n'avaient pas été observés durant la campagne (Rembauville et al., 2015a). Par ailleurs, il convient également de développer des stations fixes d'échantillonnage dans les milieux polaires. La mise en place d'un camp de glace dans le cadre du programme Green Edge sur deux années consécutives (2015 et 2016) au sud-est de l'île de Qikiqtarjuaq a

rendu possible des mesures en un point fixe et avec une haute fréquence temporelle, des facteurs physiques, chimiques, et biologiques contrôlant l'initiation du bloom sous la banquise côtière (Massicotte et al., 2020). Dans l'océan Austral, le projet de navire océanographique Polar Pod porté par l'explorateur Jean-Louis Étienne, devrait permettre d'ici les prochaines années la mise en place d'une plateforme habitée d'échantillonnage qui dérivera durant deux années consécutives le long de l'ACC.

6) Développer les approches pluridisciplinaires.

Avec l'essor des sciences dites "omiques" et le développement de nouveaux instruments automatisés, la microscopie optique peut paraître dépassée. Rappelons cependant que chaque instrument/méthode présente des avantages et des inconvénients, et qu'il est donc nécessaire d'adopter une approche pluridisciplinaire afin d'obtenir une vision complète des écosystèmes. La biologie moléculaire est un outil efficace pour explorer la diversité des micro-organismes, mais il est encore difficile de convertir les données de séquences en abondances cellulaires. De plus, des résultats parfois surprenants émergent de la comparaison entre les données des séquences et de la microscopie, ce qui laisse subsister des doutes sur la calibration des bases en ligne de séquences. Un nombre important de séquences associées au genre *Dunaliella* (Chlorophycée) a par exemple été observé dans les échantillons du *Bottle-net* (S. Irion, comm. pers.). Or ces protistes sont bien trop petits pour avoir été échantillonnés par cet instrument et il est peu probable de les trouver dans les eaux de l'océan Austral. Les satellites (Alvain et al., 2008; Bracher et al., 2009) et les plateformes d'observation autonomes équipées de capteurs bio-optiques (e.g. *BGC-Argo Floats* ; Rembauville et al., 2017) couvrent une surface importante des océans mais permettent seulement l'identification de groupes fonctionnels et des calibrations sont nécessaires. Les systèmes d'imagerie quantitatifs (e.g. *Imaging FlowCytobot*, *Underwater Vision Profiler* etc.) présentent également d'importants inconvénients comme le nombre non-négligeable d'images hors foyer et ne couvrent qu'une partie du spectre de taille des particules (Lombard et al., 2019). Face à l'émergence de ces nouvelles technologies, les analyses en microscopie optique conservent toute leur pertinence et restent indispensables pour les analyses de diversité.

Bibliographie

- Abram NJ, Mulvaney R, Vimeux F, Phipps SJ, Turner J, England MH. 2014. Evolution of the Southern Annular Mode during the past millennium. *Nat Clim Change* 4(7): 564–569. doi: 10.1038/nclimate2235
- Afnor, 2015. EN 16695. Water Quality - Guidance on the estimation of phytoplankton biovolume. Afnor, 1-109.
- Agusti S, González-Gordillo JI, Vaqué D, Estrada M, Cerezo M, Salazar G, Gasol J, Duarte CM. 2015. Ubiquitous healthy diatoms in the deep sea confirm deep carbon injection by the biological pump. *Nat Commun* 6: 7608. doi: 10.1038/ncomms8608
- Agustí S, Krause JW, Marquez IA, Wassmann P, Kristiansen S, Duarte CM. 2020. Arctic (Svalbard islands) active and exported diatom stocks and cell health status. *Biogeosciences* 17(1): 35–45. doi: 10.5194/bg-17-35-2020
- Allredge AL, Gotschalk CC. 1989. Direct observations of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. *Deep Sea Res Part Ocean Res Pap* 36(2): 159–171. doi: 10.1016/0198-0149(89)90131-3
- Allredge AL, Jackson GA. 1995. Preface: Aggregation in marine system. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 42(1): 1–7. doi: 10.1016/0967-0645(95)90003-9
- Alvain S, Moulin C, Dandonneau Y, Loisel H. 2008. Seasonal distribution and succession of dominant phytoplankton groups in the global ocean: A satellite view. *Glob Biogeochem Cycles* 22(3). doi: 10.1029/2007GB003154
- Archer D. 1991. Modeling the calcite lysocline. *J Geophys Res* 96(C9): 17037. doi: 10.1029/91JC01812
- Ardyna M, Arrigo KR. 2020. Phytoplankton dynamics in a changing Arctic Ocean. *Nat Clim Change* 10(10): 892–903. doi: 10.1038/s41558-020-0905-y
- Ardyna M, Babin M, Gosselin M, Devred E, Rainville L, Tremblay J-É. 2014. Recent Arctic Ocean sea ice loss triggers novel fall phytoplankton blooms. *Geophys Res Lett* 41(17): 6207–6212. doi: 10.1002/2014GL061047
- Ardyna M, Gosselin M, Michel C, Poulin M, Tremblay J. 2011. Environmental forcing of phytoplankton community structure and function in the Canadian High Arctic: contrasting oligotrophic and eutrophic regions. *Mar Ecol Prog Ser* 442: 37–57. doi: 10.3354/meps09378
- Ardyna M, Mundy CJ, Mills MM, Oziel L, Grondin P-L, Lacour L, Verin G, Van Dijken G, Ras J, Alou-Font E, et al. 2020. Environmental drivers of under-ice phytoplankton bloom dynamics in the Arctic Ocean. *Elem Sci Anth* 8(1): 30. doi: 10.1525/elementa.430
- Armand LK, Veronique C-B, Mosseri J, Quéguiner B. 2008. Late summer diatom biomass and community structure on and around the naturally iron-fertilised Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res Part II* 55(5–7): 653–676. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.031
- Armbrust EV. 2009. The life of diatoms in the world's oceans. *Nature* 459(7244): 185–192. doi: 10.1038/nature08057
- Armour KC, Marshall J, Scott JR, Donohoe A, Newsom ER. 2016. Southern Ocean warming delayed by circumpolar upwelling and equatorward transport. *Nat Geosci* 9(7): 549–554. doi: 10.1038/ngeo2731
- Armstrong RA, Lee C, Hedges JI, Honjo S, Wakeham SG. 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 Part II Top Stud Oceanogr* 49(1-3): 219-236. doi: 10.1016/S0967-0645(01)00101-1
- Arrigo KR, van Dijken GL. 2011. Secular trends in Arctic Ocean net primary production. *J Geophys Res* 116(C9). doi: 10.1029/2011JC007151
- Arrigo KR, van Dijken GL. 2015. Continued increases in Arctic Ocean primary production. *Prog Oceanogr* 136: 60-70. doi: 10.1016/j.pocean.2015.05.002
- Arrigo KR, Perovich DK, Pickart RS, Brown ZW, van Dijken GL, Lowry KE, Mills MM, Palmer MA, Balch WM, Bahr F, et al. 2012. Massive Phytoplankton Blooms Under Arctic Sea Ice. *Science* 336(6087). doi: 10.1126/science.1215065
- Arrigo KR, Perovich DK, Pickart RS, Brown ZW, van Dijken GL, Lowry KE, Mills MM, Palmer MA, Balch WM, Bates NR, et al. 2014. Phytoplankton blooms beneath the sea ice in the Chukchi sea. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 105: 1-16. doi: 10.1016/j.dsr2.2014.03.018
- Arsenieff L, Le Gall F, Rigaut-Jalabert F, Mahé F, Sarno D, Gouhier L, Baudoux A-C, Simon N. 2020. Diversity and dynamics of relevant nanoplanktonic diatoms in the Western English Channel. *ISME J*, in press. doi: 10.1038/s41396-020-0659-6
- Assmy P, Fernández-Méndez M, Duarte P, Meyer A, Randelhoff A, Mundy CJ, Olsen LM, Kauko HM, Bailey A, Chierici M, et al. 2017. Leads in Arctic pack ice enable early phytoplankton blooms below snow-covered sea ice. *Sci Rep* 7: 40850. doi: 10.1038/srep40850
- Assmy P, Henjes J, Klaas C, Smetacek V. 2007. Mechanisms determining species dominance in a phytoplankton bloom induced by the iron fertilization experiment EisenEx in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 54(3): 340-362. doi: 10.1016/j.dsr.2006.12.005
- Assmy P, Smetacek V, Montresor M, Klaas C, Henjes J, Strass VH, Arrieta JM, Bathmann U, Berg GM, Breitbarth E, et al. 2013. Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *Proc Natl Acad Sci* 110(51): 20633-20638. doi: 10.1073/pnas.1309345110
- Aumont O, Ethé C, Tagliabue A, Bopp L, Gehlen M. 2015. PISCES-v2: an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies. *Geosci Model Dev Discuss* 8(2): 1375-1509. doi: 10.5194/gmdd-8-1375-2015
- de Baar HJW. 2005. Synthesis of iron fertilization experiments: From the Iron Age in the Age of Enlightenment. *J Geophys Res* 110(C9). doi: 10.1029/2004JC002601
- Baines SB, Twining BS, Brzezinski MA, Nelson DM, Fisher NS. 2010. Causes and biogeochemical implications of regional differences in silicification of marine diatoms. *Glob Biogeochem Cycles* 24(4). doi: 10.1029/2010GB003856
- Baines SB, Twining BS, Vogt S, Balch WM, Fisher NS, Nelson DM. 2011. Elemental composition of equatorial Pacific diatoms exposed to additions of silicic acid and iron. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 58(3-4): 512-523. doi: 10.1016/j.dsr2.2010.08.003
- Battaglia G, Steinacher M, Joos F. 2016. A probabilistic assessment of calcium carbonate export and dissolution in the modern ocean. *Biogeosciences* 13(9): 2823-2848. doi: 10.5194/bg-13-2823-2016
- Beaufort L, Probert I, de Garidel-Thoron T, Bendif EM, Ruiz-Pino D, Metzl N, Goyet C, Buchet N, Coupel P, Grelaud M, et al. 2011. Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification. *Nature* 476(7358): 80-83. doi: 10.1038/nature10295

- Behrenfeld MJ. 2010. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology* 91(4): 977–989. doi: 10.1890/09-1207.1
- Behrenfeld MJ, Boss ES. 2014. Resurrecting the Ecological Underpinnings of Ocean Plankton Blooms. *Annu Rev Mar Sci* 6(1): 167–194. doi: 10.1146/annurev-marine-052913-021325
- Beitsch A, Kaleschke L, Kern S. 2014. Investigating High-Resolution AMSR2 Sea Ice Concentrations during the February 2013 Fracture Event in the Beaufort Sea. *Remote Sens* 6(5): 3841–3856. doi: 10.3390/rs6053841
- Bélanger S, Babin M, Tremblay J-É. 2013. Increasing cloudiness in Arctic damps the increase in phytoplankton primary production due to sea ice receding. *Biogeosciences* 10(6): 4087–4101. doi: 10.5194/bg-10-4087-2013
- Bianchi D, Galbraith ED, Carozza DA, Mislan KAS, Stock CA. 2013a. Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals. *Nat Geosci* 6(7): 545–548. doi: 10.1038/ngeo1837
- Bianchi D, Stock C, Galbraith ED, Sarmiento JL. 2013b. Diel vertical migration: Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model. *Glob Biogeochem Cycles* 27(2): 478–491. doi: 10.1002/gbc.20031
- Bienfang PK, Harrison PJ, Quarmby LM. 1982. Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Mar Biol* 67(3): 295–302. doi: 10.1007/BF00397670
- Bishop JKB, Conte MH, Wiebe PH, Roman MR, Langdon C. 1986. Particulate matter production and consumption in deep mixed layers: observations in a warm-core ring. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 33(11–12): 1813–1841. doi: 10.1016/0198-0149(86)90081-6
- Blain S, Quéguiner B, Armand L, Belviso S, Bombléd B, Bopp L, Bowie A, Brunet C, Brussaard C, Carlotti F, et al. 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446(7139): 1070–1074. doi: 10.1038/nature05700
- Boetius A, Albrecht S, Bakker K, Bienhold C, Felden J, Fernandez-Mendez M, Hendricks S, Katlein C, Lalande C, Krumpfen T, et al. 2013. Export of Algal Biomass from the Melting Arctic Sea Ice. *Science* 339(6126): 1430–1432. doi: 10.1126/science.1231346
- Bollens SM, Rollwagen-Bollens G, Quenette JA, Bochdansky AB. 2011. Cascading migrations and implications for vertical fluxes in pelagic ecosystems. *J Plankton Res* 33(3): 349–355. doi: 10.1093/plankt/fbq152
- Booth BC, Larouche P, Bélanger S, Klein B, Amiel D, Mei Z-P. 2002. Dynamics of *Chaetoceros socialis* blooms in the North Water. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 49(22–23): 5003–5025. doi: 10.1016/S0967-0645(02)00175-3
- Bowie AR, van der Merwe P, Quéroué F, Trull T, Fourquez M, Planchon F, Sarthou G, Chever F, Townsend AT, Obernosterer I, et al. 2015. Iron budgets for three distinct biogeochemical sites around the Kerguelen Archipelago (Southern Ocean) during the natural fertilisation study, KEOPS-2. *Biogeosciences* 12(14): 4421–4445. doi: 10.5194/bg-12-4421-2015
- Boyd P, LaRoche J, Gall M, Frew R, McKay RML. 1999. Role of iron, light, and silicate in controlling algal biomass in subantarctic waters SE of New Zealand. *J Geophys Res Oceans* 104(C6): 13395–13408. doi: 10.1029/1999JC900009
- Boyd PW. 2002. Environmental factors controlling phytoplankton processes in the Southern Ocean. *J Phycol* 38(5): 844–861. doi: 10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01203.x

- Boyd PW, Jickells T, Law CS, Blain S, Boyle EA, Buesseler KO, Coale KH, Cullen JJ, de Baar HJW, Follows M, et al. 2007. Mesoscale Iron Enrichment Experiments 1993-2005: Synthesis and Future Directions. *Science* 315(5812): 612–617. doi: 10.1126/science.1131669
- Boyd PW, Trull TW. 2007. Understanding the export of biogenic particles in oceanic waters: Is there consensus? *Prog Oceanogr* 72(4): 276–312. doi: 10.1016/j.pocean.2006.10.007
- Boyd PW, Watson AJ, Law CS, Abraham ER, Trull T, Murdoch R, Bakker DCE, Bowie AR, Buesseler KO, Chang H, et al. 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature* 407(6805): 695–702. doi: 10.1038/35037500
- Boyd PW, Claustre H, Levy M, Siegel DA, Weber T. 2019. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature* 568(7752): 327–335. doi: 10.1038/s41586-019-1098-2
- Bracher A, Vountas M, Dinter T, Burrows JP, Rottgers R, Peeken I. 2009. Quantitative observation of cyanobacteria and diatoms from space using PhytoDOAS on SCIAMACHY data. *Biogeosciences* 6: 751–764
- Bressac M, Guieu C, Doxaran D, Bourrin F, Desboeufs K, Leblond N, Ridame C. 2014. Quantification of the lithogenic carbon pump following a simulated dust-deposition event in large mesocosms. *Biogeosciences* 11(4): 1007–1020. doi: 10.5194/bg-11-1007-2014
- Brzezinski M, Olson R, Chisholm S. 1990. Silicon availability and cell-cycle progression in marine diatoms. *Mar Ecol Prog Ser* 67: 83–96. doi: 10.3354/meps067083
- Brzezinski MA. 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *J Phycol* 21(3): 347–357. doi: 10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x
- Brzezinski MA, Conley DJ. 1994. Silicon deposition during the cell cycle of *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae) determined using dual rhodamine 123 and propidium iodine staining. *J Phycol* 30(1): 45–55. doi: 10.1111/j.0022-3646.1994.00045.x
- Brzezinski MA, Jones JL, Demarest MS. 2005. Control of silica production by iron and silicic acid during the Southern Ocean Iron Experiment (SOFEX). *Limnol Oceanogr* 50(3): 810–824. doi: 10.4319/lo.2005.50.3.0810
- Buesseler KO. 1998. The decoupling of production and particulate export in the surface ocean. *Glob Biogeochem Cycles* 12(2): 297–310. doi: 10.1029/97GB03366
- Burd AB, Jackson GA. 2009. Particle Aggregation. *Annu Rev Mar Sci* 1(1): 65–90. doi: 10.1146/annurev.marine.010908.163904
- Cavaliere DJ, Parkinson CL. 2012. Arctic sea ice variability and trends, 1979-2010. *The Cryosphere* 6(4): 881–889. doi: 10.5194/tc-6-881-2012
- Cavan E, Henson S, Belcher A, Sanders R. 2017. Role of zooplankton in determining the efficiency of the biological carbon pump. *Biogeosciences* 14(1): 177–186. doi: 10.5194/bg-14-177-2017
- Cavan EL, Le Moigne FAC, Poulton AJ, Tarling GA, Ward P, Daniels CJ, Fragoso GM, Sanders RJ. 2015. Attenuation of particulate organic carbon flux in the Scotia Sea, Southern Ocean, is controlled by zooplankton fecal pellets. *Geophys Res Lett* 42(3): 821–830. doi: 10.1002/2014GL062744
- Cermeño P, Falkowski PG, Romero OE, Schaller MF, Vallina SM. 2015. Continental erosion and the Cenozoic rise of marine diatoms. *Proc Natl Acad Sci* 112(14): 4239–4244. doi: 10.1073/pnas.1412883112

- Chapman CC, Lea M-A, Meyer A, Sallée J-B, Hindell M. 2020. Defining Southern Ocean fronts and their influence on biological and physical processes in a changing climate. *Nat Clim Change* 10(3): 209–219. doi: 10.1038/s41558-020-0705-4
- Chiswell SM, Calil PHR, Boyd PW. 2015. Spring blooms and annual cycles of phytoplankton: a unified perspective. *J Plankton Res* 37(3): 500–508. doi: 10.1093/plankt/fbv021
- Christaki U, Georges C, Genitsaris S, Monchy S. 2015. Microzooplankton community associated with phytoplankton blooms in the naturally iron-fertilized Kerguelen area (Southern Ocean). *FEMS Microbiol Ecol* 91(7). doi: 10.1093/femsec/fiv068
- Christaki U, Obernosterer I, Wambeke F, Veldhuis M, Garcia N, Catala P. 2008. Microbial food web structure in a naturally iron-fertilized area in the Southern Ocean (Kerguelen Plateau). *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 55(5–7): 706–719. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.009
- Ciais P, Sabine C, Bala G, Bopp L, Brovkin V, Canadell J, Chhabra A, DeFries R, Galloway J, Heimann M, et al. 2013. Chapter 6: Carbon and Other Biogeochemical Cycles. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Closset I, Lasbleiz M, Leblanc K, Quéguiner B, Cavagna A-J, Elskens M, Navez J, Cardinal D. 2014. Seasonal evolution of net and regenerated silica production around a natural Fe-fertilized area in the Southern Ocean estimated with Si isotopic approaches. *Limnol Oceanogr* 59(12): 5827–5846. doi: 10.5194/bg-11-5827-2014
- Coale KH, Johnson KS, Chavez FP, Buesseler KO, Barber RT, Brzezinski MA. 2004. Southern Ocean Iron Enrichment Experiment: Carbon Cycling in High- and Low-Si Waters. *Science* 304(5669): 408–414. doi: 10.1126/science.1089778
- Comiso JC, Meier WN, Gersten R. 2017. Variability and trends in the Arctic Sea ice cover: Results from different techniques. *J Geophys Res Oceans* 122(8): 6883–6900. doi: 10.1002/2017JC012768
- Comiso JC, Parkinson CL, Gersten R, Stock L. 2008. Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophys Res Lett* 35(1). doi: 10.1029/2007GL031972
- Conley DJ, Kilham SS, Theriot E. 1989. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnol Oceanogr* 34(1): 205–212. doi: 10.4319/lo.1989.34.1.0205
- Cornet-Barthaux V, Armand L, Quéguiner B. 2007. Biovolume and biomass estimates of key diatoms in the Southern Ocean. *Aquat Microb Ecol* 48: 295–308. doi: 10.3354/ame048295
- Coupe P, Ruiz-Pino D, Sicre MA, Chen JF, Lee SH, Schiffrine N, Li HL, Gascard JC. 2015. The impact of freshening on phytoplankton production in the Pacific Arctic Ocean. *Prog Oceanogr* 131: 113–125. doi: 10.1016/j.pocean.2014.12.003
- Crawford RM. 1995. The role of sex in the sedimentation of a marine diatom bloom. *Limnol Oceanogr* 40(1): 200–204. doi: 10.4319/lo.1995.40.1.0200
- Crombet Y, Leblanc K, Quéguiner B, Moutin T, Rimmelin P, Ras J, Claustre H, Leblond N, Oriol L, Pujo-Pay M. 2011. Deep silicon maxima in the stratified oligotrophic Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8(2): 459–475. doi: 10.5194/bg-8-459-2011
- Cunningham SA. 2003. Transport and variability of the Antarctic Circumpolar Current in Drake Passage. *J Geophys Res* 108(C5). doi: 10.1029/2001JC001147

- Dall'Olmo G, Dingle J, Polimene L, Brewin RJW, Claustre H. 2016. Substantial energy input to the mesopelagic ecosystem from the seasonal mixed-layer pump. *Nat Geosci* 9(11): 820–823. doi: 10.1038/ngeo2818
- Dall'Olmo G, Mork KA. 2014. Carbon export by small particles in the Norwegian Sea. *Geophys Res Lett* 41(8): 2921–2927. doi: 10.1002/2014GL059244
- Davison PC, Checkley DM, Koslow JA, Barlow J. 2013. Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean. *Prog Oceanogr* 116: 14–30. doi: 10.1016/j.pocean.2013.05.013
- De La Rocha C, Hutchins D, Brzezinski M, Zhang Y. 2000. Effects of iron and zinc deficiency on elemental composition and silica production by diatoms. *Mar Ecol Prog Ser* 195: 71–79. doi: 10.3354/meps195071
- Del Castillo CE, Signorini SR, Karaköylü EM, Rivero-Calle S. 2019. Is the Southern Ocean Getting Greener? *Geophys Res Lett* 46(11): 6034–6040. doi: 10.1029/2019GL083163
- DeMaster DJ. 1991. Measuring biogenic silica in marine sediments and suspended matter. In: Hurd DC, Spencer DW, editors. *Marine Particles: Analysis and Characterization*. p. 363–367.
- Deppeler S, Davidson A. 2017. Southern Ocean Phytoplankton in a Changing Climate. *Front Mar Sci* 4: 40. doi: 10.3389/fmars.2017.00040
- Doucette GJ, Fryxell GA. 1983. *Thalassiosira antarctica*: vegetative and resting stage chemical composition of an ice-related marine diatom. *Mar Biol* 78(1): 1–6. doi: 10.1007/BF00392964
- Drebes G, Kühn SF, Gmelch A, Schnepf E. 1996. *Cryothecomonas aestivalis* sp. nov., a colourless nanoflagellate feeding on the marine centric diatom *Guinardia delicatula* (Cleve) Hasle. *Helgoländer Meeresunters* 50(4): 497–515. doi: 10.1007/BF02367163
- Dugdale RC, Wilkerson FP, Minas HJ. 1995. The role of a silicate pump in driving new production. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 42(5): 697–719. doi: 10.1016/0967-0637(95)00015-X
- Durbin EG. 1978. Aspects of the biology of resting spores of *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Detonula confervacea*. *Mar Biol* 45(1): 31–37. doi: 10.1007/BF00388975
- Durkin C, Marchetti A, Bender S, Truong T, Morales R, Mock T, Armbrust E. 2012. Frustule-related gene transcription and the influence of diatom community composition on silica precipitation in an iron-limited environment. *Limnol Ocean* 57(6): 1619–1633. doi: 10.4319/lo.2012.57.6.1619
- Durkin CA, Estapa ML, Buesseler KO. 2015. Observations of carbon export by small sinking particles in the upper mesopelagic. *Mar Chem* 175: 72–81. doi: 10.1016/j.marchem.2015.02.011
- Durkin CA, Van Mooy BAS, Dyhrman ST, Buesseler KO. 2016. Sinking phytoplankton associated with carbon flux in the Atlantic Ocean. *Limnol Oceanogr* 61(4): 1172–1187. doi: 10.1002/lno.10253
- Ebersbach F, Trull TW. 2008. Sinking particle properties from polyacrylamide gels during the Kerguelen Ocean and Plateau compared Study (KEOPS): Zooplankton control of carbon export in an area of persistent natural iron inputs in the Southern Ocean. *Limnol Oceanogr* 53(1): 212–224. doi: 10.4319/lo.2008.53.1.0212
- Egan KE, Rickaby REM, Hendry KR, Halliday AN. 2013. Opening the gateways for diatoms primes Earth for Antarctic glaciation. *Earth Planet Sci Lett* 375: 34–43. doi: 10.1016/j.epsl.2013.04.030

- Falkowski P. 2000. The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System. *Science* 290(5490): 291–296. doi: 10.1126/science.290.5490.291
- Falkowski PG. 1998. Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production. *Science* 281(5374): 200–206. doi: 10.1126/science.281.5374.200
- Fernández-Méndez M, Olsen LM, Kauko HM, Meyer A, Rösel A, Merkouriadi I, Mundy CJ, Ehn JK, Johansson AM, Wagner PM, et al. 2018. Algal Hot Spots in a Changing Arctic Ocean: Sea-Ice Ridges and the Snow-Ice Interface. *Front Mar Sci* 5. doi: 10.3389/fmars.2018.00075
- Field CB. 1998. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* 281(5374): 237–240. doi: 10.1126/science.281.5374.237
- Foster RA, Kuypers MMM, Vagner T, Paerl RW, Musat N, Zehr JP. 2011. Nitrogen fixation and transfer in open ocean diatom–cyanobacterial symbioses. *ISME J* 5(9): 1484–1493. doi: 10.1038/ismej.2011.26
- Franck V, Bruland K, Hutchins D, Brzezinski M. 2003. Iron and zinc effects on silicic acid and nitrate uptake kinetics in three high-nutrient, low-chlorophyll (HNLC) regions. *Mar Ecol Prog Ser* 252: 15–33. doi: 10.3354/meps252015
- Franck VM, Brzezinski MA, Coale KH, Nelson DM. 2000. Iron and silicic acid concentrations regulate Si uptake north and south of the Polar Frontal Zone in the Pacific Sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 47: 3315–3338.
- Francois R, Honjo S, Krishfield R, Manganini S. 2002. Factors controlling the flux of organic carbon to the bathypelagic zone of the ocean. *Glob Biogeochem Cycles* 16(4): 34-1-34–20. doi: 10.1029/2001GB001722
- Frankignoulle M, Canon C, Gattuso J-P. 1994. Marine calcification as a source of carbon dioxide: Positive feedback of increasing atmospheric CO₂. *Limnol Oceanogr* 39(2): 458–462. doi: 10.4319/lo.1994.39.2.0458
- Freeman NM, Lovenduski NS. 2015. Decreased calcification in the Southern Ocean over the satellite record. *Geophys Res Lett* 42(6): 1834–1840. doi: 10.1002/2014GL062769
- Friedrichs L, Hörnig M, Schulze L, Bertram A, Jansen S, Hamm C. 2013. Size and biomechanic properties of diatom frustules influence food uptake by copepods. *Mar Ecol Prog Ser* 481: 41–51. doi: 10.3354/meps10227
- Frölicher TL, Sarmiento JL, Paynter DJ, Dunne JP, Krasting JP, Winton M. 2015. Dominance of the Southern Ocean in Anthropogenic Carbon and Heat Uptake in CMIP5 Models. *J Clim* 28(2): 862–886. doi: 10.1175/JCLI-D-14-00117.1
- Gall MP, Boyd PW, Hall J, Safi KA, Chang H. 2001. Phytoplankton processes. Part 1: Community structure during the Southern Ocean Iron RElease Experiment (SOIREE). *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 48(11–12): 2551–2570. doi: 10.1016/S0967-0645(01)00008-X
- Gardner WD, Chung SP, Richardson MJ, Walsh ID. 1995. The oceanic mixed-layer pump. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 42(2–3): 757–775. doi: 10.1016/0967-0645(95)00037-Q
- Gautier, I: Les basaltes des îles Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques Françaises). Thèse de Doctorat, Université Paris VI, France, 383 pp., 1987.
- Gehlen M, Bopp L, Emprin N, Aumont O, Heinze C, Ragueneau O. 2006. Reconciling surface ocean productivity, export fluxes and sediment composition in a global biogeochemical ocean model. *Biogeosciences* 3(4): 521–537

- Geider RJ, La Roche J. 1994. The role of iron in phytoplankton photosynthesis, and the potential for iron-limitation of primary productivity in the sea. *Photosynth Res* 39(3): 275–301. doi: 10.1007/BF00014588
- Gerringa LJA, Blain S, Laan P, Sarthou G, Veldhuis MJW, Brussaard CPD, Viollier E, Timmermans KR. 2008. Fe-binding dissolved organic ligands near the Kerguelen Archipelago in the Southern Ocean (Indian sector). *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55(5–7): 606–621. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.007
- Gervais F, Riebesell U, Gorbunov MY. 2002. Changes in primary productivity and chlorophyll a in response to iron fertilization in the Southern Polar Frontal Zone. *Limnol Oceanogr* 47(5): 1324–1335. doi: 10.4319/lo.2002.47.5.1324
- Goeyens L, Semeneh M, Baumann MEM, Elskens M, Shopova D, Dehairs F. 1998. Phytoplanktonic nutrient utilisation and nutrient signature in the Southern Ocean. *J Mar Syst* 17(1–4): 143–157. doi: 10.1016/S0924-7963(98)00035-9
- Goldman JC. 1993. Potential role of large oceanic diatoms in new primary production. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 40(1): 159–168. doi: 10.1016/0967-0637(93)90059-C
- González H. 1992. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. *Mar Ecol Prog Ser* 90: 223–236. doi: 10.3354/meps090223
- Goosse H, Kay JE, Armour KC, Bodas-Salcedo A, Chepfer H, Docquier D, Jonko A, Kushner PJ, Lecomte O, Massonnet F, et al. 2018. Quantifying climate feedbacks in polar regions. *Nat Commun* 9(1). doi: 10.1038/s41467-018-04173-0
- Greenspan P, Mayer E, Fowler S. 1985. Nile red: a selective fluorescent stain for intracellular lipid droplets. *J Cell Biol* 100(3): 965–73.
- Guidi L, Legendre L, Reygondeau G, Uitz J, Stemmann L, Henson SA. 2015. A new look at ocean carbon remineralization for estimating deepwater sequestration. *Glob Biogeochem Cycles* 29(7): 1044–1059. doi: 10.1002/2014GB005063
- Guiou C, Aumont O, Paytan A, Bopp L, Law CS, Mahowald N, Achterberg EP, Marañón E, Salihoglu B, Crise A, et al. 2014. The significance of the episodic nature of atmospheric deposition to Low Nutrient Low Chlorophyll regions: Atmospheric pulses to LNLC ocean. *Glob Biogeochem Cycles* 28(11): 1179–1198. doi: 10.1002/2014GB004852
- Hamm C, Smetacek V. 2007. Armor: Why, When, and How. In: *Evolution of Primary Producers in the Sea*. Elsevier. p. 311–332. doi: 10.1016/B978-012370518-1/50015-1
- Hamm CE, Merkel R, Springer O, Jurkojc P, Maier C, Prechtel K, Smetacek V. 2003. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature* 421(6925): 841–843. doi: 10.1038/nature01416
- Hansell D, Carlson C, Repeta D, Schlitzer R. 2009. Dissolved Organic Matter in the Ocean: A Controversy Stimulates New Insights. *Oceanography* 22(4): 202–211. doi: 10.5670/oceanog.2009.109
- Hansell DA. 2013. Recalcitrant Dissolved Organic Carbon Fractions. *Annu Rev Mar Sci* 5(1): 421–445. doi: 10.1146/annurev-marine-120710-100757
- Hart TJ. 1934. On the phytoplankton of the southeast Atlantic and the Bellingshausen Sea, 1929-1931. *Discov Rep* 8: 1–268.
- Haumann FA, Gruber N, Münnich M, Frenger I, Kern S. 2016. Sea-ice transport driving Southern Ocean salinity and its recent trends. *Nature* 537(7618): 89–92. doi: 10.1038/nature19101

- Hendry KR, Marron AO, Vincent F, Conley DJ, Gehlen M, Ibarbalz FM, Quéguiner B, Bowler C. 2018. Competition between Silicifiers and Non-silicifiers in the Past and Present Ocean and Its Evolutionary Impacts. *Front Mar Sci* 5. doi: 10.3389/fmars.2018.00022
- Henson S, Le Moigne F, Giering S. 2019. Drivers of Carbon Export Efficiency in the Global Ocean. *Glob Biogeochem Cycles* 33(7): 891–903. doi: 10.1029/2018GB006158
- Henson SA, Sanders R, Madsen E. 2012. Global patterns in efficiency of particulate organic carbon export and transfer to the deep ocean. *Glob Biogeochem Cycles* 26(1). doi: 10.1029/2011GB004099
- Hildebrand M, Frigeri LG, Davis AK. 2007. Synchronized growth of *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) provides novel insights into cell-wall synthesis processes in relation to the cell cycle. *J Phycol* 43(4): 730–740. doi: 10.1111/j.1529-8817.2007.00361.x
- Hodal H, Falk-Petersen S, Hop H, Kristiansen S, Reigstad M. 2012. Spring bloom dynamics in Kongsfjorden, Svalbard: nutrients, phytoplankton, protozoans and primary production. *Polar Biol* 35(2): 191–203. doi: 10.1007/s00300-011-1053-7
- Hoffmann LJ, Peeken I, Lochte K. 2007. Effects of iron on the elemental stoichiometry during EIFEX and in the diatoms *Fragilariopsis kerguelensis* and *Chaetoceros dictyota*. *Biogeosciences* 4(4): 569–579.
- Hoffmann LJ, Peeken I, Lochte K. 2008. Iron, silicate, and light co-limitation of three Southern Ocean diatom species. *Polar Biol* 31(9): 1067–1080. doi: 10.1007/s00300-008-0448-6
- Hoffmann LJ, Peeken I, Lochte K, Assmy P, Veldhuis M. 2006. Different reactions of Southern Ocean phytoplankton size classes to iron fertilization. *Limnol Oceanogr* 51(3): 1217–1229. doi: 10.4319/lo.2006.51.3.1217
- Holland PR, Bruneau N, Enright C, Losch M, Kurtz NT, Kwok R. 2014. Modeled Trends in Antarctic Sea Ice Thickness. *J Clim* 27(10): 3784–3801. doi: 10.1175/JCLI-D-13-00301.1
- Howard AG, Coxhead AJ, Potter IA, Watt AP. 1986. Determination of dissolved aluminium by the micelle-enhanced fluorescence of its lumogallion complex. *The Analyst* 111(12): 1379. doi: 10.1039/an9861101379
- Huisman J, Arrayás M, Ebert U, Sommeijer B. 2002. How Do Sinking Phytoplankton Species Manage to Persist? *Am Nat* 159(3): 245–254. doi: 10.1086/338511
- Huisman J, van Oostveen P, Weissing FJ. 1999. Critical depth and critical turbulence: Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnol Oceanogr* 44(7): 1781–1787. doi: 10.4319/lo.1999.44.7.1781
- Hutchins DA. 2011. Forecasting the rain ratio. *Nature* 476(7358): 41–42. doi: 10.1038/476041a
- Hutchins DA, Bruland KW. 1998. Iron-limited diatom growth and Si:N uptake ratios in a coastal upwelling regime. *Nature* 393(6685): 561–564. doi: 10.1038/31203
- Hydes DJ, Liss PS. 1976. Fluorimetric method for the determination of low concentrations of dissolved aluminium in natural waters. *The Analyst* 101(1209): 922. doi: 10.1039/an9760100922
- Irion S, Jardillier L, Sassenhagen I, Christaki U. 2020 Jul. Marked spatiotemporal variations in small phytoplankton structure in contrasted waters of the Southern Ocean (Kerguelen area). *Limnol Oceanogr*, in press. doi: 10.1002/lno.11555
- Jackson GA, Kjørboe T. 2008. Maximum phytoplankton concentrations in the sea. *Limnol Oceanogr* 53(1): 395–399. doi: 10.4319/lo.2008.53.1.0395

- Jackson GA, Waite AM, Boyd PW. 2005. Role of algal aggregation in vertical carbon export during SOIREE and in other low biomass environments. *Geophys Res Lett* 32(13). doi: 10.1029/2005GL023180
- Jacques G. 1983. Some ecophysiological aspects of the Antarctic phytoplankton. *Polar Biol* 2(1): 27–33. doi: 10.1007/BF00258282
- Jacquet SHM, Dehairs F, Savoye N, Obernosterer I, Christaki U, Monnin C, Cardinal D. 2008. Mesopelagic organic carbon remineralization in the Kerguelen Plateau region tracked by biogenic particulate Ba. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55(5–7): 868–879. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.038
- Jahn A. 2018. Reduced probability of ice-free summers for 1.5 °C compared to 2 °C warming. *Nat Clim Change* 8(5): 409–413. doi: 10.1038/s41558-018-0127-8
- Jahn A, Kay JE, Holland MM, Hall DM. 2016. How predictable is the timing of a summer ice-free Arctic? *Geophys Res Lett* 43(17): 9113–9120. doi: 10.1002/2016GL070067
- Jeandel C, Ruiz-Pino D, Gjata E, Poisson A, Brunet C, Charriaud E, Dehairs F, Delille D, Fiala M, Fravallo C, et al. 1998. KERFIX, a time-series station in the Southern Ocean: a presentation. *J Mar Syst* 17(1–4): 555–569. doi: 10.1016/S0924-7963(98)00064-5
- Jiao N, Herndl GJ, Hansell DA, Benner R, Kattner G, Wilhelm SW, Kirchman DL, Weinbauer MG, Luo T, Chen F, et al. 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nat Rev Microbiol* 8(8): 593–599. doi: 10.1038/nrmicro2386
- Jónasdóttir SH, Visser AW, Richardson K, Heath MR. 2015. Seasonal copepod lipid pump promotes carbon sequestration in the deep North Atlantic. *Proc Natl Acad Sci* 112(39): 12122–12126. doi: 10.1073/pnas.1512110112
- Jones EP. 2003. Tracing Pacific water in the North Atlantic Ocean. *J Geophys Res* 108(C4). doi: 10.1029/2001JC001141
- Jouandet M, Blain S, Metzl N, Brunet C, Trull TW, Obernosterer I. 2008. A seasonal carbon budget for a naturally iron-fertilized bloom over the Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55(5–7): 856–867. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.037
- Kagami M, de Bruin A, Ibelings BW, Van Donk E. 2007. Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton communities and food-web dynamics. *Hydrobiologia* 578(1): 113–129. doi: 10.1007/s10750-006-0438-z
- Kahru M, Brotas V, Manzano-Sarabia M, Mitchell BG. 2011. Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic? *Glob Change Biol* 17(4): 1733–1739. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02312.x
- Kahru M, Lee Z, Mitchell BG, Nevison CD. 2016. Effects of sea ice cover on satellite-detected primary production in the Arctic Ocean. *Biol Lett* 12(11): 20160223. doi: 10.1098/rsbl.2016.0223
- Karleskind P, Lévy M, Memery L. 2011. Subduction of carbon, nitrogen, and oxygen in the northeast Atlantic. *J Geophys Res* 116(C2). doi: 10.1029/2010JC006446
- Kemp A, Villareal T. 2013. High diatom production and export in stratified waters – A potential negative feedback to global warming. *Prog Ocean* 119: 4–23. doi: 10.1016/j.pocean.2013.06.004
- Kemp AES, Pike J, Pearce RB, Lange CB. 2000. The “Fall dump” — a new perspective on the role of a “shade flora” in the annual cycle of diatom production and export flux. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 47(9–11): 2129–2154. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00019-9

- Keppeler L, Landschützer P. 2019. Regional Wind Variability Modulates the Southern Ocean Carbon Sink. *Sci Rep* 9(1). doi: 10.1038/s41598-019-43826-y
- Klaas C, Archer DE. 2002. Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio. *Glob Biogeochem Cycles* 16(4): 63-1-63-14. doi: 10.1029/2001GB001765
- Kooistra W, Gersonde R, Medlin LK, Mann DG. 2007. CHAPTER 11 *The Origin and Evolution of the Diatoms: Their Adaptation to a Planktonic Existence*. doi: 10.1016/B978-012370518-1/50012-6
- Korb R, Whitehouse M, Atkinson A, Thorpe S. 2008. Magnitude and maintenance of the phytoplankton bloom at South Georgia: a naturally iron-replete environment. *Mar Ecol Prog Ser* 368: 75–91. doi: 10.3354/meps07525
- Korb RE, Whitehouse M. 2004. Contrasting primary production regimes around South Georgia, Southern Ocean: large blooms versus high nutrient, low chlorophyll waters. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 51(5): 721–738. doi: 10.1016/j.dsr.2004.02.006
- Kranzler CF, Krause JW, Brzezinski MA, Edwards BR, Biggs WP, Maniscalco M, McCrow JP, Van Mooy BAS, Bidle KD, Allen AE, et al. 2019. Silicon limitation facilitates virus infection and mortality of marine diatoms. *Nat Microbiol* 4, 1790–1797. doi: 10.1038/s41564-019-0502-x
- Krause JW, Lomas MW. 2020. Understanding Diatoms' Past and Future Biogeochemical Role in High-Latitude Seas. *Geophys Res Lett* 47(1). doi: 10.1029/2019GL085602
- Krishfield RA, Proshutinsky A, Tateyama K, Williams WJ, Carmack EC, McLaughlin FA, Timmermans M-L. 2014. Deterioration of perennial sea ice in the Beaufort Gyre from 2003 to 2012 and its impact on the oceanic freshwater cycle. *J Geophys Res Oceans* 119(2): 1271–1305. doi: 10.1002/2013JC008999
- Krishnamurthy D, Li H, Benoit du Rey F, Cambournac P, Larson A, Prakash M. 2019. Scale-free Vertical Tracking Microscopy: Towards Bridging Scales in Biological Oceanography. *Biophysics*. doi: 10.1101/610246
- Kuwata A, Hama T, Takahashi M. 1993. Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, formed under nutrient depletion. *Mar Ecol Prog Ser* 102(3): 245–255.
- Kuwata A, Takahashi M. 1990. Life-form population responses of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, to oligotrophication in regionally upwelled water. *Mar Biol* 107(3): 503–512. doi: 10.1007/BF01313435
- Kuwata A, Takahashi M. 1999. Survival and recovery of resting spores and resting cells of the marine planktonic diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under fluctuating nitrate conditions. *Mar Biol* 134(3): 471–478. doi: 10.1007/s002270050563
- Kuwata A, Tsuda A. 2005. Selection and viability after ingestion of vegetative cells, resting spores and resting cells of the marine diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, by two copepods. *J Exp Mar Biol Ecol* 322(2): 143–151. doi: 10.1016/j.jembe.2005.02.013
- Kwok R. 2018. Arctic sea ice thickness, volume, and multiyear ice coverage: losses and coupled variability (1958–2018). *Environ Res Lett* 13(10): 105005. doi: 10.1088/1748-9326/aae3ec
- Kwok R, Cunningham GF, Wensnahan M, Rigor I, Zwally HJ, Yi D. 2009. Thinning and volume loss of the Arctic Ocean sea ice cover: 2003–2008. *J Geophys Res* 114(C7). doi: 10.1029/2009JC005312

- Lacour L, Ardyna M, Stec KF, Claustre H, Prieur L, Poteau A, D'Alcala MR, Iudicone D. 2017. Unexpected winter phytoplankton blooms in the North Atlantic subpolar gyre. *Nat Geosci* 10(11): 836–839. doi: 10.1038/ngeo3035
- Lafond A, Leblanc K, Quéguiner B, Moriceau B, Leynaert A, Cornet V, Legras J, Ras J, Parenteau M, Garcia N, et al. 2019. Late spring bloom development of pelagic diatoms in Baffin Bay. *Elem Sci Anth* 7(1): 44. doi: 10.1525/elementa.382
- Lam P, Bishop J. 2007. High biomass, low export regimes in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 54(5–7): 601–638. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.01.013
- Lampitt R, Salter I, Johns D. 2009. Radiolaria: Major exporters of organic carbon to the deep ocean. *Glob Biogeochem Cy* 23(1). doi: 10.1029/2008GB003221
- Lampitt RS, Noji T, von Bodungen B. 1990. What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux. *Mar Biol* 104(1): 15–23. doi: 10.1007/BF01313152
- Landschützer P, Gruber N, Haumann FA, Rödenbeck C, Bakker DCE, van Heuven S, Hoppema M, Metzl N, Sweeney C, Takahashi T, et al. 2015. The reinvigoration of the Southern Ocean carbon sink. *Science* 349(6253): 1221–1224. doi: 10.1126/science.aab2620
- Lasbleiz M, Leblanc K, Armand L, Christaki U, Georges C, Obernosterer I, Quéguiner B. 2016. Composition of diatom communities and their contribution to plankton biomass in the naturally iron-fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Fems Microbiol Ecol* 92(11): fiw171. doi: 10.1093/femsec/fiw171
- Lasbleiz M, Leblanc K, Blain S, Ras J, Cornet-Barthaux V, Nunige S, Quéguiner B. 2014. Pigments, elemental composition (C, N, P, and Si), and stoichiometry of particulate matter in the naturally iron fertilized region of Kerguelen in the Southern Ocean. *Biogeosciences* 11(20): 5931–5955. doi: 10.5194/bg-11-5931-2014
- Laurenceau-Cornec EC, Trull TW, Davies DM, Bray SG, Doran J, Planchon F, Carlotti F, Jouandet M-P, Cavagna A-J, Waite AM, et al. 2015. The relative importance of phytoplankton aggregates and zooplankton fecal pellets to carbon export: insights from free-drifting sediment trap deployments in naturally iron-fertilised waters near the Kerguelen Plateau. *Biogeosciences* 12(4): 1007–1027. doi: 10.5194/bg-12-1007-2015
- de Lavergne C, Palter JB, Galbraith ED, Bernardello R, Marinov I. 2014. Cessation of deep convection in the open Southern Ocean under anthropogenic climate change. *Nat Clim Change* 4(4): 278–282. doi: 10.1038/nclimate2132
- Law CS, Smith MJ, Stevens CL, Abraham ER, Ellwood MJ, Hill P, Nodder S, Peloquin J, Pickmere S, Safi K, et al. 2011. Did dilution limit the phytoplankton response to iron addition in HNLCLSi sub-Antarctic waters during the SAGE experiment? *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 58(6): 786–799. doi: 10.1016/j.dsr2.2010.10.018
- Le Moigne FAC, Henson SA, Cavan E, Georges C, Pabortsava K, Achterberg EP, Ceballos-Romero E, Zubkov M, Sanders RJ. 2016. What causes the inverse relationship between primary production and export efficiency in the Southern Ocean? *Geophys Res Lett* 43(9): 4457–4466. doi: 10.1002/2016GL068480
- Le Quéré C, Andrew RM, Friedlingstein P, Sitch S, Pongratz J, Manning AC, Korsbakken JI, Peters GP, Canadell JG, Jackson RB, et al. 2018. Global Carbon Budget 2017. *Earth Syst Sci Data* 10(1): 405–448. doi: 10.5194/essd-10-405-2018
- Le Quéré C, Rodenbeck C, Buitenhuis ET, Conway TJ, Langenfelds R, Gomez A, Labuschagne C, Ramonet M, Nakazawa T, Metzl N, et al. 2007. Saturation of the Southern Ocean CO₂ Sink Due to Recent Climate Change. *Science* 316(5832): 1735–1738. doi: 10.1126/science.1136188

- Le Quéré CL, Harrison SP, Colin Prentice I, Buitenhuis ET, Aumont O, Bopp L, Claustre H, Cotrim Da Cunha L, Geider R, Giraud X, et al. 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Glob Change Biol* 11: 2016–2040. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.1004.x
- Leblanc K, Arístegui J, Armand L, Assmy P, Beker B, Bode A, Breton E, Cornet V, Gibson J, Gosselin M-P, et al. 2012. A global diatom database – abundance, biovolume and biomass in the world ocean. *Earth Syst Sci Data* 4(1): 149–165. doi: 10.5194/essd-4-149-2012
- Leblanc K, Cornet V, Rimmelin-Maury P, Grosso O, Hélias-Nunige S, Brunet C, Claustre H, Ras J, Leblond N, Quéguiner B. 2018a. Silicon cycle in the tropical South Pacific: contribution to the global Si cycle and evidence for an active pico-sized siliceous plankton. *Biogeosciences* 15(18): 5595–5620. doi: 10.5194/bg-15-5595-2018
- Leblanc K, Quéguiner B, Diaz F, Cornet V, Michel-Rodriguez M, Durrieu de Madron X, Bowler C, Malviya S, Thyssen M, Grégori G, et al. 2018b. Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export. *Nat Commun* 9(1). doi: 10.1038/s41467-018-03376-9
- Leblanc K, Hare CE, Boyd PW, Bruland KW, Sohst B, Pickmere S, Lohan MC, Buck K, Ellwood M, Hutchins DA. 2005. Fe and Zn effects on the Si cycle and diatom community structure in two contrasting high and low-silicate HNLC areas. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 52(10): 1842–1864. doi: 10.1016/j.dsr.2005.06.005
- Leblanc K, Hutchins DA. 2005. New applications of a biogenic silica deposition fluorophore in the study of oceanic diatoms. *Limnol Oceanogr Methods* 3(10): 462–476. doi: 10.4319/lom.2005.3.462
- Lefèvre D, Guigue C, Obernosterer I. 2008. The metabolic balance at two contrasting sites in the Southern Ocean: The iron-fertilized Kerguelen area and HNLC waters. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55(5–7): 766–776. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.006
- Legendre L, Rivkin RB, Weinbauer MG, Guidi L, Uitz J. 2015. The microbial carbon pump concept: Potential biogeochemical significance in the globally changing ocean. *Prog Oceanogr* 134: 432–450. doi: 10.1016/j.pocean.2015.01.008
- Legendre P, Legendre L. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Leu E, Mundy CJ, Assmy P, Campbell K, Gabrielsen TM, Gosselin M, Juul-Pedersen T, Gradinger R. 2015. Arctic spring awakening – Steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Prog Oceanogr* 139: 151–170. doi: 10.1016/j.pocean.2015.07.012
- Levy M, Bopp L, Karleskind P, Resplandy L, Ethe C, Pinsard F. 2013. Physical pathways for carbon transfers between the surface mixed layer and the ocean interior. *Glob Biogeochem Cycles* 27(4): 1001–1012. doi: 10.1002/gbc.20092
- Lewis KM, van Dijken GL, Arrigo KR. 2020. Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production. *Science* 369(6500): 198–202. doi: 10.1126/science.aay8380
- Leynaert A, Bucciarelli E, Claquin P, Dugdale RC, Martin-Jézéquel V, Pondaven P, Ragueneau O. 2004. Effect of iron deficiency on diatom cell size and silicic acid uptake kinetics. *Limnol Oceanogr* 49(4): 1134–1143. doi: 10.4319/lo.2004.49.4.1134
- Leynaert A, Nelson D, Quéguiner B, Treguer P. 1993. The silica cycle in the Antarctic Ocean: is the Weddell Sea atypical? *Mar Ecol Prog Ser* 96: 1–15. doi: 10.3354/meps096001

- Li WKW, McLaughlin FA, Lovejoy C, Carmack EC. 2009. Smallest Algae Thrive As the Arctic Ocean Freshens. *Science* 326(5952): 539–539. doi: 10.1126/science.1179798
- Lima ID, Lam PJ, Doney SC. 2014. Dynamics of particulate organic carbon flux in a global ocean model. *Biogeosciences* 11(4): 1177–1198. doi: 10.5194/bg-11-1177-2014
- Lindemann C, St. John MA. 2014. A seasonal diary of phytoplankton in the North Atlantic. *Front Mar Sci* 1. doi: 10.3389/fmars.2014.00037
- Lindsay R, Schweiger A. 2015. Arctic sea ice thickness loss determined using subsurface, aircraft, and satellite observations. *The Cryosphere* 9(1): 269–283. doi: 10.5194/tc-9-269-2015
- Lomas MW, Baer SE, Acton S, Krause JW. 2019. Pumped Up by the Cold: Elemental Quotas and Stoichiometry of Cold-Water Diatoms. *Front Mar Sci* 6. doi: 10.3389/fmars.2019.00286
- Lombard F, Boss E, Waite AM, Vogt M, Uitz J, Stemmann L, Sosik HM, Schulz J, Romagnan J-B, Picheral M, et al. 2019. Globally Consistent Quantitative Observations of Planktonic Ecosystems. *Front Mar Sci* 6. doi: 10.3389/fmars.2019.00196
- Lovenduski NS, Gruber N, Doney SC. 2008. Toward a mechanistic understanding of the decadal trends in the Southern Ocean carbon sink. *Glob Biogeochem Cycles* 22(3). doi: 10.1029/2007GB003139
- Ludescher J, Yuan N, Bunde A. 2019. Detecting the statistical significance of the trends in the Antarctic sea ice extent: an indication for a turning point. *Clim Dyn* 53(1–2): 237–244. doi: 10.1007/s00382-018-4579-3
- Lutz MJ, Caldeira K, Dunbar RB, Behrenfeld MJ. 2007. Seasonal rhythms of net primary production and particulate organic carbon flux to depth describe the efficiency of biological pump in the global ocean. *J Geophys Res* 112(C10). doi: 10.1029/2006JC003706
- Mahadevan A, D'Asaro E, Lee C, Perry MJ. 2012. Eddy-Driven Stratification Initiates North Atlantic Spring Phytoplankton Blooms. *Science* 337(6090): 54–58. doi: 10.1126/science.1218740
- Maiti K, Charette MA, Buesseler KO, Kahru M. 2013. An inverse relationship between production and export efficiency in the Southern Ocean. *Geophys Res Lett* 40(8): 1557–1561. doi: 10.1002/grl.50219
- Malviya S, Scalco E, Audic S, Vincent F, Veluchamy A, Poulain J, Wincker P, Iudicone D, de Vargas C, Bittner L, et al. 2016. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *Proc. Natl Acad. Sci.* 113(11): 1516–1525. doi: 10.1073/pnas.1509523113
- Marchetti A, Cassar N. 2009. Diatom elemental and morphological changes in response to iron limitation: a brief review with potential paleoceanographic applications. *Geobiology* 7(4): 419–431. doi: 10.1111/j.1472-4669.2009.00207.x
- Marchetti A, Harrison PJ. 2007. Coupled changes in the cell morphology and the elemental (C, N, and Si) composition of the pennate diatom *Pseudo-nitzschia* due to iron deficiency. *Limnol Ocean* 52(5): 2270–2284.
- Martin JH, Gordon RM, Fitzwater SE. 1990. Iron in Antarctic waters. *Nature* 345(6271): 156–158. doi: 10.1038/345156a0
- Martin JH, Knauer GA, Karl DM, Broenkow WW. 1987. VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 34(2): 267–285. doi: 10.1016/0198-0149(87)90086-0
- Martin P, van der Loeff MR, Cassar N, Vandromme P, d'Ovidio F, Stemmann L, Rengarajan R, Soares M, González HE, Ebersbach F, et al. 2013. Iron fertilization enhanced net community production but not downward particle flux during the Southern Ocean

- iron fertilization experiment LOHAFEX. *Glob Biogeochem Cycles* 27(3): 871–881. doi: 10.1002/gbc.20077
- Martin-Jezequel V, Hildebrand M, Brzezinski MA. 2000. Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *J Phycol* 36(5): 821–840. doi: 10.1046/j.1529-8817.2000.00019.x
- Massicotte P, Amiriaux R, Amyot M-P, Archambault P, Ardyna M, Arnaud L, Artigue L, Aubry C, Ayotte P, Bécu G, et al. 2020. Green Edge ice camp campaigns: understanding the processes controlling the under-ice Arctic phytoplankton spring bloom. *Earth Syst Sci Data* 12(1): 151–176. doi: 10.5194/essd-12-151-2020
- McNair HM, Brzezinski MA, Krause JW. 2015. Quantifying diatom silicification with the fluorescent dye, PDMPO. *Limnol Oceanogr Methods* 13(10): 587–599. doi: 10.1002/lom3.10049
- McNair HM, Brzezinski MA, Krause JW. 2018a. Diatom populations in an upwelling environment decrease silica content to avoid growth limitation. *Environ Microbiol* 20(11): 4184–4193. doi: 10.1111/1462-2920.14431
- McNair HM, Brzezinski MA, Till CP, Krause JW. 2018b. Taxon-specific contributions to silica production in natural diatom assemblages. *Limnol Oceanogr* 63(3): 1056–1075. doi: 10.1002/lno.10754
- McQuoid MR, Hobson LA. 1996. Diatom resting stages. *J Phycol* 32(6): 889–902. doi: 10.1111/j.0022-3646.1996.00889.x
- Medlin LK. 2016. Evolution of the diatoms: major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence. *Phycologia* 55(1): 79–103. doi: 10.2216/15-105.1
- Medlin LK, Kaczmarek I. 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia* 43(3): 245–270. doi: 10.2216/i0031-8884-43-3-245.1
- Medlin LK, Williams DM, Sims PA. 1993. The evolution of the diatoms (Bacillariophyta). I. Origin of the group and assessment of the monophyly of its major divisions. *Eur J Phycol* 28(4): 261–275. doi: 10.1080/09670269300650381
- Menden-Deuer S, Lessard EJ. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol Oceanogr* 45(3): 569–579. doi: 10.4319/lo.2000.45.3.0569
- Meredith M, Sommerkorn M, Cassotta S, Derksen C, Ekaykin A, Hollowed A, Kofinas G, Mackintosh A, Melbourne-Thomas J, Muelbert MMC, et al. 2019. Polar Regions. In: *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*.
- Michels J, Vogt J, Gorb SN. 2012. Tools for crushing diatoms – opal teeth in copepods feature a rubber-like bearing composed of resilin. *Sci Rep* 2(1). doi: 10.1038/srep00465
- Milligan AJ, Morel FMM. 2002. A Proton Buffering Role for Silica in Diatoms. *Science* 297(5588): 1848–1850. doi: 10.1126/science.1074958
- Mongin M, Molina E, Trull TW. 2008. Seasonality and scale of the Kerguelen plateau phytoplankton bloom: A remote sensing and modeling analysis of the influence of natural iron fertilization in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55(5–7): 880–892. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.039
- Morris PJ, Sanders R, Turnewitsch R, Thomalla S. 2007. 234Th-derived particulate organic carbon export from an island-induced phytoplankton bloom in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 54(18–20): 2208–2232. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.06.002

- Mosseri J, Quéguiner B, Armand L, Cornet-Barthaux V. 2008. Impact of iron on silicon utilization by diatoms in the Southern Ocean: A case study of Si/N cycle decoupling in a naturally iron-enriched area. *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 55(5–7): 801–819. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.003
- Mundy CJ, Barber DG, Michel C. 2005. Variability of snow and ice thermal, physical and optical properties pertinent to sea ice algae biomass during spring. *J Mar Syst* 58(3–4): 107–120. doi: 10.1016/j.jmarsys.2005.07.003
- Mundy CJ, Ehn JK, Barber DG, Michel C. 2007. Influence of snow cover and algae on the spectral dependence of transmitted irradiance through Arctic landfast first-year sea ice. *J Geophys Res* 112(C3). doi: 10.1029/2006JC003683
- Munro DR, Lovenduski NS, Takahashi T, Stephens BB, Newberger T, Sweeney C. 2015. Recent evidence for a strengthening CO₂ sink in the Southern Ocean from carbonate system measurements in the Drake Passage (2002–2015). *Geophys Res Lett* 42(18): 7623–7630. doi: 10.1002/2015GL065194
- Nagasaki K. 2008. Dinoflagellates, diatoms, and their viruses. *J Microbiol* 46(3): 235–243. doi: 10.1007/s12275-008-0098-y
- Nelson DM, Brzezinski MA, Sigmon DE, Franck VM. 2001. A seasonal progression of Si limitation in the Pacific sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 48(19–20): 3973–3995. doi: 10.1016/S0967-0645(01)00076-5
- Nelson DM, Smith WO, Muench RD, Gordon LI, Sullivan CW, Husby DM. 1989. Particulate matter and nutrient distributions in the ice-edge zone of the Weddell Sea: relationship to hydrography during late summer. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 36(2): 191–209. doi: 10.1016/0198-0149(89)90133-7
- Nelson DM, Tréguer P. 1992. Role of silicon as a limiting nutrient to Antarctic diatoms: evidence from kinetic studies in the Ross Sea ice-edge zone. *Mar Ecol Prog Ser* 80(2/3): 255–264.
- Nelson DM, Tréguer P, Brzezinski MA, Leynaert A, Quéguiner B. 1995. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Glob Biogeochem Cycles* 9(3): 359–372. doi: 10.1029/95GB01070
- Neukermans G, Oziel L, Babin M. 2018. Increased intrusion of warming Atlantic water leads to rapid expansion of temperate phytoplankton in the Arctic. *Glob Change Biol* 24(6): 2545–2553. doi: 10.1111/gcb.14075
- Nothig E-M, Gowing MM. 1991. Late winter abundance and distribution of phaeodarian radiolarians, other large protozooplankton and copepod nauplii in the Weddell Sea, Antarctica. *Mar Biol* 111(3): 473–484. doi: 10.1007/BF01319421
- Notz D, Stroeve J. 2016. Observed Arctic sea-ice loss directly follows anthropogenic CO₂ emission. *Science* 354(6313): 747–750. doi: 10.1126/science.aag2345
- Obernosterer I, Christaki U, Lefèvre D, Catala P, Wambeke F, Lebaron P. 2008. Rapid bacterial mineralization of organic carbon produced during a phytoplankton bloom induced by natural iron fertilization in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 55(5–7): 777–789. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.005
- Oku O, Kamatani A. 1995. Resting spore formation and phosphorus composition of the marine diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* under various nutrient conditions. *Mar Biol* 123(2): 393–399. doi: 10.1007/BF00353630
- Omand MM, D’Asaro EA, Lee CM, Perry MJ, Briggs N, Cetini I, Mahadevan A. 2015. Eddy-driven subduction exports particulate organic carbon from the spring bloom. *Science* 348(6231): 222–225. doi: 10.1126/science.1260062

- Onarheim IH, Eldevik T, Smedsrud LH, Stroeve JC. 2018. Seasonal and Regional Manifestation of Arctic Sea Ice Loss. *J Clim* 31(12): 4917–4932. doi: 10.1175/JCLI-D-17-0427.1
- Orsi AH, Whitworth T, Nowlin WD. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 42(5): 641–673. doi: 10.1016/0967-0637(95)00021-W
- Overland JE, Wang M. 2013. When will the summer Arctic be nearly sea ice free? *Geophys Res Lett* 40(10): 2097–2101. doi: 10.1002/grl.50316
- Oziel L, Baudena A, Ardyna M, Massicotte P, Randelhoff A, Sallée J-B, Ingvaldsen RB, Devred E, Babin M. 2020. Faster Atlantic currents drive poleward expansion of temperate phytoplankton in the Arctic Ocean. *Nat Commun* 11(1). doi: 10.1038/s41467-020-15485-5
- Oziel L, Massicotte P, Randelhoff A, Ferland J, Vladoiu A, Lacour L, Galindo V, Lambert-Girard S, Dumont D, Cuypers Y, et al. 2019. Environmental factors influencing the seasonal dynamics of spring algal blooms in and beneath sea ice in western Baffin Bay. *Elem Sci Anth* 7(1): 34. doi: 10.1525/elementa.372
- Paasche E. 1973. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (Cyclotella nana) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. *Mar Biol* 19(2): 117–126. doi: 10.1007/BF00353582
- Parekh P, Dutkiewicz S, Follows MJ, Ito T. 2006. Atmospheric carbon dioxide in a less dusty world. *Geophys Res Lett* 33(3). doi: 10.1029/2005GL025098
- Park Y-H, Gambéroni L, Charriaud E. 1991. Frontal structure and transport of the Antarctic Circumpolar Current in the south Indian Ocean sector, 40–80°E. *Mar Chem* 35(1–4): 45–62. doi: 10.1016/S0304-4203(09)90007-X
- Park Y-H, Roquet F, Durand I, Fuda J-L. 2008a. Large-scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau. *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 55(5–7): 566–581. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.030
- Park Y-H, Fuda J-L, Durand I, Naveira Garabato AC. 2008b. Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55(5–7): 582–593. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.027
- Park Y-H, Durand I, Kestenare E, Rougier G, Zhou M, d'Ovidio F, Cotté C, Lee J. 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands: An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *J Geophys Res Oceans* 119(10): 6575–6592. doi: 10.1002/2014JC010061
- Parkinson CL, Comiso JC. 2013. On the 2012 record low Arctic sea ice cover: Combined impact of preconditioning and an August storm. *Geophys Res Lett* 40(7): 1356–1361. doi: 10.1002/grl.50349
- Passow U. 2004. Switching perspectives: Do mineral fluxes determine particulate organic carbon fluxes or vice versa? *Geochem Geophys Geosystems* 5(4).doi: 10.1029/2003GC000670
- Passow U, De La Rocha CL. 2006. Accumulation of mineral ballast on organic aggregates. *Glob Biogeochem Cycles* 20(1). doi: 10.1029/2005GB002579
- Pauthenet E, Roquet F, Madec G, Guinet C, Hindell M, McMahon CR, Harcourt R, Nerini D. 2018. Seasonal Meandering of the Polar Front Upstream of the Kerguelen Plateau. *Geophys Res Lett* 45(18): 9774–9781. doi: 10.1029/2018GL079614
- Paytan A, Street J. 2005. Iron, Phytoplankton Growth, and the Carbon Cycle. In: Sigel A, Sigel H, Sigel R, editors. *Metal Ions in Biological Systems, Volume 43 - Biogeochemical Cycles of Elements*. CRC Press. p. 153–193. doi: 10.1201/9780824751999.ch7

- Peloquin J, Hall J, Safi K, Ellwood M, Law CS, Thompson K, Kuparinen J, Harvey M, Pickmere S. 2011. Control of the phytoplankton response during the SAGE experiment: A synthesis. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 58(6): 824–838. doi: 10.1016/j.dsr2.2010.10.019
- Pelusi A, Margiotta F, Passarelli A, Ferrante MI, Ribera d'Alcalà M, Montresor M. 2020. Density-dependent mechanisms regulate spore formation in the diatom *Chaetoceros socialis*. *Limnol Oceanogr Lett*, in press. doi: 10.1002/lol2.10159
- Pelusi A, Santelia ME, Benvenuto G, Godhe A, Montresor M. 2019. The diatom *Chaetoceros socialis*: spore formation and preservation. *Eur J Phycol* 55(1): 1–10. doi: 10.1080/09670262.2019.1632935
- Perrette M, Yool A, Quartly GD, Popova EE. 2011. Near-ubiquity of ice-edge blooms in the Arctic. *Biogeosciences* 8(2): 515–524. doi: 10.5194/bg-8-515-2011
- Petrou K, Baker KG, Nielsen DA, Hancock AM, Schulz KG, Davidson AT. 2019. Acidification diminishes diatom silica production in the Southern Ocean. *Nat Clim Change*, in press. doi: 10.1038/s41558-019-0557-y
- Pithan F, Mauritsen T. 2014. Arctic amplification dominated by temperature feedbacks in contemporary climate models. *Nat Geosci* 7(3): 181–184. doi: 10.1038/ngeo2071
- Planchon F, Ballas D, Cavagna A-J, Bowie AR, Davies D, Trull T, Laurenceau-Cornec EC, Van Der Merwe P, Dehairs F. 2015. Carbon export in the naturally iron-fertilized Kerguelen area of the Southern Ocean based on the ²³⁴Th approach. *Biogeosciences* 12(12): 3831–3848. doi: 10.5194/bg-12-3831-2015
- Pollard R, Salter I, Sanders R, Lucas M, Moore C, Mills R, Statham P, Allen J, Baker A, Bakker D, et al. 2009. Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. *Nature* 457(7229): 577–580. doi: 10.1038/nature07716
- Pollard RT, Lucas MI, Read JF. 2002. Physical controls on biogeochemical zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 49(16): 3289–3305. doi: 10.1016/S0967-0645(02)00084-X
- Pondaven P, Ragueneau O, Tréguer P, Hauvespre A, Dezileau L, Reyss JL. 2000. Resolving the 'opal paradox' in the Southern Ocean. *Nature* 405(6783): 168–172. doi: 10.1038/35012046
- Poulin M, Daugbjerg N, Gradinger R, Ilyash L, Ratkova T, Quillfeldt CH von. 2011. The pan-Arctic biodiversity of marine pelagic and sea-ice unicellular eukaryotes: a first-attempt assessment. *Mar Biodivers* 41(1): 13–28. doi: 10.1007/s12526-010-0058-8
- Proshutinsky A, Dukhovskoy D, Timmermans M-L, Krishfield R, Bamber JL. 2015. Arctic circulation regimes. *Philos Trans R Soc Math Phys Eng Sci* 373(2052): 20140160. doi: 10.1098/rsta.2014.0160
- Puigcorbé V, Benitez-Nelson CR, Masqué P, Verdeny E, White AE, Popp BN, Prahl FG, Lam PJ. 2015. Small phytoplankton drive high summertime carbon and nutrient export in the Gulf of California and Eastern Tropical North Pacific. *Glob Biogeochem Cycles* 29(8): 1309–1332. doi: 10.1002/2015GB005134
- Qi D, Chen L, Chen B, Gao Z, Zhong W, Feely RA, Anderson LG, Sun H, Chen J, Chen M, et al. 2017. Increase in acidifying water in the western Arctic Ocean. *Nat Clim Change* 7(3): 195–199. doi: 10.1038/nclimate3228
- Quéguiner B. 2001. Biogenic silica production in the Australian sector of the Subantarctic Zone of the Southern Ocean in late summer 1998. *J Geophys Res Oceans* 106(C12): 31627–31636. doi: 10.1029/2000JC000249

- Quéguiner B. 2013. Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 90: 43–54. doi: 10.1016/j.dsr2.2012.07.024
- Quéguiner B. 2016. *The Biogeochemical Cycle of Silicon in the Ocean*. Focus Earth System-Environmental Sciences Series. London: ISTE-Wiley. doi: 10.1002/9781119136880
- Quéroué F, Sarthou G, Planquette HF, Bucciarelli E, Chever F, van der Merwe P, Lannuzel D, Townsend AT, Cheize M, Blain S, et al. 2015. High variability in dissolved iron concentrations in the vicinity of the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Biogeosciences* 12(12): 3869–3883. doi: 10.5194/bg-12-3869-2015
- Quillfeldt CH von. 2000. Common Diatom Species in Arctic Spring Blooms: Their Distribution and Abundance. *Bot Mar* 43(6). doi: 10.1515/BOT.2000.050
- Quillfeldt CH von. 2001. Identification of Some Easily Confused Common Diatom Species in Arctic Spring Blooms. *Bot Mar* 44(4). doi: 10.1515/BOT.2001.048
- Rabe B, Karcher M, Kauker F, Schauer U, Toole JM, Krishfield RA, Pisarev S, Kikuchi T, Su J. 2014. Arctic Ocean basin liquid freshwater storage trend 1992-2012. *Geophys Res Lett* 41(3): 961–968. doi: 10.1002/2013GL058121
- Ragueneau O, Savoye N, Amo Y, Cotten J, Tardiveau B, Leynaert A. 2005. A new method for the measurement of biogenic silica in suspended matter of coastal waters: using Si:Al ratios to correct for the mineral interference. *Mar Chem* 25(5–6): 697–710. doi: 10.1016/j.csr.2004.09.017
- Ragueneau O, Tréguer P. 1994. Determination of biogenic silica in coastal waters: applicability and limits of the alkaline digestion method. *Mar Chem* 45(1–2): 43–51. doi: 10.1016/0304-4203(94)90090-6
- Ragueneau O, Tréguer P, Leynaert A, Anderson RF, Brzezinski MA, DeMaster DJ, Dugdale RC, Dymond J, Fischer G, François R, et al. 2000. A review of the Si cycle in the modern ocean: recent progress and missing gaps in the application of biogenic opal as a paleoproductivity proxy. *Glob Planet Change* 26(4): 317–365. doi: 10.1016/S0921-8181(00)00052-7
- Randelhoff A, Holding J, Janout M, Sejr MK, Babin M, Tremblay J-É, Alkire MB. 2020b. Pan-Arctic Ocean Primary Production Constrained by Turbulent Nitrate Fluxes. *Front Mar Sci* 7. doi: 10.3389/fmars.2020.00150
- Randelhoff A, Lacour L, Marec C, Leymarie E, Lagunas J, Xing X, Darnis G, Penkerch C, Sampei M, Fortier L, et al. 2020a. Arctic mid-winter phytoplankton growth revealed by autonomous profilers. *Sci Adv* 6(39): eabc2678. doi: 10.1126/sciadv.abc2678
- Randelhoff A, Oziel L, Massicotte P, Bécu G, Galí M, Lacour L, Dumont D, Vladoiu A, Marec C, Bruyant F, et al. 2019. The evolution of light and vertical mixing across a phytoplankton ice-edge bloom. *Elem Sci Anth* 7(1): 20. doi: 10.1525/elementa.357
- Raven JA. 1990. Predictions of Mn and Fe use efficiencies of phototrophic growth as a function of light availability for growth and of C assimilation pathway. *New Phytol* 116(1): 1–18. doi: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00505.x
- Redfield AC. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am Sci* 46(3): 205–221
- Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. *The Sea*: 26–77. New York.
- Reid PC, Johns DG, Edwards M, Starr M, Poulin M, Snoeijs P. 2007. A biological consequence of reducing Arctic ice cover: arrival of the Pacific diatom

- Neodenticula seminae in the North Atlantic for the first time in 800 000 years. *Glob Change Biol* 13(9): 1910–1921. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01413.x
- Rembauville M., Salter I, Leblond N, Gueneugues A, Blain S. 2015a. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 1: Seasonal dynamics of particulate organic carbon export from a moored sediment trap. *Biogeosciences* 12(11): 3153–3170. doi: 10.5194/bg-12-3153-2015
- Rembauville M, Blain S, Armand L, Quéguiner B, Salter I. 2015b. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 2: Importance of diatom resting spores and faecal pellets for export. *Biogeosciences* 12(11): 3171–3195. doi: 10.5194/bg-12-3171-2015
- Rembauville M, Manno C, Tarling GA, Blain S, Salter I. 2016a. Strong contribution of diatom resting spores to deep-sea carbon transfer in naturally iron-fertilized waters downstream of South Georgia. *Deep Sea Res Part Ocean Res Pap* 115: 22–35. doi: 10.1016/j.dsr.2016.05.002
- Rembauville M, Blain S, Caparros J, Salter I. 2016b. Particulate matter stoichiometry driven by microplankton community structure in summer in the Indian sector of the Southern Ocean. *Limnol Ocean* 61(4): 1301–1321. doi: 10.1002/lno.10291
- Rembauville M, Briggs N, Ardyna M, Uitz J, Catala P, Penkerch C, Poteau A, Claustre H, Blain S. 2017. Plankton Assemblage Estimated with BGC-Argo Floats in the Southern Ocean: Implications for Seasonal Successions and Particle Export. *J Geophys Res Oceans* 122(10): 8278–8292. doi: 10.1002/2017JC013067
- Ricchiazzi P, Yang S, Gautier C, Sowle D. 1998. SBDART: A Research and Teaching Software Tool for Plane-Parallel Radiative Transfer in the Earth's Atmosphere. *Bull Am Meteorol Soc* 79(10): 2101–2114. doi: 10.1175/1520-0477(1998)079<2101:SARATS>2.0.CO;2
- Riebesell U, Zondervan I, Rost B, Tortell PD, Zeebe RE, Morel FMM. 2000. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature* 407(6802): 364–367. doi: 10.1038/35030078
- Riedel A, Michel C, Gosselin M, LeBlanc B. 2008. Winter–spring dynamics in sea-ice carbon cycling in the coastal Arctic Ocean. *J Mar Syst* 74(3–4): 918–932. doi: 10.1016/j.jmarsys.2008.01.003
- Roquet F, Park Y-H, Guinet C, Bailleul F, Charrassin J-B. 2009. Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. *J Mar Syst* 78(3): 377–393. doi: 10.1016/j.jmarsys.2008.11.017
- Round FE, Crawford RM, Mann DG. 1990. *The Diatoms: Biology & Morphology of the Genera*. Reprinted. Cambridge: Cambridge Univ. Press. Available at <http://www.cambridge.org/us/academic/subjects/life-sciences/plant-science/diatoms-biology-and-morphology-genera>.
- Rozanska M, Gosselin M, Poulin M, Wiktor J, Michel C. 2009. Influence of environmental factors on the development of bottom ice protist communities during the winter–spring transition. *Mar Ecol Prog Ser* 386: 43–59. doi: 10.3354/meps08092
- Rynearson TA, Richardson K, Lampitt RS, Sieracki ME, Poulton AJ, Lyngsgaard MM, Perry MJ. 2013. Major contribution of diatom resting spores to vertical flux in the sub-polar North Atlantic. *Deep Sea Res Part Ocean Res Pap* 82: 60–71. doi: 10.1016/j.dsr.2013.07.013
- Sabine CL. 2004. The Oceanic Sink for Anthropogenic CO₂. *Science* 305(5682): 367–371. doi: 10.1126/science.1097403
- Sackett O, Armand L, Beardall J, Hill R, Doblin M, Connelly C, Howes J, Stuart B, Ralph P, Heraud P. 2014. Taxon-specific responses of Southern Ocean diatoms to Fe

- enrichment revealed by synchrotron radiation FTIR microspectroscopy. *Biogeosciences* 11(20): 5795–5808. doi: 10.5194/bg-11-5795-2014
- Saito H, Suzuki K, Hinuma A, Ota T, Fukami K, Kiyosawa H, Saino T, Tsuda A. 2005. Responses of microzooplankton to in situ iron fertilization in the western subarctic Pacific (SEEDS). *Prog Oceanogr* 64(2–4): 223–236. doi: 10.1016/j.pocean.2005.02.010
- Sakshaug E. 2004. Primary and Secondary Production in the Arctic Seas. In: Stein R, MacDonald RW, editors. *The Organic Carbon Cycle in the Arctic Ocean*. Springer Berlin Heidelberg. p. 57–81. doi: 10.1007/978-3-642-18912-8_3
- Sakshaug E, Skjoldal HR. 1989. Life at the Ice Edge. *Ambio* 18(1): 8.
- Sallée J, Speer K, Morrow R. 2008. Response of the Antarctic Circumpolar Current to Atmospheric Variability. *J Clim* 21(12): 3020–3039. doi: 10.1175/2007JCLI1702.1
- Sallée J-B. 2018. Southern Ocean Warming. *Oceanography* 31(2). doi: 10.5670/oceanog.2018.215
- Sallée J-B, Matear RJ, Rintoul SR, Lenton A. 2012. Localized subduction of anthropogenic carbon dioxide in the Southern Hemisphere oceans. *Nat Geosci* 5(8): 579–584. doi: 10.1038/ngeo1523
- Salter I, Kemp AE, Moore MC, Lampitt RS, Wolff GA, Holtvoeth J. 2012. Diatom resting spore ecology drives enhanced carbon export from a naturally iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. *Glob Biogeochem Cycles* 26: GB1014. doi: 10.1029/2010GB003977
- Salter I, Schiebel R, Ziveri P, Movellan A, Lampitt R, Wolff GA. 2014. Carbonate counter pump stimulated by natural iron fertilization in the Polar Frontal Zone. *Nat Geosci* 7(12): 885–889. doi: 10.1038/ngeo2285
- Sanders R, Morris PJ, Poulton AJ, Stinchcombe MC, Charalampopoulou A, Lucas MI, Thomalla SJ. 2010. Does a ballast effect occur in the surface ocean? *Geophys Res Lett* 37(8). doi: 10.1029/2010GL042574
- Sanderson BM, Xu Y, Tebaldi C, Wehner M, O'Neill B, Jahn A, Pendergrass AG, Lehner F, Strand WG, Lin L, et al. 2017. Community climate simulations to assess avoided impacts in 1.5 and 2°C futures. *Earth Syst Dyn* 8(3): 827–847. doi: 10.5194/esd-8-827-2017
- Sarmiento JL, Gruber N. 2006. *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Princeton: Princeton University Press.
- Sarmiento JL, Gruber N, Brzezinski M, Dunne J. 2004. High-latitude controls of thermocline nutrients and low latitude biological productivity. *Nature* 427(6969): 56–60. doi: 10.1038/nature02127
- Sassenhagen I, Irion S, Jardillier L, Moreira D, Christaki U. 2020. Protist Interactions and Community Structure During Early Autumn in the Kerguelen Region (Southern Ocean). *Protist* 171(1): 125709. doi: 10.1016/j.protis.2019.125709
- Savoie N, Trull TW, Jacquet SHM, Navez J, Dehairs F. 2008. 234Th-based export fluxes during a natural iron fertilization experiment in the Southern Ocean (KEOPS). *Deep Sea Res Part II Top Stud Ocean* 55(5–7): 841–855. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.12.036
- Schnitzer A, Steinberg D. 2002. Active transport of particulate organic carbon and nitrogen by vertically migrating zooplankton in the Sargasso Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 234: 71–84. doi: 10.3354/meps234071
- Screen JA, Simmonds I. 2010. The central role of diminishing sea ice in recent Arctic temperature amplification. *Nature* 464(7293): 1334–1337. doi: 10.1038/nature09051

- Serreze MC, Barry RG. 2011. Processes and impacts of Arctic amplification: A research synthesis. *Glob Planet Change* 77(1–2): 85–96. doi: 10.1016/j.gloplacha.2011.03.004
- Sherr E, Sherr B. 2007. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 352: 187–197. doi: 10.3354/meps07161
- Siegel D, Buesseler K, Behrenfeld M, Claudia B-N, Boss E, Brzezinski M, Burd A, Carlson C, Eric D, Doney S, et al. 2016. Prediction of the Export and Fate of Global Ocean Net Primary Production: The EXPORTS Science Plan. *Front Mar Sci* 3: 22. doi: 10.3389/fmars.2016.00022
- Siegenthaler U, Sarmiento JL. 1993. Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature* 365(6442): 119–125. doi: 10.1038/365119a0
- Sigmond M, Fyfe JC, Swart NC. 2018. Ice-free Arctic projections under the Paris Agreement. *Nat Clim Change* 8(5): 404–408. doi: 10.1038/s41558-018-0124-y
- Sims PA, Mann DG, Medlin LK. 2006. Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia* 45(4): 361–402. doi: 10.2216/05-22.1
- Singler HR, Villareal TA. 2005. Nitrogen inputs into the euphotic zone by vertically migrating *Rhizosolenia* mats. *J Plankton Res* 27(6): 545–556. doi: 10.1093/plankt/fbi030
- Smayda TJ. 1978. From phytoplankton to biomass. In: Sournia A, editor. *Phytoplankton Manual* Repr. Paris: Unesco. p. 273–279.
- Smetacek V. 2001. A watery arms race. *Nature* 411(6839): 745–745. doi: 10.1038/35081210
- Smetacek V, Klaas C, Strass VH, Assmy P, Montresor M, Cisewski B, Savoye N, Webb A, d'Ovidio F, Arrieta JM, et al. 2012. Deep carbon export from a Southern Ocean iron-fertilized diatom bloom. *Nature* 487(7407): 313–319. doi: 10.1038/nature11229
- Smith SD, Muench RD, Pease CH. 1990. Polynyas and leads: An overview of physical processes and environment. *J Geophys Res* 95(C6): 9461. doi: 10.1029/JC095iC06p09461
- Sorhannus U. 2007. A nuclear-encoded small-subunit ribosomal RNA timescale for diatom evolution. *Mar Micropaleontol* 65(1–2): 1–12. doi: 10.1016/j.marmicro.2007.05.002
- Steinacher M, Joos F, Frolicher TL, Bopp L, Cadule P, Cocco V, Doney SC, Gehlen M, Lindsay K, Moore JK, et al. 2010. Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* 7: 979–1005.
- Strathmann RR. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol Oceanogr* 12(3): 411–418. doi: 10.4319/lo.1967.12.3.0411
- Strickland JDH, Parsons TR. 1972. *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, Canada, 310 pp., 207-226fannor.
- Stroeve JC, Notz D. 2018. Changing state of Arctic sea ice across all seasons. *Environ Res Lett* 13(10). doi: 10.1088/1748-9326/aade56
- Stroeve JC, Kattsov V, Barrett A, Serreze M, Pavlova T, Holland M, Meier WN. 2012. Trends in Arctic sea ice extent from CMIP5, CMIP3 and observations. *Geophys Res Lett* 39(16). doi: 10.1029/2012GL052676
- Strzepek R, Price N. 2000. Influence of irradiance and temperature on the iron content of the marine diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae). *Mar Ecol Prog Ser* 206: 107–117. doi: 10.3354/meps206107

- Strzepek RF, Hunter KA, Frew RD, Harrison PJ, Boyd PW. 2012. Iron-light interactions differ in Southern Ocean phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 57(4): 1182–1200. doi: 10.4319/lo.2012.57.4.1182
- Stuecker MF, Bitz CM, Armour KC, Proistosescu C, Kang SM, Xie S-P, Kim D, McGregor S, Zhang W, Zhao S, et al. 2018. Polar amplification dominated by local forcing and feedbacks. *Nat Clim Change* 8(12): 1076–1081. doi: 10.1038/s41558-018-0339-y
- Stukel MR, Aluwihare LI, Barbeau KA, Chekalyuk AM, Goericke R, Miller AJ, Ohman MD, Ruacho A, Song H, Stephens BM, et al. 2017. Mesoscale ocean fronts enhance carbon export due to gravitational sinking and subduction. *Proc Natl Acad Sci* 114(6): 1252–1257. doi: 10.1073/pnas.1609435114
- Sugie K, Kuma K. 2008. Resting spore formation in the marine diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* under iron- and nitrogen-limited conditions. *J Plankton Res* 30(11): 1245–1255. doi: 10.1093/plankt/fbn080
- Sullivan BK, Miller CB, Peterson WT, Soeldner AH. 1975. A scanning electron microscope study of the mandibular morphology of boreal copepods. *Mar Biol* 30(2): 175–182. doi: 10.1007/BF00391591
- Sun J, Liu D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J Plankton Res* 25(11): 1331–1346. doi: 10.1093/plankt/fbg096
- Sunda WG, Huntsman SA. 1997. Interrelated influence of iron, light and cell size on marine phytoplankton growth. *Nature* 390(6658): 389–392. doi: 10.1038/37093
- Sverdrup HU. 1953. On Conditions for the Vernal Blooming of Phytoplankton. *ICES J Mar Sci* 18(3): 287–295. doi: 10.1093/icesjms/18.3.287
- Takahashi T, Sweeney C, Hales B, Chipman D, Newberger T, Goddard J, Iannuzzi R, Sutherland S. 2012. The Changing Carbon Cycle in the Southern Ocean. *Oceanography* 25(3): 26–37. doi: 10.5670/oceanog.2012.71
- Takeda S. 1998. Influence of iron availability on nutrient consumption ratio of diatoms in oceanic waters. *Nature* 393(6687): 774–777. doi: 10.1038/31674
- Tang CCL, Ross CK, Yao T, Petrie B, DeTracey BM, Dunlap E. 2004. The circulation, water masses and sea-ice of Baffin Bay. *Prog Oceanogr* 63(4): 183–228. doi: 10.1016/j.pocean.2004.09.005
- Tarling GA, Ward P, Atkinson A, Collins MA, Murphy EJ. 2012. DISCOVERY 2010: Spatial and temporal variability in a dynamic polar ecosystem. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 59–60: 1–13. doi: 10.1016/j.dsr2.2011.10.001
- Taylor JR, Ferrari R. 2011. Shutdown of turbulent convection as a new criterion for the onset of spring phytoplankton blooms. *Limnol Oceanogr* 56(6): 2293–2307. doi: 10.4319/lo.2011.56.6.2293
- Ternon E, Guieu C, Loÿe-Pilot M-D, Leblond N, Bosc E, Gasser B, Miquel J-C. 2009. The impact of Saharan dust on the particulate export in the water column of the North Western Mediterranean Sea. *Biogeosciences Discuss* 6(6): 10737–10773. doi: 10.5194/bgd-6-10737-2009
- Theriot EC, Ashworth MP, Nakov T, Ruck E, Jansen RK. 2015. Dissecting signal and noise in diatom chloroplast protein encoding genes with phylogenetic information profiling. *Mol Phylogenet Evol* 89: 28–36. doi: 10.1016/j.ympev.2015.03.012
- Thuróczy C-E, Alderkamp A-C, Laan P, Gerringa LJA, Mills MM, Van Dijken GL, De Baar HJW, Arrigo KR. 2012. Key role of organic complexation of iron in sustaining phytoplankton blooms in the Pine Island and Amundsen Polynyas (Southern Ocean). *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 71–76: 49–60. doi: 10.1016/j.dsr2.2012.03.009

- Timmermans KR, Stolte W, de Baar HJW. 1994. Iron-mediated effects on nitrate reductase in marine phytoplankton. *Mar Biol* 121(2): 389–396. doi: 10.1007/BF00346749
- Townsend DW, Keller MD, Sieracki ME, Ackleson SG. 1992. Spring phytoplankton blooms in the absence of vertical water column stratification. *Nature* 360(6399): 59–62. doi: 10.1038/360059a0
- Tréguer P, Bowler C, Moriceau B, Dutkiewicz S, Gehlen M, Aumont O, Bittner L, Dugdale R, Finkel Z, Iudicone D, et al. 2018. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat Geosci*: 1. doi: 10.1038/s41561-017-0028-x
- Tréguer P, Lindner L, van Bennekom AJ, Leynaert A, Panouse M, Jacques G. 1991. Production of biogenic silica in the Weddell-Scotia Seas measured with Si32. *Limnol Oceanogr* 36(6): 1217–1227. doi: 10.4319/lo.1991.36.6.1217
- Tremblay J-É. 2002. Impact of the large-scale Arctic circulation and the North Water Polynya on nutrient inventories in Baffin Bay. *J Geophys Res* 107(C8). doi: 10.1029/2000JC000595
- Tremblay J-É, Gagnon J. 2009. The effects of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: a perspective on climate change. In: Nihoul JCJ, Kostianoy AG, editors. *Influence of Climate Change on the Changing Arctic and Sub-Arctic Conditions*. Dordrecht: Springer Netherlands. p. 73–93. doi: 10.1007/978-1-4020-9460-6_7
- Tremblay J-É, Simpson K, Martin J, Miller L, Gratton Y, Barber D, Price NM. 2008. Vertical stability and the annual dynamics of nutrients and chlorophyll fluorescence in the coastal, southeast Beaufort Sea. *J Geophys Res* 113(C7). doi: 10.1029/2007JC004547
- Turner J, Barrand NE, Bracegirdle TJ, Convey P, Hodgson DA, Jarvis M, Jenkins A, Marshall G, Meredith MP, Roscoe H, et al. 2013. Antarctic climate change and the environment: an update. *Polar Rec* 50(3): 237–259. doi: 10.1017/S0032247413000296
- Turner JT. 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Prog Oceanogr* 130: 205–248. doi: 10.1016/j.pocean.2014.08.005
- Twining BS, Baines SB. 2013. The Trace Metal Composition of Marine Phytoplankton. *Annu Rev Mar Sci* 5(1): 191–215. doi: 10.1146/annurev-marine-121211-172322
- Twining BS, Baines SB, Fisher NS, Maser J, Vogt S, Jacobsen C, Tovar-Sanchez A, Sañudo-Wilhelmy SA. 2003. Quantifying Trace Elements in Individual Aquatic Protist Cells with a Synchrotron X-ray Fluorescence Microprobe. *Anal Chem* 75(15): 3806–3816. doi: 10.1021/ac034227z
- Uitz J, Claustre H, Griffiths F, Ras J, Garcia N, Sandroni V. 2009. A phytoplankton class-specific primary production model applied to the Kerguelen Islands region (Southern Ocean). *Deep Sea Res Part Ocean Res Pap* 56(4): 541–560. doi: 10.1016/j.dsr.2008.11.006
- Uitz J, Claustre H, Morel A, Hooker SB. 2006. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. *J Geophys Res* 111(C8). doi: 10.1029/2005JC003207
- Utermöhl H. 1931. Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Plankton.(Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons.): Mit 4 Abbildungen im Text. *SIL Proc 1922-2010* 5(2): 567–596. doi: 10.1080/03680770.1931.11898492
- Vancoppenolle M, Bopp L, Madec G, Dunne J, Ilyina T, Halloran PR, Steiner N. 2013. Future Arctic Ocean primary productivity from CMIP5 simulations: Uncertain outcome, but consistent mechanisms. *Glob Biogeochem Cycles* 27(3): 605–619. doi: 10.1002/gbc.20055

- Veldhuis MJW, Kraay GW, Timmermans KR. 2001. Cell death in phytoplankton: correlation between changes in membrane permeability, photosynthetic activity, pigmentation and growth. *Eur J Phycol* 36(2): 167–177. doi: 10.1017/S0967026201003110
- Villareal T. 1991. Nitrogen-fixation by the cyanobacterial symbiont of the diatom genus *Hemiaulus*. *Mar Ecol Prog Ser* 76: 201–204. doi: 10.3354/meps076201
- Villareal TA. 1990. Laboratory Culture and Preliminary Characterization of the Nitrogen-Fixing *Rhizosolenia-Richelia* Symbiosis. *Mar Ecol* 11(2): 117–132. doi: 10.1111/j.1439-0485.1990.tb00233.x
- Villareal TA, Pilskaln CH, Montoya JP, Dennett M. 2014. Upward nitrate transport by phytoplankton in oceanic waters: balancing nutrient budgets in oligotrophic seas. *PeerJ* 2: e302. doi: 10.7717/peerj.302
- Villareal TA, Woods S, Moore JK, CulverRymsza K. 1996. Vertical migration of *Rhizosolenia* mats and their significance to NO₃ fluxes in the central North Pacific gyre. *J Plankton Res* 18(7): 1103–1121. doi: 10.1093/plankt/18.7.1103
- Volk T, Hoffert MI. 1985. Ocean Carbon Pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. *Geophysical Monograph Series*: 99–110. Washington, D. C. doi: 10.1029/GM032p0099
- Voosen P. 2019. New climate models forecast a warming surge. *Science* 364(6437): 222–223. doi: 10.1126/science.364.6437.222
- Ward BA, Dutkiewicz S, Jahn O, Follows MJ. 2012. A size-structured food-web model for the global ocean. *Limnol Oceanogr* 57(6): 1877–1891. doi: 10.4319/lo.2012.57.6.1877
- Wassmann P, Duarte CM, Agustí S, Sejr MK. 2011. Footprints of climate change in the Arctic marine ecosystem. *Glob Change Biol* 17(2): 1235–1249. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02311.x
- Wassmann P, Reigstad M. 2011. Future Arctic Ocean Seasonal Ice Zones and Implications for Pelagic-Benthic Coupling. *Oceanography* 24(3): 220–231. doi: 10.5670/oceanog.2011.74
- Weber T, Cram JA, Leung SW, DeVries T, Deutsch C. 2016. Deep ocean nutrients imply large latitudinal variation in particle transfer efficiency. *Proc Natl Acad Sci* 113(31): 8606–8611. doi: 10.1073/pnas.1604414113
- Whitehouse MJ, Priddle J, Symon C. 1996. Seasonal and annual change in seawater temperature, salinity, nutrient and chlorophyll a distributions around South Georgia, South Atlantic. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 43(4): 425–443. doi: 10.1016/0967-0637(96)00020-9
- Wilhelm SW, Suttle CA. 1999. Viruses and Nutrient Cycles in the Sea. *BioScience* 49(10): 781–788. doi: 10.2307/1313569
- Wilken S, Hoffmann B, Hersch N, Kirchgessner N, Dieluweit S, Rubner W, Hoffmann LJ, Merkel R, Peeken I. 2011. Diatom frustules show increased mechanical strength and altered valve morphology under iron limitation. *Limnol Oceanogr* 56(4): 1399–1410. doi: 10.4319/lo.2011.56.4.1399
- Wilks JV, Rigual-Hernández AS, Trull TW, Bray SG, Flores J-A, Armand LK. 2017. Biogeochemical flux and phytoplankton succession: A year-long sediment trap record in the Australian sector of the Subantarctic Zone. *Deep Sea Res Part Oceanogr Res Pap* 121: 143–159. doi: 10.1016/j.dsr.2017.01.001
- Wilson SE, Ruhl HA, Smith Jr. KL. 2013. Zooplankton fecal pellet flux in the abyssal northeast Pacific: A 15 year time-series study. *Limnol Oceanogr* 58(3): 881–892. doi: 10.4319/lo.2013.58.3.0881

- Wilson SE, Steinberg DK, Buesseler KO. 2008. Changes in fecal pellet characteristics with depth as indicators of zooplankton repackaging of particles in the mesopelagic zone of the subtropical and subarctic North Pacific Ocean. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 55(14–15): 1636–1647. doi: 10.1016/j.dsr2.2008.04.019
- Winter A, Henderiks J, Beaufort L, Rickaby REM, Brown CW. 2014. Poleward expansion of the coccolithophore *Emiliana huxleyi*. *J Plankton Res* 36(2): 316–325. doi: 10.1093/plankt/fbt110
- Wunsch C. 2002. What Is the Thermohaline Circulation? *Science* 298(5596): 1179–1181. doi: 10.1126/science.1079329
- Yoon J-E, Yoo K-C, Macdonald AM, Yoon H-I, Park K-T, Yang EJ, Kim H-C, Lee JI, Lee MK, Jung J, et al. 2018. Reviews and syntheses: Ocean iron fertilization experiments – past, present, and future looking to a future Korean Iron Fertilization Experiment in the Southern Ocean (KIFES) project. *Biogeosciences* 15(19): 5847–5889. doi: 10.5194/bg-15-5847-2018
- Zeebe RE. 2012. History of Seawater Carbonate Chemistry, Atmospheric CO₂, and Ocean Acidification. *Annu Rev Earth Planet Sci* 40(1): 141–165. doi: 10.1146/annurev-earth-042711-105521
- Zelinka MD, Myers TA, McCoy DT, Po-Chedley S, Caldwell PM, Ceppi P, Klein SA, Taylor KE. 2020. Causes of Higher Climate Sensitivity in CMIP6 Models. *Geophys Res Lett* 47(1). doi: 10.1029/2019GL085782
- Zetsche E-M, Meysman F. 2012. Dead or alive? Viability assessment of micro- and mesoplankton. *J Plankton Res* 34(6): 493–509. doi: 10.1093/plankt/fbs018
- Zhang J, Ashjian C, Campbell R, Spitz YH, Steele M, Hill V. 2015. The influence of sea ice and snow cover and nutrient availability on the formation of massive under-ice phytoplankton blooms in the Chukchi Sea. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 118: 122–135. doi: 10.1016/j.dsr2.2015.02.008
- Zhou M, Zhu Y, d'Ovidio F, Park Y-H, Durand I, Kestenare E, Sanial V, Van-Beek P, Queguiner B, Carlotti F, et al. 2014. Surface currents and upwelling in Kerguelen Plateau regions. *Biogeosciences Discuss* 11(5): 6845–6876. doi: 10.5194/bgd-11-6845-2014
- Zondervan I, Zeebe RE, Rost B, Riebesell U. 2001. Decreasing marine biogenic calcification: A negative feedback on rising atmospheric pCO₂. *Glob Biogeochem Cycles* 15(2): 507–516. doi: 10.1029/2000GB001321
- Zweng MM, Münchow A. 2006. Warming and freshening of Baffin Bay, 1916–2003. *J Geophys Res* 111(C7). doi: 10.1029/2005JC003093

ANNEXES



Green Edge ice camp campaigns: understanding the processes controlling the under-ice Arctic phytoplankton spring bloom

Philippe Massicotte^{1,3}, Rémi Amiraux^{1,2,3}, Marie-Pier Amyot¹, Philippe Archambault^{1,3}, Mathieu Ardyna^{4,5}, Laurent Arnaud⁶, Lise Artigue⁷, Cyril Aubry^{1,3}, Pierre Ayotte^{8,9,10}, Guislain Bécu¹, Simon Bélanger^{3,11}, Ronald Benner¹², Henry C. Bittig^{4,13}, Annick Bricaud⁴, Éric Brossier¹⁴, Flavienne Bruyant¹, Laurent Chauvaud², Debra Christiansen-Stowe¹⁵, Hervé Claustre⁴, Véronique Cornet-Barthaux¹⁶, Pierre Coupel¹, Christine Cox¹⁴, Aurelie Delaforge¹⁷, Thibaud Dezutter^{1,3}, Céline Dimier¹⁸, Florent Domine¹, Francis Dufour¹, Christiane Dufresne^{3,19}, Dany Dumont^{3,19}, Jens Ehn¹⁷, Brent Else²⁰, Joannie Ferland¹, Marie-Hélène Forget¹, Louis Fortier^{1,3}, Martí Galí^{1,21}, Virginie Galindo^{3,19}, Morgane Gallinari², Nicole Garcia¹⁶, Catherine Gériques Ribeiro^{22,23}, Margaux Gourdal¹, Priscilla Gourvil²⁴, Clemence Goyens²⁵, Pierre-Luc Grondin¹, Pascal Guillot^{3,26}, Caroline Guilmette¹, Marie-Noëlle Houssais²⁷, Fabien Joux²⁸, Léo Lacour¹, Thomas Lacour²⁹, Augustin Lafond¹⁶, José Lagunas¹, Catherine Lalande¹, Julien Laliberté¹, Simon Lambert-Girard¹, Jade Larivière¹, Johann Lavaud¹, Anita LeBaron¹, Karine Leblanc¹⁶, Florence Le Gall²², Justine Legras¹⁶, Mélanie Lemire^{3,8,10,30}, Maurice Levasseur^{1,3}, Edouard Leymarie⁴, Aude Leynaert³, Adriana Lopes dos Santos³¹, Antonio Lourenço²⁷, David Mah³¹, Claudie Marec^{1,32}, Dominique Marie²², Nicolas Martin^{27,†}, Constance Marty¹⁴, Sabine Marty³³, Guillaume Massé¹, Atsushi Matsuoka¹, Lisa Matthes¹⁷, Brivaela Moriceau², Pierre-Emmanuel Muller¹⁴, Christopher-John Mundy¹⁷, Griet Neukermans^{1,4}, Laurent Oziel^{1,4}, Christos Panagiotopoulos¹⁶, Jean-Jacques Pangrazi¹⁴, Ghislain Picard³⁴, Marc Picheral⁴, France Pinczon du Sel¹⁴, Nicole Pogorzelec¹⁷, Ian Probert²⁴, Bernard Quéguiner¹⁶, Patrick Raimbault¹⁶, Joséphine Ras⁴, Eric Rehm¹, Erin Reimer¹, Jean-François Rontani¹⁶, Søren Rysgaard¹⁷, Blanche Saint-Béat^{1,3}, Makoto Sempel³⁵, Julie Sansoulet¹, Catherine Schmechtig³⁶, Sabine Schmidt³⁷, Richard Sempère¹⁶, Caroline Sévigny³⁸, Yuan Shen^{39,a}, Margot Tragin²², Jean-Éric Tremblay^{1,3}, Daniel Vaultot^{22,31}, Gauthier Verin¹, Frédéric Vivier²⁷, Anda Vladoiu^{27,40}, Jeremy Whitehead²⁰, and Marcel Babin¹

¹UMI Takuvik, CNRS/Université Laval, Québec G1V 0A6, QC, Canada

²LEMAR, Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, 29280 Plouzane, France

³Québec-Océan, Université Laval, Québec G1V 0A6, QC, Canada

⁴Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Sorbonne Université, CNRS, LOV, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

⁵Department of Earth System Science, Stanford University, Stanford, CA 94305, USA

⁶UMR 5001, IGE, CNRS, 40700 Grenoble, France

⁷LEGOS, University of Toulouse, CNRS, CNES, IRD, UPS, 31400 Toulouse, France

⁸Axe Santé des populations et pratiques optimales en santé, Centre de recherche du CHU de Québec – Université Laval, Québec G1S 4L8, QC, Canada

⁹Centre de toxicologie du Québec, INSPQ, Québec G1V 5B3, QC, Canada

¹⁰Département de médecine sociale et préventive, Université Laval, Québec G1V 0A6, QC, Canada

¹¹Département de Biologie, Chimie et Géographie (groupes BORÉAS et Québec-Océan), Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski G5L 3A1, QC, Canada

¹²Department of Biological sciences, University of South Carolina, Columbia, SC 29208, USA

¹³Leibniz Institute for Baltic Sea Research Warnemünde, IOW, Rostock-Warnemünde, Germany

- ¹⁴Independent researcher, 8 rue Maison Dieu, 75014 Paris, France
- ¹⁵Institut nordique du Québec, Université Laval, Québec G1V 0A6, QC, Canada
- ¹⁶Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), Aix-Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, UMI110, 13288 Marseille, France
- ¹⁷Centre for Earth Observation Science, University of Manitoba, Winnipeg R3T 2N2, MB, Canada
- ¹⁸FR3761, Institut de la Mer de Villefranche, CNRS, 06230 Villefranche-sur-Mer, France
- ¹⁹Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski G5L 3A1, QC, Canada
- ²⁰Department of Geography, University of Calgary, Calgary T2N 1N4, AB, Canada
- ²¹Barcelona Supercomputing Center (BSC), Barcelona, Spain
- ²²CNRS, Sorbonne Université, UMR7144, Team ECOMAP, Station Biologique de Roscoff, 29680 Roscoff, France
- ²³GEMA Center for Genomics, Ecology & Environment, Faculty of Sciences, Universidad Mayor, Camino La Pirámide 5750, 8580745 Santiago, Chile
- ²⁴Station Biologique de Roscoff (FR 2424), Sorbonne Université, CNRS, Centre de Ressources Biologiques Marines, 29680 Roscoff, France
- ²⁵Operational Directorate Natural Environment, Royal Belgian Institute of Natural Sciences (RBINS), 29 Rue Vautierstraat, 1000 Brussels, Belgium
- ²⁶Amundsen Science, Université Laval, Rimouski G1V 0A6, QC, Canada
- ²⁷Laboratoire d'Océanographie et du Climat, CNRS, IRD, MNHN, Sorbonne Université, 4 place Jussieu, 75005 Paris, France
- ²⁸Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire d'Océanographie Microbienne (LOMIC), Observatoire Océanologique de Banyuls, 66650 Banyuls-sur-mer, France
- ²⁹IFREMER, Physiology and Biotechnology of Algae Laboratory, rue de l'Île d'Yeu, 44311 Nantes, France
- ³⁰Institut de biologie intégrative et des systèmes, Université Laval, Québec G1V 0A6, QC, Canada
- ³¹Asian School of the Environment, Nanyang Technological University, 50 Nanyang Avenue, Singapore 639798, Singapore
- ³²Univ. Brest, CNRS, IUEM, UMS3113, 29280 Plouzane, France
- ³³Norwegian institute for water research, Gaustadalleen 21, 0349 Oslo, Norway
- ³⁴Institut des Géosciences de l'Environnement, 54 rue Molière, 38402 Saint Martin d'Hères, France
- ³⁵Faculty of fisheries sciences, Hokkaido University, Hakodate, Japan
- ³⁶OSU Ecce Terra – UMS 3455, Sorbonne Université, 4 place Jussieu, 75252 Paris CEDEX 05, France
- ³⁷UMR 5805 EPOC, OASU, Université de Bordeaux, 33615 Pessac, France
- ³⁸Environnement et changement climatique Canada, 1550 Avenue D'Estimauville, Québec G1J 0C3, QC, Canada
- ³⁹School of the Earth, Ocean and Environment, University of South Carolina, Columbia, SC 29208, USA
- ⁴⁰Applied Physics Laboratory, University of Washington, Seattle, WA 98105, USA
- ^apresent address: Ocean Sciences Department, University of California, Santa Cruz, CA 95064, USA
- [†]deceased

Correspondence: Philippe Massicotte (philippe.massicotte@takuvik.ulaval.ca)

Received: 4 September 2019 – Discussion started: 11 September 2019

Revised: 18 November 2019 – Accepted: 2 December 2019 – Published: 27 January 2020

Abstract. The Green Edge initiative was developed to investigate the processes controlling the primary productivity and fate of organic matter produced during the Arctic phytoplankton spring bloom (PSB) and to determine its role in the ecosystem. Two field campaigns were conducted in 2015 and 2016 at an ice camp located on land-fast sea ice southeast of Qikiqtarjuaq Island in Baffin Bay (67.4797° N, 63.7895° W). During both expeditions, a large suite of physical, chemical and biological variables was measured beneath a consolidated sea-ice cover from the surface to the bottom (at 360 m depth) to better understand the factors driving the PSB. Key variables, such as conservative temperature, absolute salinity, radiance, irradiance, nutrient concentrations, chlorophyll a concentration, bacteria, phytoplankton and zooplankton abundance and taxonomy, and carbon stocks and fluxes were routinely measured at the ice camp. Meteorological and snow-relevant variables were also monitored. Here, we present the results of a joint effort to tidy and standardize the collected datasets, which will facilitate their reuse in other Arctic studies. The dataset is available at <https://doi.org/10.17882/59892> (Massicotte et al., 2019a).

Diatom spring bloom in the Arctic Baffin Bay : community structure and functional traits

Augustin Lafond¹, Bernard Quéguiner¹, Brivaeva Moriceau², Aude Leynaert², Véronique Comet¹, Justine Legras¹, Marcel Babin¹, Marie Parenteau¹, Joséphine Ras⁴, Nicole Garcia¹, Jean-Éric Tremblay¹, Karine Leblanc¹



1. Aix-Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM110, Marseille, 13288, France
 2. Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, UMR CNRS 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer, Technopôle Brest-Iroise, Plouzané, France
 3. Québec-Océan and Takuvik, Département de biologie, Université de Laval, Québec, Canada
 4. UPMC Université Paris 06, UMR 7093, LOV, 06230, Villefranche-sur-mer, France



Introduction

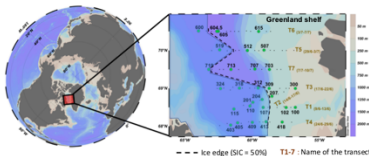
Arctic marine ecosystems are currently undergoing multiple environmental changes in relation with climate change [1]. Recent increases in open water area and the duration of the open water season (due to sea ice melting) has led to an increase of the annual net primary production [2]. In seasonally ice-covered areas, spring blooms occur most of the time at the ice edge. Because the sea ice is melting at the ice edge, more light enters the newly exposed waters, and the water column becomes strongly stratified due to freshwater input, creating the necessary stability for phytoplankton to grow [3]. Spring blooms are responsible for a large part of the annual primary production in marine Arctic ecosystems and diatoms are often described as the dominant phytoplankton group. However, due to logistical challenges, the spring bloom dynamics in the Arctic is rarely studied and many areas are still poorly sampled. Among one of them is the Central Baffin Bay.

Main questions :

- What are the factors that control the onset, maintenance and end of the diatom spring bloom ?
- What are the key species involved ?
- What are the functional traits that characterize these species ?

Materials and Methods

Sampling area : The Central Baffin Bay



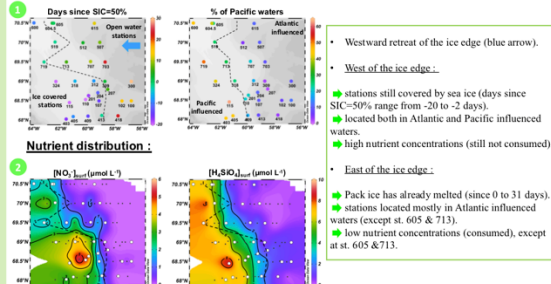
- Sampling occurred during the **Green Edge expedition** onboard an icebreaker, in June/July 2016.
- **7 transects** across the marginal ice zone.
- **Sea Ice Concentration (SIC)** was extracted from AMSR2 radiometer daily data. The ice edge is defined where SIC=50%.
- Both Atlantic and Pacific oceans provide waters to the Baffin Bay. The fraction of Pacific waters was quantified using the $[NO_3^-]/[PO_4^{3-}]$ signature of the water samples [4].
- **Diatom counting** was achieved from sea water samples, collected both at the surface and the SCM (subsurface chlorophyll α maximum).
- Taxon specific contribution to **Carbon biomass** was estimated using linear measurements and the appropriate geometric formula reflecting the cell shape.
- Taxon specific contribution to biogenic silica (BSi) production was quantified using the **fluorescent dye PDMP0** that allows quantification of newly deposited Si [5].
- A **cluster analysis** was performed on abundance data to investigate diatom community structure. Euclidean distances were calculated between each pair of sample and the Ward's method was applied.
- A **trait based analysis [6]** was performed to identify functional traits characterizing diatom communities. CWM is an index used to estimate trait variability on a community level and was calculated according to the equation :

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i \cdot x_i$$

Where S is the number of species, p_i is each species relative abundance, and x_i the species-specific trait value.

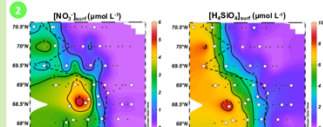
Results

Hydrographic conditions :

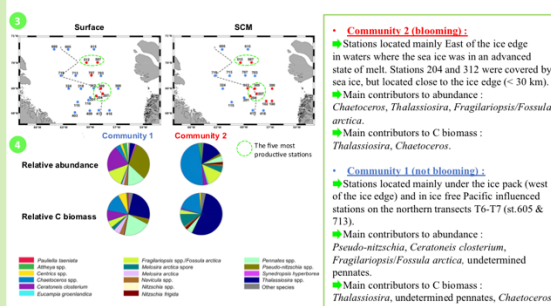


- Westward retreat of the ice edge (blue arrow).
- West of the ice edge :
 - Stations still covered by sea ice (days since SIC=50% range from -20 to -2 days).
 - located both in Atlantic and Pacific influenced waters.
 - high nutrient concentrations (still not consumed).
- East of the ice edge :
 - Pack ice has already melted (since 0 to 31 days).
 - Stations located mostly in Atlantic influenced waters (except st. 605 & 713).
 - low nutrient concentrations (consumed), except at st. 605 & 713.

Nutrient distribution :

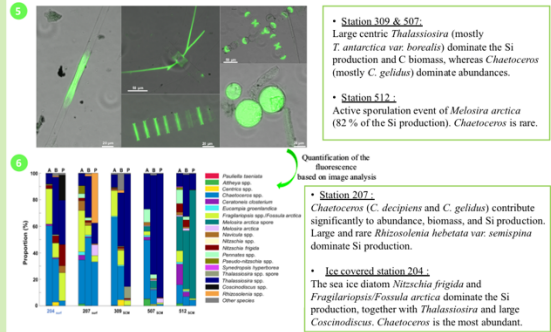


Diatom community structure :



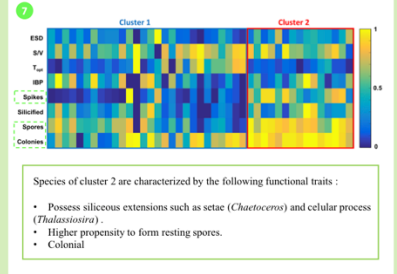
- **Community 2 (blooming) :**
 - Stations located mainly East of the ice edge in waters where the sea ice was in an advanced state of melt. Stations 204 and 312 were covered by sea ice, but located close to the ice edge (< 30 km).
 - Main contributors to abundance : *Chaetoceros*, *Thalassiosira*, *Fragilariopsis/Fossilula arctica*.
 - Main contributors to C biomass : *Thalassiosira*, *Chaetoceros*.
- **Community 1 (not blooming) :**
 - Stations located mainly under the ice pack (west of the ice edge) and in ice free Pacific influenced stations on the northern transects T6-T7 (st.605 & 713).
 - Main contributors to abundance : *Pseudo-nitzschia*, *Ceratoneis closterium*, *Fragilariopsis/Fossilula arctica*, undetermined pennates.
 - Main contributors to C biomass : *Thalassiosira*, undetermined pennates, *Chaetoceros*.

Taxon specific contribution to Si production at the five most productive stations :



- **Station 309 & 507 :** Large centric *Thalassiosira* (mostly *T. antarctica* var. *borealis*) dominate the Si production and C biomass, whereas *Chaetoceros* (mostly *C. gelidus*) dominate abundances.
- **Station 512 :** Active sporulation event of *Melosira arctica* (82% of the Si production). *Chaetoceros* is rare.
- **Station 207 :** *Chaetoceros* (*C. decipiens* and *C. gelidus*) contribute significantly to abundance, biomass, and Si production. Large and rare *Rhizosolenia hebetata* var. *semispina* dominate Si production.
- **Ice covered station 204 :** The sea ice diatom *Nitzschia frigida* and *Fragilariopsis/Fossilula arctica* dominate the Si production, together with *Thalassiosira* and large *Coscinodiscus*. *Chaetoceros* is the most abundant.

Functional trait analysis :



- Species of cluster 2 are characterized by the following functional traits :
- Possess siliceous extensions such as setae (*Chaetoceros*) and cellular process (*Thalassiosira*) .
 - Higher propensity to form resting spores.
 - Colonial

Conclusion

During the Green Edge expedition, we followed the development of the diatom spring bloom in relation with the sea ice retreat by repeated sampling across the marginal ice zone.

- A diatom bloom (**community 2**) was observed in open waters close to the ice edge and extended 20-30 km under the ice pack (st. 204 & 312), following the alleviation of light limitation. The bloom resulted in the near depletion of all nutrients east of the bay. It was largely dominated by the centric diatoms *Chaetoceros* and *Thalassiosira*, in terms of abundance, C biomass and Si production, with one exception at st.512, where an active sporulation event of *Melosira arctica* was documented, likely induced by nutrient depletion.
- The blooming **community 2** remained located over the Greenland shelf and slope and the bloom weakened as it moved westward toward more ice-free Pacific influenced waters.
- **Community 2** diatoms possessed functional traits that may enable them to thrive in those waters such as : the ability to form resting spores and colonies, and the presence of siliceous extensions on their frustule.
- **Community 1** was not blooming according to BSI standing stocks (see Leblanc et al., companion poster) and was located mainly in western areas still covered by sea ice or in ice-free Pacific influenced stations. This community was dominated by pennate species (*Pseudo-nitzschia*, *Ceratoneis closterium*, *Fragilariopsis/Fossilula arctica*).

Figure titles

- **Figure 1.** Hydrographic conditions. Left panel: Number of days since the sea ice concentration dropped below 50%. This index can take negative values at stations where SIC<50% at the time of sampling. The black dotted line indicates the ice edge (defined where SIC=50%). Right panel: Fraction of Pacific waters. The black dotted line delimits the Pacific influenced (>25%) vs the Atlantic influenced stations (<25%).
- **Figure 2.** Surface nutrient distribution. The black dotted line corresponds to the ice edge.
- **Figure 3.** Cluster analysis. Map of the studied area with the stations colored according to the cluster they belong to, for the surface, and the SCM.
- **Figure 4.** Mean relative abundance and carbon biomass for the communities associated with clusters 1 and 2.
- **Figure 5.** Cell actively silicifying labeled with the fluorescent dye PDMP0.
- **Figure 6.** Taxon specific contribution to Si production at the five most productive stations. For each station, relative abundance (A), carbon biomass (B) and PDMP0 fluorescence (P) are presented for comparison. Station in blue is covered by the ice pack.
- **Figure 7.** Community-weighted mean trait of diatom species found in clusters 1 and 2. Abbreviations refer to : "T_{opt}" : optimal temperature for growth; "IBP" : ability to produce ice-binding proteins; "Spikes" : presence of projections such as setae and cellular process; "Silicified" : degree of silicification; "Spores" : propensity to form resting spores; "Colonial" : ability to form colonies. Each trait was normalized in relation to the stations that presented the lowest (=0) and the highest values (=1). The green box indicates the traits which differ between the two communities.

References

- [1] IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis ; contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press
- [2] Arrigo KR, van Dijken GL. 2011. Secular trends in Arctic Ocean net primary production. *J Geophys Res* 116(C9). doi: 10.1029/2011JC007151
- [3] Sakshaug E, Skjoldal HR. 1989. Life at the Ice Edge. *Ambio* 18(1): 8
- [4] Jones EP, et al. 1998. Distribution of Atlantic and Pacific waters in the upper Arctic Ocean: Implications for circulation. *Geophys Res Lett* 25(6): 765-768. doi: 10.1029/98GL00464
- [5] Leblanc K, Hatchins DA. 2005. New applications of a biogenic silica deposition fluorophore in the study of oceanic diatoms. *Limnol Oceanogr Methods* 3(10): 462-476. doi: 10.4319/lom.2005.3.462
- [6] Fragoso GM, et al. 2018. Diatom Biogeography From the Labrador Sea Revealed Through a Trait-Based Approach. *Front Mar Sci* 5. doi: 10.3389/fmars.2018.00297

Journée CENTURI, Marseille (France), Novembre 2019.

Diatom-specific contribution to silica deposition using the fluorescent dye PDMPO and image analysis



Augustin Lafond, Karine Leblanc, Bernard Quéguiner, Justine Legras, Véronique Cornet
Aix Marseille Univ., Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO UM 110, 13288, Marseille, France

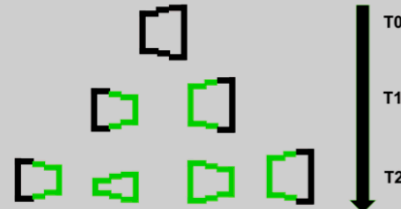


Introduction

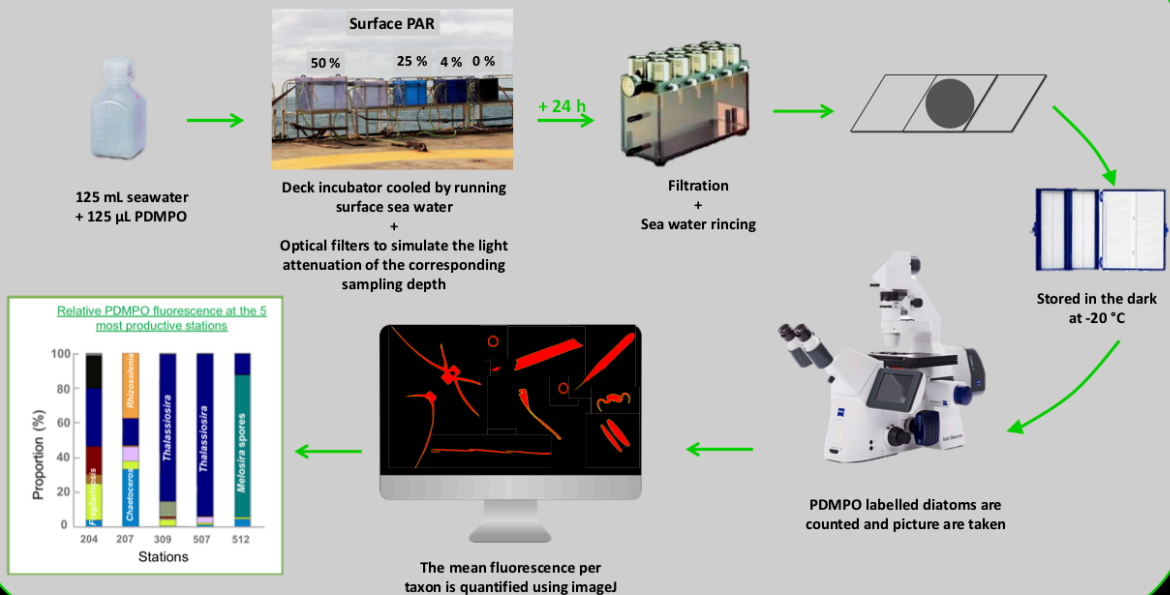
Diatoms are unicellular eucaryotic organisms living in the surface layer of the oceans. They account for ≈40 % of the marine primary production, this is equivalent to 20 % of the net primary production on Earth. A unique feature of diatom anatomy is that they are surrounded by a cell wall made of biogenic silica, called a frustule.

The fluorescent dye PDMPO allows semi-quantitative measurement of newly deposited silica in individual diatom cells. It is used to identify the most actively silicifying species. Leblanc and Hutchins (2005) have shown that the dye is incorporated in a nearly constant ratio with biogenic silica during synthesis of the frustule.

Pattern of fluorescent PDMPO label as the cell goes through one and two divisions



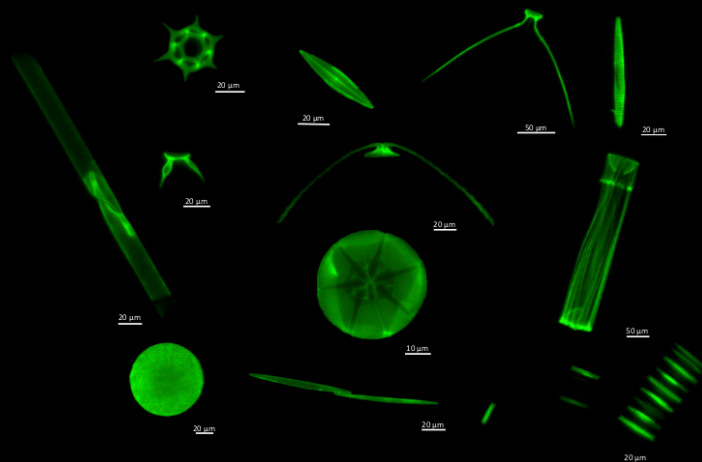
Experimental design



Diatom from the Baffin Bay (Arctic Ocean)



Siliceous plankton from the Kerguelen islands (Southern Ocean)



1. PDMPO is a powerful tool to investigate « who does what » in the silicifying community.

2. We are able to obtain quantitative information about the relative contribution of each species/cell to new Si production

3. We are looking for automating species identification and improving protocols to better identify labelled diatoms

Influence of diatom community structure on particulate matter composition around the naturally iron fertilized Kerguelen Plateau (Southern Ocean)



¹Augustin Lafond, ¹Karine Leblanc, ¹Justine Legras, ¹Véronique Cornet, ¹Bernard Quéguiner

✉ augustin.lafond@mio.osupytheas.fr

1. Aix-Marseille Université, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, UM110, Marseille, 13288, France



France océanographique française

Introduction

- Despite elevated nutrient concentrations, most of the Southern Ocean surface waters are low productive.
- Iron would limit phytoplankton production.
- Around the Kerguelen Plateau (Indian sector), an annually recurrent bloom is observed, and was attributed to naturally Fe-fertilization from the shallow plateau (Blain et al., 2007).
- Mobydick expedition (February-March 2018), studied the end phase of this bloom.

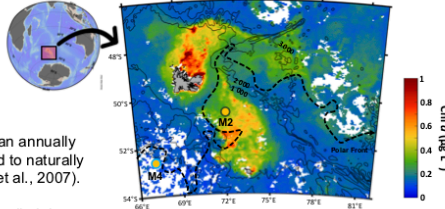


Figure 1. Stations sampled during MOBYDICK (February-March 2018)

Our objectives are:

- To describe diatom community structure, C biomass, and silicification activity in contrasted environment differently impacted by iron availability.
- Link diatom communities with the bulk and the fluxes of particulate matter.

Sampling strategy

This study is focused on two contrasted areas:

- M2 Plateau reference, iron fertilized
- M4 HNLC reference, iron depleted

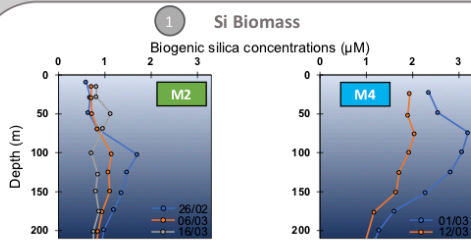


Figure 2. BSi concentrations along the water column. Colors correspond to repeated visits to the same station

- BSi concentrations were higher at the HNLC station M4.
- A deep silica maximum was observed + [BSi] decreased through time (end phase of the bloom), except within the upper 75 m at M2.

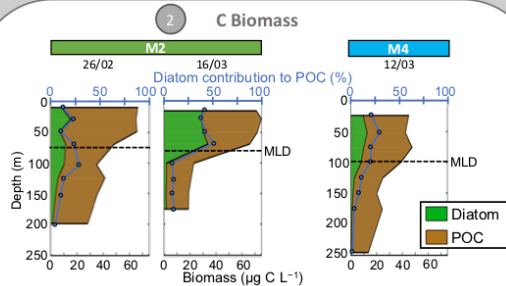


Figure 3. Absolute diatom carbon biomass (green area). Blue dots indicate diatom contribution to particulate organic carbon (POC). MLD corresponds to the mixed layer depth

- At M2, C biomass within the ML increased on average from 10.5 (17 % POC) to 30.5 $\mu\text{g C L}^{-1}$ (43 % POC), and was attributed to the growth of *Corethron inerme* following a large storm event.
- At M4, C biomass averaged 10.1 $\mu\text{g C L}^{-1}$ in the ML (23 % POC).

Stoichiometry of the particulate matter

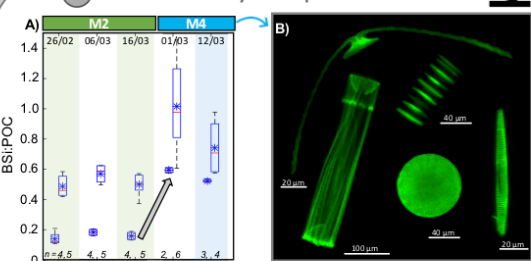
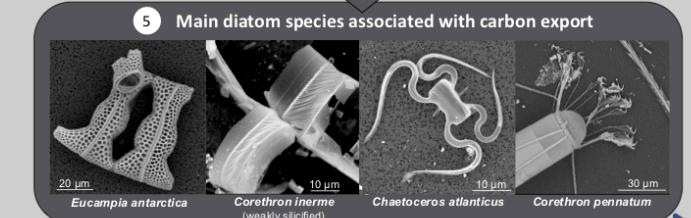
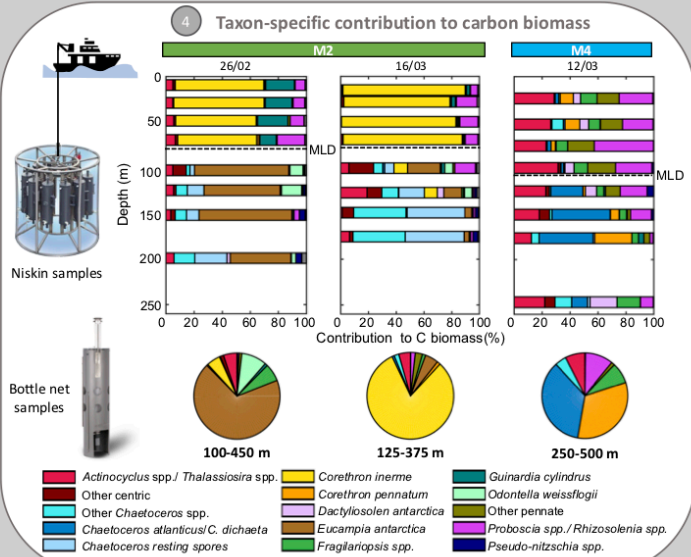


Figure 4. (A) Boxplot of the Si:C molar ratios of particulate matter (Left box: 0-MLD; Right box: MLD-200 m). Red line and blue asterisk indicate median and mean respectively. (B) Pictures of some actively silicifying diatoms (PDMPo staining) observed at the Fe-depleted station M4

- At M4, Si:C was much higher which was partly due to the presence of more heavily silicified diatoms, as revealed by PDMPo analysis.
- Higher Si:C ratios below the MLD highlight the strong decoupling between Si and C remineralization at depth.



Conclusion

- The end phase of the naturally Fe-fertilized bloom above the Kerguelen Plateau has been studied.
- Above the plateau, weakly silicified *Corethron inerme* were able to thrive within the ML despite strong Si limitation. Below the ML, an inactive community accumulated at the pycnocline discontinuity and was marked by the progressive shift from *Eucampia antarctica* to *Chaetoceros* spores.
- Despite its HNLC character, higher Si biomass were measured at station M4, with *Chaetoceros atlanticus* dominating C biomass at depth.
- BSi:POC molar ratios were much higher in HNLC waters partly due to the presence of more heavily silicified diatoms, confirming iron limitation.

Methods

- Biogenic silica (BSi) concentrations were measured through the triple NaOH/HF extraction procedure (Ragueneau et al., 2005)
- Particulate organic carbon (POC) was analyzed with a CHN elemental analyzer
- Diatom carbon biomass were derived from biovolumes estimated using linear measurements and the appropriate geometric formula reflecting the cell shape
- Taxon specific contribution to BSi production was quantified using the fluorescent dye PDMPo that allows quantification of newly deposited Si (Leblanc and Hutchins, 2005)

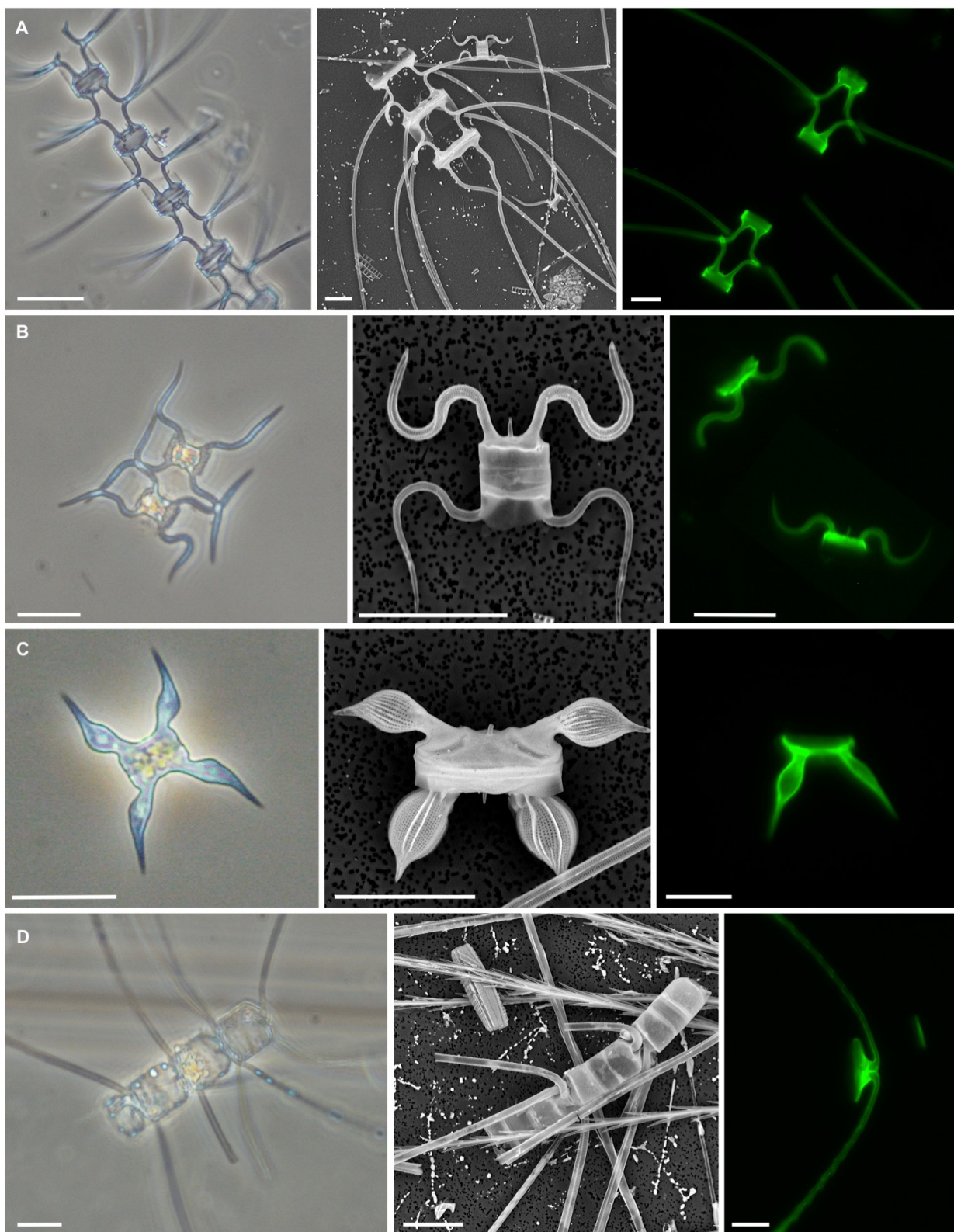
References:

Blain S, Quéguiner B, Armand L, Belviso S, Bombard B, Bopp L, Bowie A, Brunel C, Brussaard C, Carlotti F, et al. 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446(7139): 1070–1074. doi: 10.1038/nature05700

Leblanc K, Hutchins DA. 2005. New applications of a biogenic silica deposition fluorophore in the study of oceanic diatoms. *Limnol Oceanogr Methods* 3(10): 462–476. doi: 10.4319/lom.2005.3.462

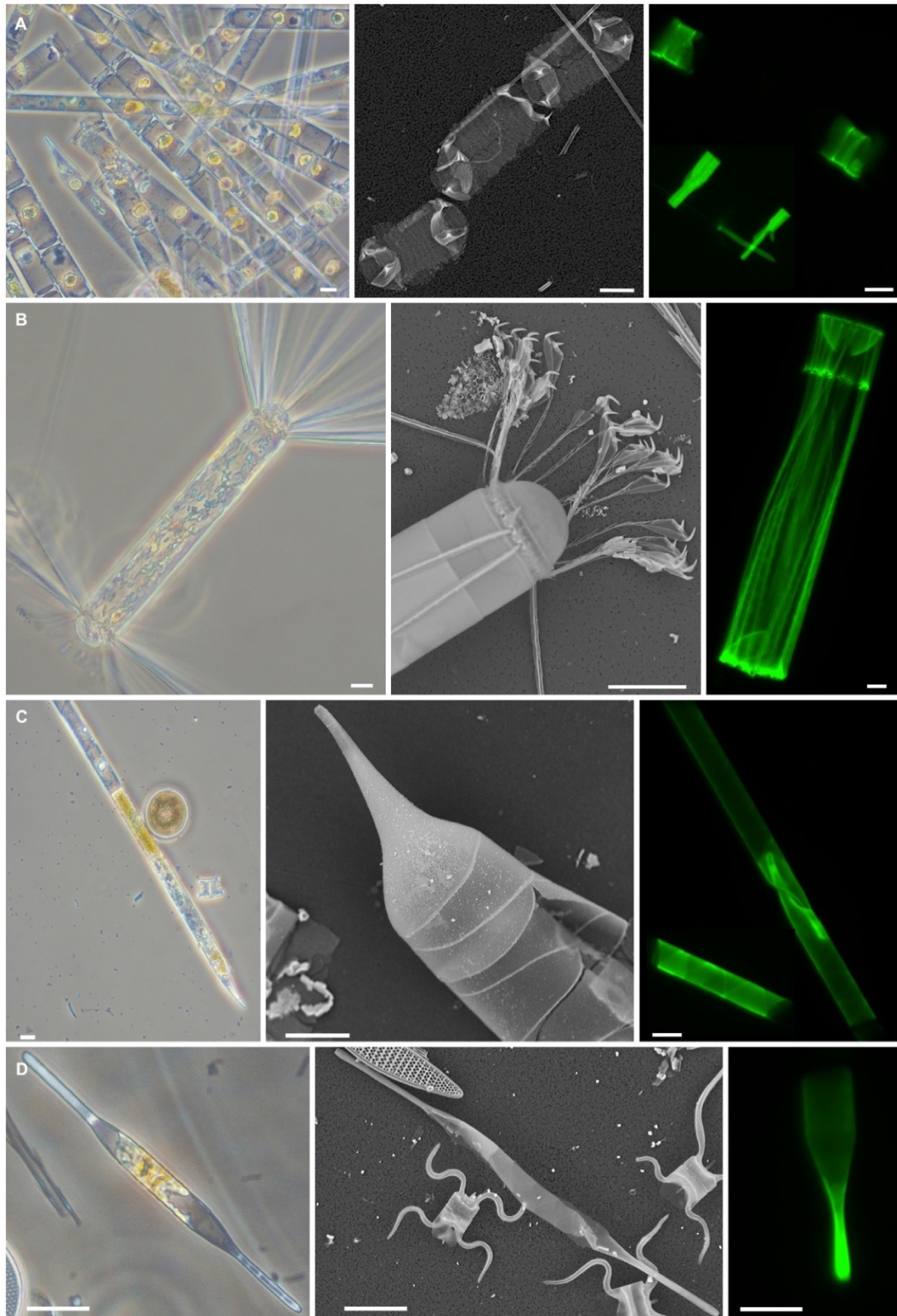
Ragueneau O, Savoye N, Amo Y, Cotten J, Tardiveau B, Leynaert A. 2005. A new method for the measurement of biogenic silica in suspended matter of coastal waters: using Si:Al ratios to correct for the mineral interference. *Deep Sea Res* 52(5–6): 697–710. doi: 10.1016/j.dsr.2004.09.017





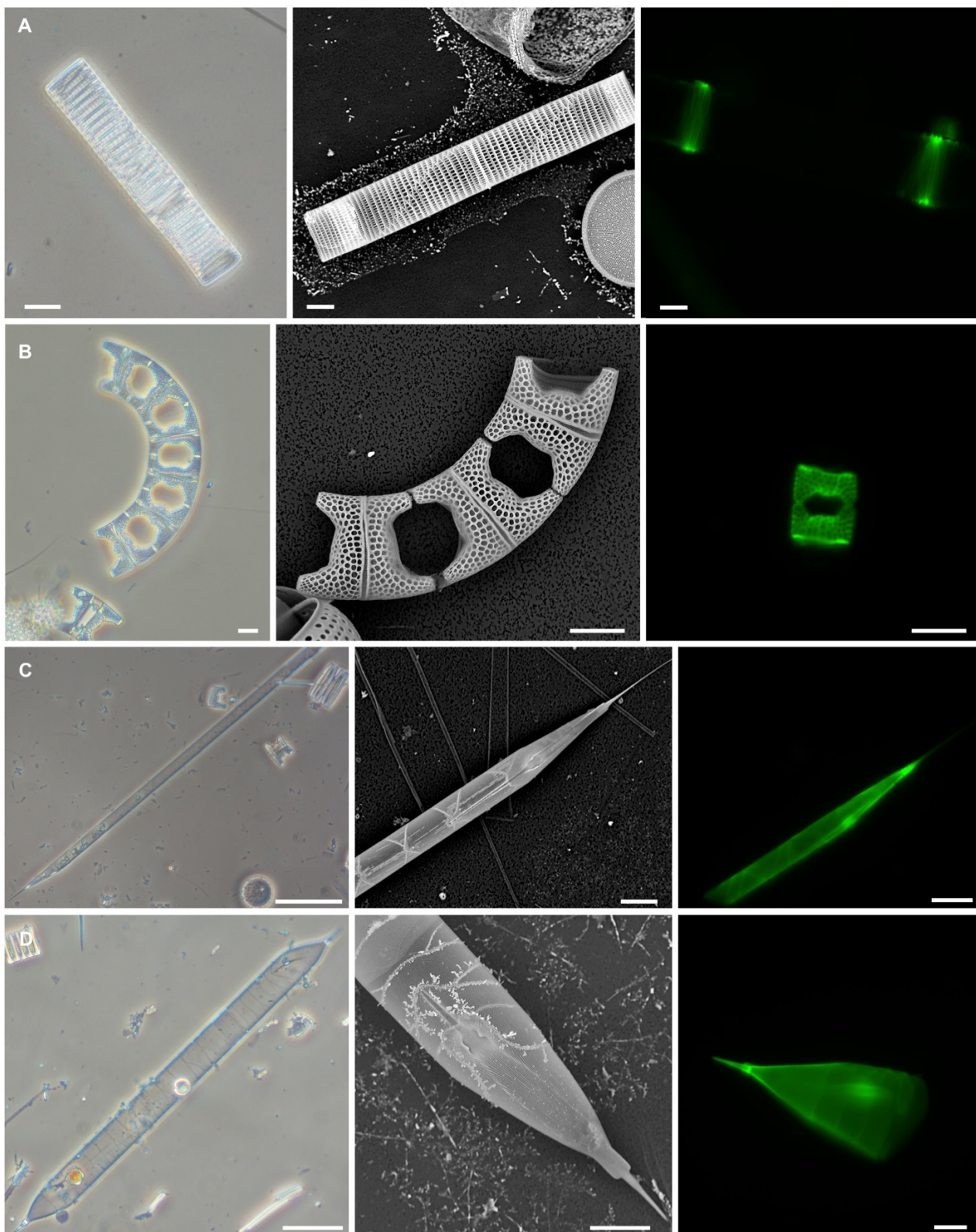
Annexe C1 : Sélection d'images en microscopie optique (gauche), au MEB (centre), et en microscopie à épifluorescence après marquage au PDMPO (droite), représentant les principales espèces de diatomées observées durant la campagne MOBYDICK.

(A) *Chaetoceros dicaeta*, (B) *Chaetoceros atlanticus* (forme sigmoïdale), (C) *Chaetoceros atlanticus* (forme bulbosum), et (D) *Chaetoceros convolutus*.



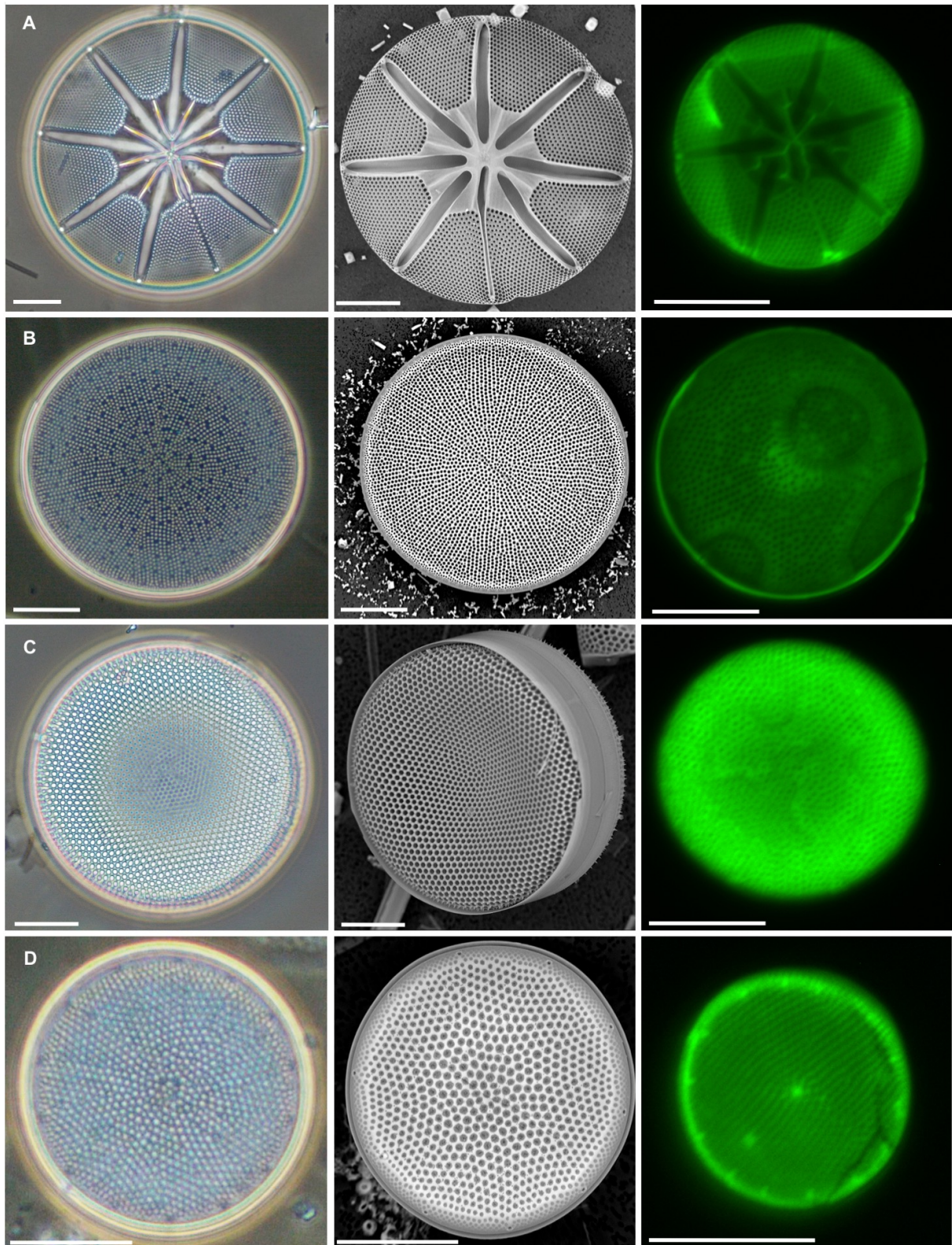
Annexe C2 : Sélection d'images en microscopie optique (gauche), au MEB (centre), et en microscopie à épifluorescence après marquage au PDMPO (droite), représentant les principales espèces de diatomées observées durant la campagne MOBYDICK.

(A) *Corethron inerme*, (B) *Corethron pennatum*, (C) *Proboscia alata*, et (D) *Proboscia inermis* (forme hivernale).



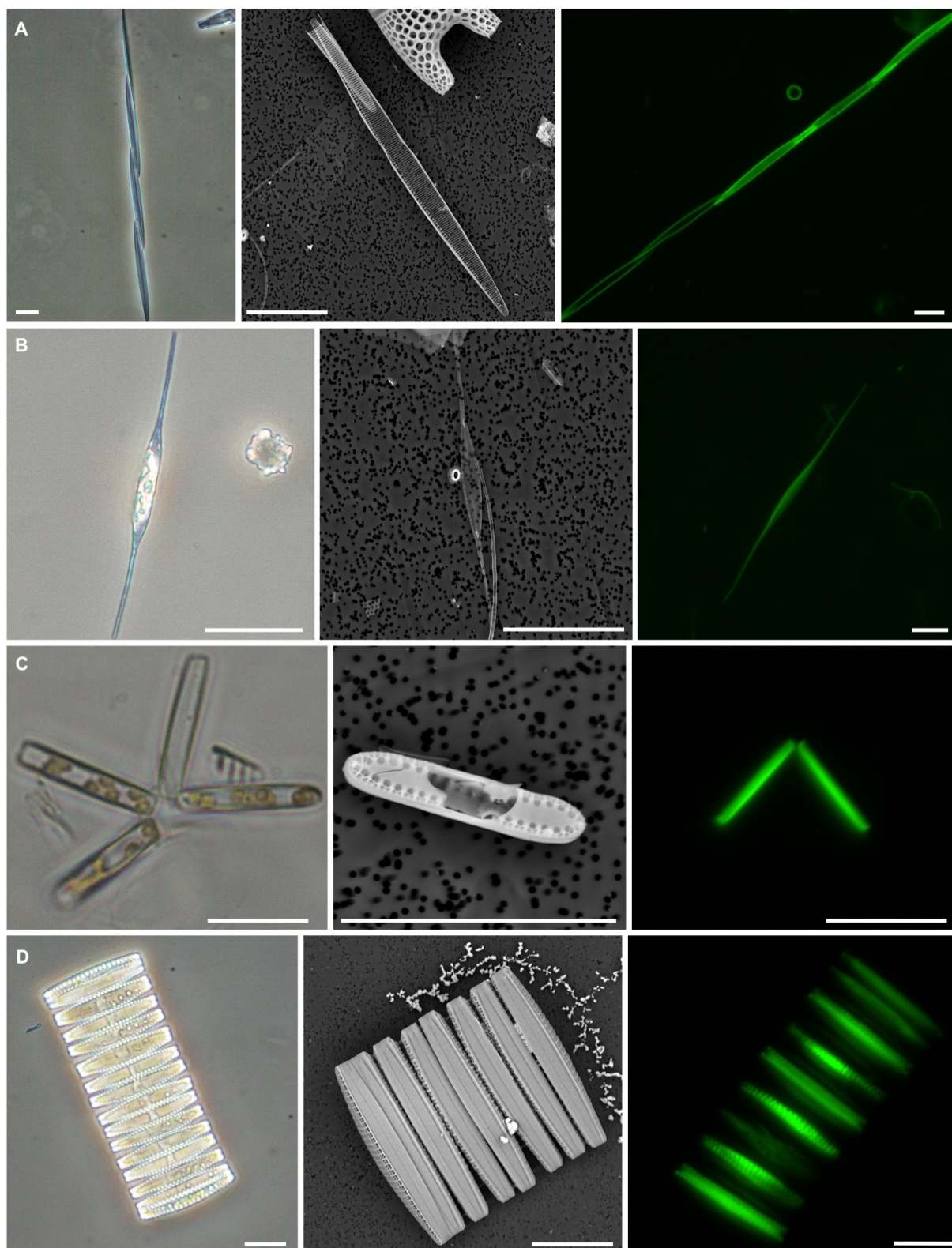
Annexe C3 : Sélection d'images en microscopie optique (gauche), au MEB (centre), et en microscopie à épifluorescence après marquage au PDMPO (droite), représentant les principales espèces de diatomées observées durant la campagne MOBYDICK.

(A) *Dactyliosolen antarcticus*, (B) *Eucampia antarctica*, (C) *Rhizosolenia antennata* f. *semispina*, et (D) *Rhizosolenia polydactyla* f. *polydactyla*.



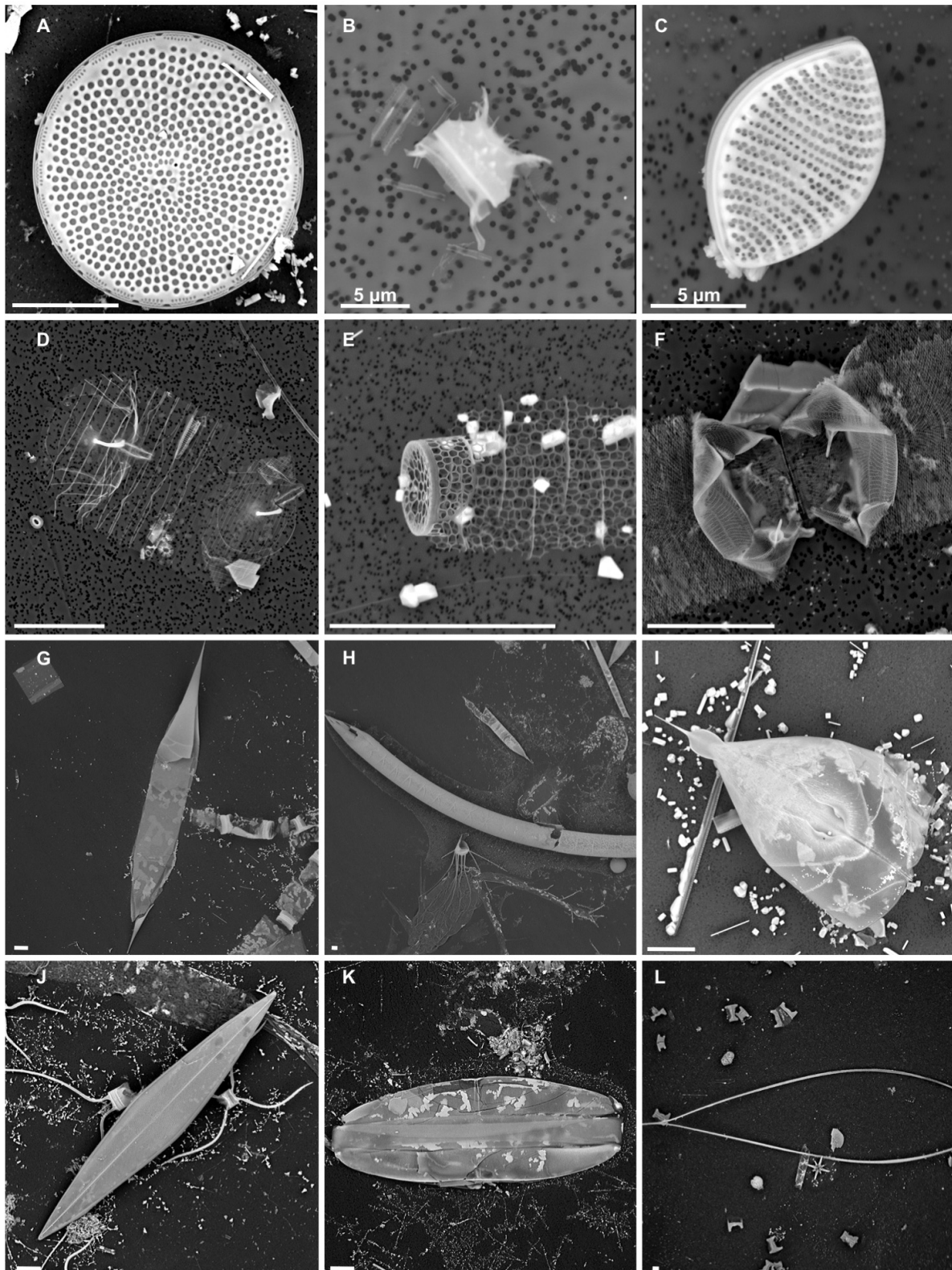
Annexe C4 : Sélection d'images en microscopie optique (gauche), au MEB (centre), et en microscopie à épifluorescence après marquage au PDMPO (droite), représentant les principales espèces de diatomées observées durant la campagne MOBYDICK.

(A) *Asteromphalus hookeri*, (B) *Thalassiosira lentiginosa*, (C) *Thalassiosira tumida*, et (D) *Actinocyclus curvatulus*.



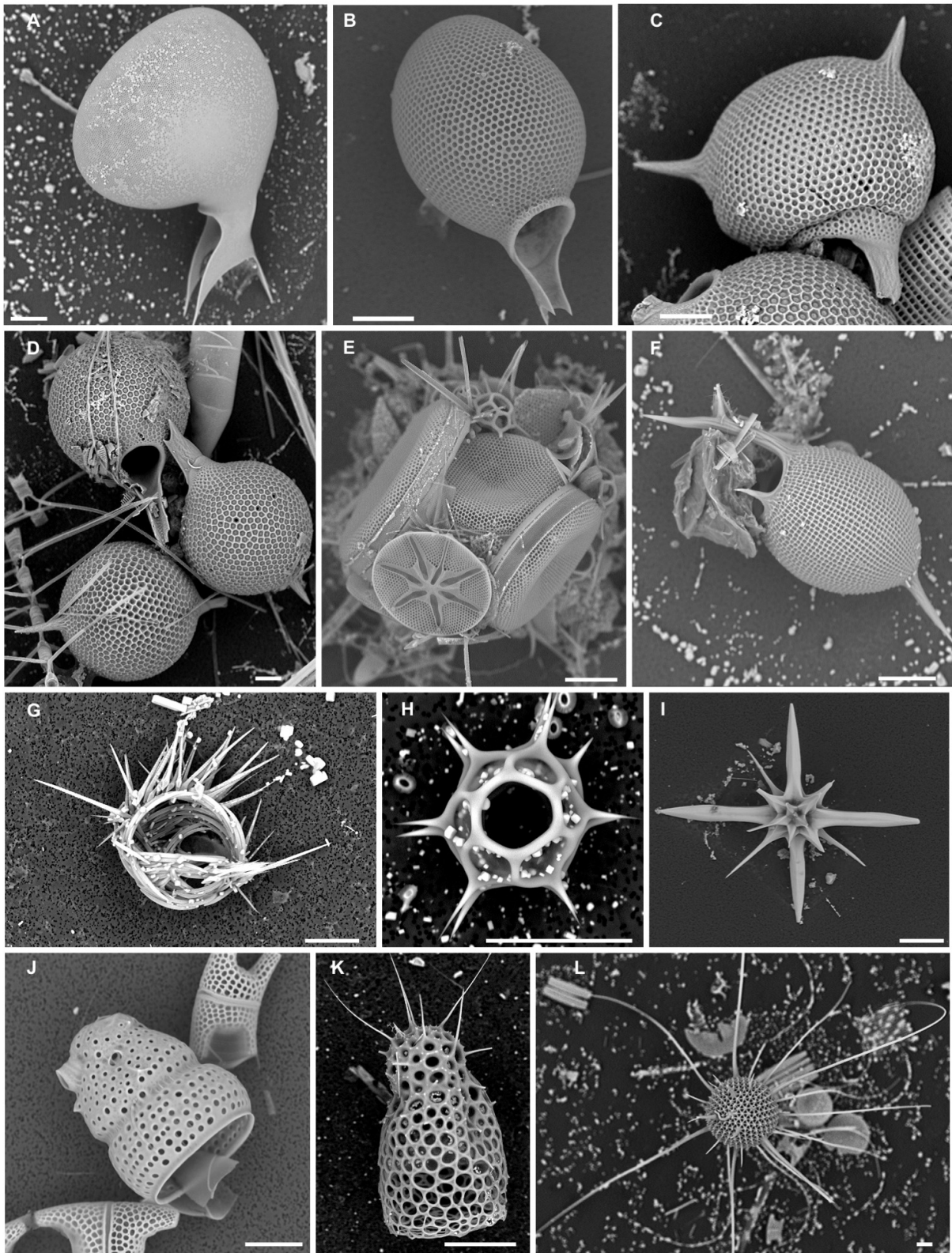
Annexe C5 : Sélection d'images en microscopie optique (gauche), au MEB (centre), et en microscopie à épifluorescence après marquage au PDMPO (droite), représentant les principales espèces de diatomées observées durant la campagne MOBYDICK.

(A) *Pseudo-nitzschia heimii*, (B) *Cyllindrotheca closterium*, (C) *Thalassionema nitzschioides*, et (D) *Fragilariopsis kerguelensis*.



Annexe C6 : Sélection d'images au MEB représentant les principales espèces de diatomées observées durant la campagne MOBYDICK.

(A) *Azpeitia tabularis*, (B) spore de *Chaetoceros* sp., (C) *Fragilariopsis rhombica*, (D) *Guinardia cylindrus*, (E) *Leptocylindrus mediterraneus*, (F) *Rhizosolenia chunii*, (G) *Rhizosolenia simplex*, (H) *Rhizosolenia curvata*, (I) *Rhizosolenia crassa*, (J) *Pleurosigma* sp., (K) *Membraneis challengerii*, (L) *Thalassiothrix antarctica*.



Annexe C7 : Sélection d'images au MEB représentant certains organismes siliceux autres que les diatomées, observés durant la campagne MOBYDICK.
 (A) *Protocystis harstoni*, (B) *Protocystis tridens*, (C) *Protocystis balfouri*, (D) *Protocystis swirei*, (E) *Phaeodina antarctica*, (F), *Euphysetta nathorstii* (G) *Sticholonche zanclea*, (H) *Dictyochoa speculum*, (I) cf *Acanthocolla cruciata*, (J) *Botryostrobos auritus-australis*, (K) *Plagonidae* sp., (L) *Porospathis holostoma*.

Résumé

Les régions polaires sont particulièrement impactées par les changements climatiques en cours qui ont de profondes conséquences sur le développement du phytoplancton et le fonctionnement de la pompe biologique (transfert vertical de carbone organique particulaire depuis l'océan de surface vers l'océan profond). La structure des communautés planctoniques et les propriétés spécifiques aux espèces (taille, forme, contenu cellulaire en Si et C, état physiologique, stade de vie, etc.) influencent les cycles biogéochimiques et l'export de la matière organique (e.g. C, N) et biominérale (e.g. Si). Aux hautes latitudes, les diatomées contribuent de manière importante à la production primaire et présentent une grande diversité d'espèces. Cette thèse a pour but (1) de déterminer les facteurs contrôlant la structure et le développement des communautés de diatomées dans les régions polaires, (2) d'évaluer l'influence de la diversité des espèces sur la composition et la stœchiométrie de la matière particulaire, et (3) de comprendre les modes de mortalité et d'export des diatomées dans l'océan profond.

Ces travaux reposent sur l'étude de deux régions subpolaires situées aux antipodes : (1) la baie de Baffin, une zone de glace saisonnière située en Arctique (programme Green Edge), et (2) la région des Kerguelen située dans la zone ouverte en permanence de l'océan Austral (programme MOBYDICK), où nous avons comparé deux zones contrastées, l'une dite *HNLC* (*High Nutrient Low chlorophyll*), l'autre influencée par le plateau naturellement fertilisé par le fer. Dans la baie de Baffin, nous avons mis en évidence une succession des communautés de diatomées en lien avec la fonte de la banquise et le gradient des masses d'eau. Une communauté peu productive constituée de diatomées pennées est présente sous la banquise (condition pré-bloom), dans les eaux dépourvues de glace mais influencées par le Pacifique, ou encore à l'extrémité est de la baie (condition post-bloom). À l'inverse, un bloom de diatomées centriques (e.g. *Chaetoceros*, *Thalassiosira*) et pennées, activement en train de silicifier, se développe dans la zone marginale des glaces. Ces résultats montrent l'importance de la fonte de la banquise pour le développement du bloom printanier mais également d'autres paramètres tels que : le gradient des masses d'eau (Atlantique vs. Pacifique), la bathymétrie, ou encore la fonte de la couverture neigeuse. Dans la région des Kerguelen, nous avons confirmé le rôle du fer avec l'identification de deux communautés distinctes situées de part et d'autre du plateau. Dans la zone *HNLC*, les diatomées sont davantage silicifiées — ce qui s'explique par la composition taxonomique de l'assemblage et par une réponse physiologique des diatomées résultant d'une limitation par le fer — ce qui conduit à une augmentation des rapports BSi:POC des diatomées et de la matière particulaire. Une communauté inactive se trouve systématiquement dans le gradient de la pycnocline, issue probablement de la sédimentation rapide de certaines espèces/stades de vie plus denses et davantage résistants au broutage et/ou aux processus de reminéralisation. Dans la zone *HNLC*, cette communauté est constituée principalement de frustules vides de *Fragilariopsis kerguelensis* et de *Chaetoceros atlanticus*, qui transportent efficacement le Si sous la couche de mélange. Nos résultats révèlent une forte pression exercée par le micro- et le mésozooplancton sur *F. kerguelensis*, une espèce habituellement considérée comme résistante au broutage. Au dessus du plateau des Kerguelen, l'accumulation de spores de *Chaetoceros* encore intactes permet le transport du C et du Si en profondeur, ce qui souligne l'importance des stades de vie dans l'export de la matière particulaire. Grâce à l'utilisation du *Bottle-net*, un nouvel instrument permettant d'échantillonner les couches profondes de l'océan, nous avons montré que près de 93 % des particules >20 µm collectées dans les couches intermédiaires (125-500 m) et profondes (>500 m) sont des cellules individuelles de diatomées — les pelotes fécales et les agrégats ne représentant que 2 % des particules collectées — ce qui montre l'importance des petites particules dans les flux d'export. De manière générale, cette thèse met en exergue la nécessité d'étudier la composition spécifique des communautés de diatomées afin de comprendre de manière plus fine le fonctionnement de la pompe biologique de carbone et de prédire son rôle futur dans le contexte des changements climatiques.

Mots clés : Diatomées ; Pompe biologique ; Structure des communautés ; Baie de Baffin ; Plateau des Kerguelen ; Arctique ; Océan Austral ; Biogéochimie.

Abstract

Polar regions are particularly affected by the ongoing climate changes which have profound consequences on the development of phytoplankton and on the functioning of the biological pump (vertical transfer of particulate organic carbon from the surface to the deep ocean). Plankton community structure and species-specific properties (size, shape, cellular content in Si and C, physiological state, life stage, etc.) can strongly influence biogeochemical cycles and the export of organic matter (e.g. C, N) and biomineral (e.g. Si). In high latitudes, diatoms are a major contributor to primary production and exhibit a great diversity of species. The objectives of this PhD are (1) to identify the factors controlling the development and the structure of diatom communities, (2) to assess the influence of species diversity on the composition and stoichiometry of particulate matter, and (3) to understand mortality and export modes in the deep ocean.

This work is based on the study of two subpolar regions located in both the northern and southern hemispheres: (1) the Baffin Bay, a seasonal ice zone in the Arctic, and (2) the Kerguelen region, a permanently open ocean zone in the Southern Ocean. In the latter region, we studied two contrasted environments: a low production HNLC (High Nutrient Low Chlorophyll) area versus a high production iron-fertilized area located above the Kerguelen plateau. In Baffin Bay, we highlight a diatom community succession in relation with sea ice melting and the strong west-to-east water masses gradient prevailing in the bay. A low productive community dominated by pennate diatoms was found beneath the consolidated ice pack (pre-bloom conditions), in ice-free Pacific influenced waters, and on the eastern side of the bay (post-bloom conditions). In contrast, an actively growing diatom bloom composed of a mixed assemblage of centric (e.g. *Chaetoceros*, *Thalassiosira*) and pennate diatoms was found in the marginal ice zone. These results highlight the importance of the melting sea ice for the development of the spring bloom but also other parameters such as: the water masses gradient (Atlantic vs. Pacific), the bathymetry, and the melting snow cover. In the Kerguelen region, we confirm that iron is a key parameter controlling diatom community structure since we identified two distinct communities located either above the Fe-fertilized plateau or in adjacent HNLC waters. In the HNLC area, diatoms were more heavily silicified due to the combined effects of both taxonomic composition of the resident community and a direct physiological response to iron stress, resulting in higher Si:C elemental ratios in diatoms as well as in the bulk particulate matter. A deep and inactive diatom community was found within the pycnocline gradient, both on- and off-plateau, which likely resulted from the differential sinking and accumulation of denser species previously grown at the surface and more resistant to grazing and/or remineralization. In HNLC waters, detrital frustules belonging to the species *Fragilariopsis kerguelensis* and *Chaetoceros atlanticus* carried mostly Si below the mixed layer. Our results revealed that *F. kerguelensis* undergoes a strong grazing pressure by micro- and mesozooplankton, a species usually considered as resistant to grazing. Above the Kerguelen plateau, intact *Chaetoceros* spores carried both Si and C below the mixed layer, giving further evidence to the role played by life stages for particulate matter export. The deployment of a Bottle-net, a recently available device that allows to concentrate and collect deep particles over a pre-determined water layer, revealed that 93 % of the intermediate (125-500 m) and deep (>500 m) particle stocks were single diatom cells — fecal pellets and aggregates represented less than 2% of the collected particles — providing new evidence of the importance of small particles for export fluxes. More generally, this thesis brings attention to the need to follow a species-centered approach in order to understand more finely the functioning of the biological carbon pump and predict its future role in the context of climate change.

Keywords: Diatoms; Biological pump; Community structure; Baffin Bay; Kerguelen Plateau; Arctic; Southern Ocean; Biogeochemistry.